

Гео-биологические системы в прошлом

Программа Президиума РАН
«Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем»

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

ПАЛЕОПОЧВЫ И ИНДИКАТОРЫ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО ВЫВЕТРИВАНИЯ В ИСТОРИИ БИОСФЕРЫ

Москва
ПИН РАН
2010

ISBN 978-5-903825-11-0

Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Отв. ред. С.В. Рожнов, В.А. Демкин. Серия «Гео-биологические процессы в прошлом». Москва, ПИН РАН, 2010. 170 с. (51 ил.).
http://www.paleo.ru/paleosoils_and_weathering/
ISBN 978-5-903825-11-0

Редакционный совет серии:

академик Г.А. Заварзин
академик А.Ю. Розанов
академик Н.А. Колчанов
академик Н.Л. Добрецов
академик Н.П. Юшкин
д.б.н. А.В. Лопатин
д.б.н. А.Г. Пономаренко
д.б.н. С.В. Рожнов

Ответственные редакторы: С.В. Рожнов, В.А. Демкин

ISBN 978-5-903825-11-0

© Коллектив авторов
© ПИН РАН, 2010
© А.А. Ермаков (обложка)

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Г.А. Заварзин, С.В. Рожнов.</i> Выветривание и палеопочвы	4
<i>М.М. Астафьева, А.Ю. Розанов.</i> Древнейшие коры выветривания (на примере Карелии) и микрофоссилии	10
<i>С.Б. Фелицын, Н.А. Алфимова, В.А. Матреничев, Е.В. Климова.</i> Распределение редкоземельных элементов в палеопротерозойских корах выветривания Балтийского щита	23
<i>А.Г. Заварзина.</i> Реконструкция возникновения палеопочв на основе современных процессов гумусообразования	36
<i>Т.В. Алексеева, А.О. Алексеев, П.Б. Кабанов, Б.Н. Золотарева, В.А. Алексеева, С.В. Губин.</i> Палеопочвы карбона Московской синеклизы: гуминовые вещества, минералогические и геохимические свойства	76
<i>И.Ю. Чернов, О.Е. Марфенина.</i> Адаптивные стратегии грибов в связи с освоением наземных местообитаний	95
<i>А.В. Броушкин, Н.В. Горденко.</i> Опыт реконструкции сообществ древнейших растений-углеобразователей на примере Уйбатского местонахождения (нижний девон Минусинской котловины)	112
<i>А.Г. Пономаренко.</i> Зооиндикация эволюции травяных биомов	120
<i>В.А. Демкин, А.В. Борисов, Т.С. Демкина, Т.Э. Хомутова, Б.Н. Золотарева, Н.Н. Каширская, Е.В. Демкина.</i> Степные пирамиды Евразии: уникальный архив голоценовых палеопочв	132

ВЫВЕТРИВАНИЕ И ПАЛЕОПОЧВЫ

Г.А. Заварзин, С.В. Рожнов

*Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН
zavarzin@inmi.host.ru*

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

Почвы отличаются от коры выветривания присутствием на минеральных частицах характерной для почв органо-минеральной пленки, представленной гумусовыми веществами. Коры выветривания могут формироваться и при минимальном участии биоты и в этом их отличие от почвы, для которой воздействие биоты представляется доминирующим фактором. Почва служит характеристикой и устойчивым показателем ландшафта в период его образования. Постепенное развитие почвенно-растительного покрова в раннем палеозое после мощных вендских оледенений могло подготовить возможность взрывного освоения суши растениями в девоне. Выявление масштаба и особенностей почвенного покрова в позднем протерозое и раннем палеозое является актуальной задачей для выяснения геобиологических взаимодействий.

Ключевые слова: выветривание, почвы, биосфера, географическая оболочка, эволюция.

Биосфера находится в пределах географической оболочки Земли. Англоязычный термин «geosphere», используемый в связи с глобальными изменениями окружающей среды имеет в виду именно эту область, а не глубинные слои Земли. Географическая оболочка включает атмосферу, гидросферу, поверхностные слои литосферы, находящиеся во взаимодействии. Географическая оболочка представляет открытую систему, по энергетическому балансу она открыта в космос, а по материальному – в литосферу. Обобщающим результатом эволюции географической оболочки является эволюция состава атмосферы вследствие субэкральных взаимодействий с силикатными породами и формирование геоморфологической поверхно-

сти вследствие процессов выветривания и осадконакопления. В ее эволюции определяющее значение имеет биота, в первую очередь как источник кислорода атмосферы и как концентрированного органического вещества в поверхностном слое выветривания. Субаэральная географическая оболочка может быть описана как совокупность ландшафтов – ландшафтная оболочка. Область выветривания поставляет исходный материал в седиментационные бассейны. Перемещение происходит в ландшафтной оболочке благодаря силе тяжести преимущественно водными растворами и взвесями. Непосредственная роль атмосферы в таком переносе значительно меньше. Из этого следует важность для процессов выветривания и инициируемой ими седиментации контрастности рельефа, обусловленной тектоническими процессами, определяющего температурный и водный режим климата, географического расположения континентов относительно полюсов и степени их затопления эпиконтинентальными морями. Если история бассейнов седиментации хорошо прослеживается по накоплению последовательных отложений, то область выветривания разрушается и о ней можно судить преимущественно по перемещенным минералам в отложениях, реконструируя исходные породы.

Остаточные породы в области питания слагают коры выветривания с характерным профилем, отражающим условия выветривания, сохраняющиеся в погребенном состоянии под более поздними отложениями. Типичным механизмом химического выветривания считается промывание водой и углекислотное выветривание, ведущее в конечном итоге к образованию глин. Реакция воды с минералами исходных пород в самой общей форме заключается в их протонировании с переходом катионов в раствор, образованием гидроокислов (Kinetics..., 2008), переходящих в случаях углекислотного выветривания в карбонаты, как это было описано Б.Б. Польшовым (Польшов, 1934). Развитие его взглядов привело к представлению о геохимии ландшафтов, для которой определяющее значение имеет поведение типоморфных элементов (Перельман, Касимов, 1999). Конечными твердыми продуктами химического выветривания служат окислы, прежде всего SiO_2 и алюмосиликаты – глинистые минералы. Реакция CO_2 с силикатными породами послужила основным механизмом удаления CO_2 из атмосферы по суммарной реакции волластонитового равновесия $\text{CaSiO}_3 + \text{CO}_2 = \text{CaCO}_3 + \text{SiO}_2$. Кинетика этого процесса в сильнейшей степени зависела от гидротермических условий, особенно для ранних этапов истории Земли (Schwartzman, 1999).

Выветривание представляет зависимый от климата постоянно идущий монотонный процесс, скорость которого может резко изменяться катастрофическими тектоническими явлениями. Постоянство выветривания и накопления продуктов выветривания в слоях осадочных пород позволяет выявить последовательность геологических событий и до появления изотопных методов определения возраста минералов в породах служило основ-

ным показателем в исторической геологии. Последовательность слоев в отложениях до сих пор остается основным методом в полевых исследованиях для реконструкции палеоландшафта (Nichols, 2009). Стратиграфические исследования в фанерозое во многом основываются на данных палеонтологии и индикаторных ископаемых. Для протерозоя и сформировавшей биосферу эпохи доминирования микробного сообщества палеонтологических данных мало и приходится ориентироваться на факт присутствия микрофоссилий проблематичных микроорганизмов, а обстановку реконструировать по сингенетичным минералам и химическому составу погребенного органического вещества с биомаркерами.

Современные методы, преимущественно сканирующей электронной микроскопии, позволяют утверждать, что практически все влажные поверхности, по меньшей мере в верхних частях зоны гипергенеза, в той или иной степени покрыты бактериальными биопленками (Fossil and recent biofilms, 2003). Исследование древних отложений показывает, что в глубоком докембрии положение было таким же, хотя четких данных о микробном заселении именно субаэральных поверхностей пока нет.

Почвы отличаются от коры выветривания присутствием на минеральных частицах характерной для почв органо-минеральной пленки, представленной гумусовыми веществами. Коры выветривания могут формироваться и при минимальном участии биоты и в этом их отличие от почвы, для которой воздействие биоты представляется доминирующим фактором. Поступление органических веществ предполагает развитие жизни с продуктами неполного разложения исходного органического вещества и биотически опосредованным синтезом в процессе деструкции устойчивых медленно метаболизируемых высокомолекулярных соединений. Конечным результатом служит консервация органического вещества в форме керогена осадочных пород, вероятно в анаэробических условиях (Богородская и др., 2005; Конторович, 2004). Для почвы, в отличие от донных отложений водоемов, как морских, так и континентальных, образование органо-минеральных комплексов происходит при взаимодействии трех фаз – газообразной, водной, твердой. Почвенное органическое вещество создается в субаэральных условиях и в этом его отличие от сапропелей континентальных водоемов. Образуясь в результате деструкции мортмассы, почвенное органическое вещество обязательно должно иметь исходный материал для деструкции – мортмассу первичных продуцентов в экосистеме. Поэтому почва служит характеристикой и устойчивым показателем ландшафта в период его образования.

Почвы и погребенные почвенные слои с записью в отложениях имевших место событий своего образования и трансформации в рамках палеопочвоведения всесторонне рассмотрены в сборнике, подготовленном Институтом географии РАН, получившем образное название «Память

почв» (Память почв, 2008). При этом авторы ограничились периодом времени в 10^{4-6} лет, причем десяток тысяч лет есть максимальное время сохранения почвенного гумуса. Представленные данные по разным направлениям дают уникальный актуалистический материал для интерпретации событий прошлого. Весь период голоцена охватывает существование почвы как корнеобитаемого слоя с высшей сосудистой растительностью.

При переходе к геологическому времени возникает вопрос, а что происходило на субэкральной поверхности до девона, когда появился растительный покров примерно 400 млн. лет назад?

Профили кор выветривания имеют сходный характер для протерозоя, и Реталлак уже давно интерпретирует их как «paleosoils» (Retallack, 2001). Должны ли мы считать их результатом воздействия субэкральной биоты, продуцировавшей органические вещества, или же можно ограничиться абиотическими процессами промывки профиля дождевыми водами? Когда появились почвы в русском смысле слова, а не «soil», под которой понимают и рыхлые поверхности выветривания?

На какие актуалистические модели ведущих процессов можно опираться, рассматривая древние коры выветривания? Могло ли альго-грибное сообщество, предположительно существовавшее до появления наземной растительности (Chen et al., 2000), привести к образованию гумуса?

Можно ли продолжить приложение актуалистических моделей субэкрального выветривания за пределы возникновения оксигенированной атмосферы 2400 млн. лет назад и появления краснокветов? Как влияла на состояние железа, индикатора окислительных условий, диссимиляторная железоредукция в аноксических условиях? Все эти вопросы относятся к области палеобиологии докембрия, о которой мы имеем самое смутное представление, но которая создала ту биосферу, в которой возник субэкральный почвенно-растительный покров.

Для представления о крупномасштабной эволюции географической оболочки необходимо составить представление о том, что происходило в субэкральной области в протерозое, и когда произошла колонизация суши биотой. Для этого необходимо оценить скорость возрастания кислорода с учетом появившейся с позднего протерозоя регулярности оледенений и увеличения их масштабов (Чумаков, 2008). Появление в составе атмосферы свободного кислорода свидетельствует о преобладании процесса высвобождения кислорода при фотосинтезе над процессами окисления в балансе этого газа. Основной областью фотосинтеза в то время могли быть поверхность океана с постоянным притоком биогенов и водорослево-бактериальные маты на дне мелководных морей. Положительный баланс выделения кислорода в цикле $\text{CO}_2 - \text{O}_2 - \text{C}_{\text{орг}}$ обеспечивался захоронением органики в аноксической зоне океана. Появление кислорода в атмосфере приводило к усилению выветривания окисляемых

минералов на поверхности суши, компенсировавшему поступление кислорода. При значительных оледенениях такой компенсации не происходило и содержание кислорода могло быстро увеличиваться. Во время своих максимумов оледенения охватывали поверхность 4–5 современных континентов и спускались до широты 40°–30° и иногда более низких широт. Тем не менее, гипотеза глобальных оледенений в позднем рифее и раннем венде, широко известная под именем «snowball Earth» (Kirschvink, 1992; Hoffman et al., 1998) подвергается серьезной критике (Чумаков, 2008). Не менее важными для оценки процессов выветривания в позднем протерозое являются представления о географическом расположении континентов в то время. Гипотеза оледенелой Земли основана на представлении о предшествующем близэкваториальном расположении большинства континентов. Это должно было обеспечивать на суше высокую температуру, влажность и интенсивное выветривание, при котором сильно увеличивается континентальный сток CO₂ и образования органического углерода и их захоронение в осадках (Чумаков, 2008). Эти процессы приводили к предельному уменьшению CO₂ в атмосфере и быстрому похолоданию. Достаточно ли была продуктивность образования органического углерода на суше в то время для существенного влияния на содержание CO₂ в атмосфере? Такой сценарий вызывает большие сомнения, так как высокая продуктивность на суше должна была обеспечиваться возникновением полноценного почвенно-растительного покрова, который в то время, видимо, был развит слабо. Тем не менее, его постепенное развитие после мощных вендских оледенений в раннем палеозое могло подготовить возможность взрывного освоения суши растениями в девоне. Найти следы и выявить масштаб и особенности почвенного покрова в позднем протерозое и раннем кембрии является актуальной, но трудновыполнимой задачей. Поиск и изучение кор выветривания в отложениях того времени вместе с анализом возможностей длительного захоронения органического вещества вокруг минеральных зерен при разном типе растительности могут помочь решить эту проблему.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богородская Л.И., Конторович А.Э., Ларичев А.И. 2005. Кероген. Методы изучения, геохимическая интерпретация. Новосибирск: изд-во СО РАН, филиал «ГЕО». 254 с.
- Конторович А.Э. 2004. Эволюция нефтидогенеза в истории Земли // Геология и геофизика. Т. 45. № 7. С. 784–802.
- Память почв: Почва как память биосферно-геосферно-антропоферных взаимодействий. 2008 / Отв. ред. В.О. Таргульян, С.В. Горячкин. М.: изд-во ЛКИ. 692 с.
- Перельман А.И., Касимов Н.С. 1999. Геохимия ландшафтов. М., Астрель-2000. 3 изд. 768 с.

- Полынов Б.Б.* 1934. Кобы выветривания. Л.: Изд. АН СССР. 210 с.
- Чумаков Н.М.* 2004. Закономерности глобальных климатических изменений по геологическим данным // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 12. № 2. С. 7–32.
- Чумаков Н.М.* 2008. Проблема тотальных оледенений Земли в позднем докембрии. Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 16. № 2. С. 3–15.
- Chen J., Blume H-P., Beyer L.* 2000. Weathering of rocks induced by lichen colonization – a review // *Catena*. V. 39. P. 121–146.
- Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth. 2003 / E.A. Krumbein, D.W. Paterson, G.A. Zavarzin (eds.). Kluwer Ac. Publ.: Dordrecht.
- Hofmann P.F., Kaufman A.J., Halverson G.P., Schrag D.P.* 1998. A Neoproterozoic snowball Earth // *Science*. V. 281. P. 1342–1346.
- Kinetics of Water-Rock Interaction. 2008 / S.L. Brantley, J.D. Kubicki, A.E. White (eds.). Springer-Science+Buisness Media. N.-Y.
- Kirschvink J.* 1992. A Late Proterozoic Low-Latitude Global Glaciation: the Snowball Earth. The Proterozoic Biosphere. A Multidisciplinary Study. Cambridge Univ. Press. P. 51–52.
- Nichols G.* 2009. Sedimentology and stratigraphy. Wiley-Blackwell, Chichester. 2 ed. 419 p.
- Retallack G.J.* 2001. Soils of the Past. Blackwell, Oxford. 2 ed.
- Schwartzman D.* 1999. Life, Temperature, and Earth. The self-organizing biosphere. Columbia Univ. Press, N.-Y. 241 p.

ДРЕВНЕЙШИЕ КОРЫ ВЫВЕТРИВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ КАРЕЛИИ) И МИКРОФОССИЛИИ

М.М. Астафьева, А.Ю. Розанов

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

Установлено, что уже в раннедокембрийских (архейско-раннепротерозойских) корях выветривания существовали морфологически разнообразные микроорганизмы, бактерии, возможно, цианобактерии, нельзя исключить также присутствие эвкариот.

Ключевые слова: коры выветривания, архей, протерозой, ранний докембрий, бактерии, цианобактерии, прокариоты, эвкариоты.

Изучение появления, становления и ранних стадий эволюции органического мира на Земле – одна из фундаментальных проблем. В последнее время, в результате бактериально-палеонтологических исследований, значительно расширились представления о древнейших этапах эволюции жизни на Земле. Обнаружение широкого распространения фоссилизированных остатков микроорганизмов в древних осадочных и вулканогенных разрезах говорит о том, что их сообщества были важнейшим фактором эволюции биосферы и, прежде всего, осадкообразования на поверхности Земли уже с архея.

Участие микроорганизмов в преобразованиях горных пород – это один из самых актуальных вопросов современной геологии. Роль бактерий при образовании минералов и пород неоднократно обсуждалась в современной литературе (Kirshvink et al., 1985; Lowenstam, Weiner, 1989; Tazaki, 1997; Розанов, Заварзин, 1997) и к настоящему времени показано, что различные бактерии катализируют кристаллизацию и осаждение аутигенных минералов (Бактериальная палеонтология, 2002; Rozanov, 2006). Минерализованные и фоссилизированные бактериальные тела встречаются среди карбонатных и глинистых осадков, бокситов, осадочных железомарганцевых руд и других осадочных пород. Описано уже более 100 мине-

ралов, образование которых может быть связано с деятельностью бактерий (Tazaki, 1997; Banfield, Nealson, 1997; Fortin et al., 1998; Gerasimenko et al., 1999; Rozanov, 2006; Rozanov, Astafieva, 2009).

Микробы участвуют не только в образовании минералов и пород, но и в их преобразовании. Продукты выветривания – осадочные породы – фиксируются уже для самых ранних стадий геологического развития 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, и следовательно, условиях, в которых происходило развитие биосферы.

Обширный эмпирический материал по палеопочвам и корам выветривания свидетельствует с одной стороны, о принципиальном сходстве и едином стиле формирования гипергенных объектов от раннего докембрия до настоящего времени, но с другой стороны отражает специфичность докембрийских гипергенных образований. Наиболее существенными отличиями является незначительная мощность древнейших профилей выветривания (первые метры) и накопление K_2O в наиболее выветренных участках профиля (Михайлов, 1986), тогда как фанерозойские аналоги характеризуются значительной мощностью (сотни метров) и выносом всех щелочных и щелочноземельных элементов с резким обогащением глиноземом. В настоящий момент не существует единого мнения о причинах специфического химического состава раннедокембрийских кор выветривания. Ряд исследователей, вслед за Б.М. Михайловым считают, что формирование маломощных кор выветривания, наиболее выветренные горизонты которых обогащаются K_2O , есть специфическая первичная особенность раннедокембрийского гипергенеза, обусловленная уникальными характеристиками среды выветривания. Вторая точка зрения, наиболее четко выраженная В.К. Головенком (Головенко, 1975), состоит в том, что по ряду причин при длительной геологической истории раннедокембрийских кор выветривания наиболее выветренная, каолининовая, зона не сохранилась.

Наиболее древние организмы были обнаружены в породах с возрастом 3.8 млрд. лет (Schidlowski, 1988, 2001). Это означает, что уже в архее возможно было формирование биоминералов, однако роль биотической составляющей для древнейшего аутигенного минералообразования сейчас не достаточно ясна. Образование глинистых минералов могло происходить не только в ходе абиотической кристаллизации, но и при участии бактерий. Современные исследования свидетельствуют, о том, что конечный продукт выветривания – глинистые минералы, будь они биотического или абиотического происхождения, практически не различаются по структуре

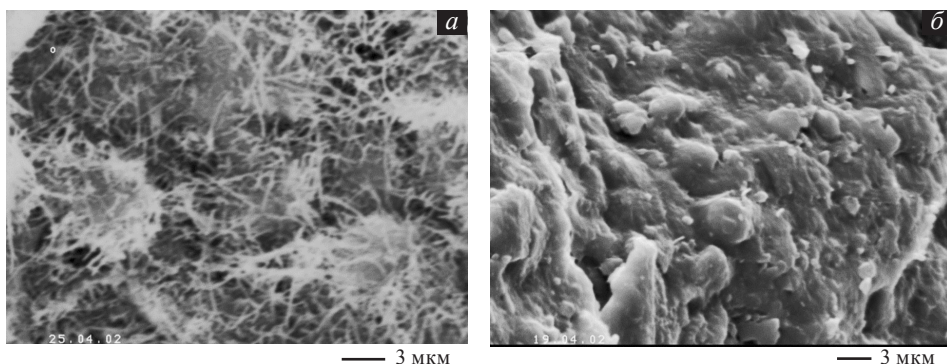


Рис. 1. Нитчатые нанобактерии (?гликокаликс), окружающие коккоидные бактерии в нижнекаменноугольных глинах Московского бассейна (*а* – Приокский карьер; *б* – карьер Пески).

и химическому составу (Tazaki, 1997; Kawano, Tomita, 1999). Таким образом, отсутствуют геохимические критерии разделения глинистых пород биотического и абиотического генезиса.

Примером этому могут служить каменноугольные белые глины Московского бассейна, которые долгое время считались терригенными (сборы П. Кабанова). Бактериально-палеонтологическое исследование этих глин (рис. 1) показало, что они являются не терригенными, а аутигенными, т. е. их происхождение, скорее всего, связано с воздействием биологического фактора. Основанием для подобного вывода служит то, что округлость ядер, ясно видных на изображении, вследствие их малых размеров ($\ll 200$ мкм) не может быть вызвана их окатанностью. Напоминаем, что зерна размером меньше 200 мкм (0.2 мм) не могут окатываться под воздействием воды, оставаясь угловатыми. Размер наших «шариков» – около 5 мкм. Это значит, что происхождение их биогенное, т.е. «шарики» являются fossilized коккоидными бактериями.

Еще одно свидетельство участия бактерий в образовании пород, считавшихся прежде терригенными, это алевролиты с глинистыми прослоями (иллит) Кольского п-ва (Имандра-Варзуга, томингская свита, ~ 2.0 млрд. лет; сборы Н.А. Алфимовой и В.А. Матреничева). Алевролиты известны как классические терригенные породы. Однако в исследуемых алевролитах были обнаружены довольно многочисленные и разнообразные микрофоссилии – нитевидные, коккоидные и др. формы (рис. 2, 3). Это говорит о том, что в образовании этих алевролитов биогенный фактор играл некоторую роль.

Значит без бактериально-палеонтологических исследований невозможно судить о происхождении пород, в том числе и глинистых.

Целью данного исследования является оценка роли живых организмов в формировании древних кор выветривания.

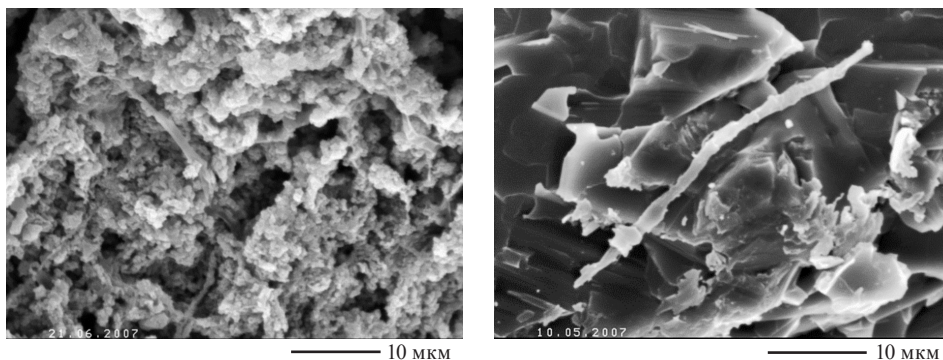


Рис. 2. Нитевидные фоссилизированные формы (на левом изображении погруженные в гликокаликс) из нижнепротерозойских алевролитов с глинистыми прослоями (иллит) Кольского п-ова (~2.0 млрд. лет).

Предположение о существовании жизни на суше раннедокембрийских кратонов прежде выдвигались только на основании изучения элементных и изотопных отношений С, Н, N и Р в веществе. Так, утверждается наличие микробного мата на поверхности породы уже 2.7–2.6 млрд. лет назад (Watanabe et al., 2000; Сергеев и др., 2007). Однако фоссилизированные остатки докембрийских наземных микроорганизмов до сих пор обнаружены не были.

В качестве объектов для изучения были выбраны палеопротерозойские и архейские коры выветривания Карелии (таблица 1): архейские (предверхнелопийские) коры выветривания с возрастом 2.8 млрд. лет по вулканитам (гранитам и плагиогранитам) охтинской серии Лехтинской структуры Карелии (оз. Воронье, устье р. Нижняя Охта) и Хизоваарской зеленокаменной структуры; предсариолийские коры выветривания по кислым метавулканитам, с возрастом 2.4 млрд. лет, расположенные на северном

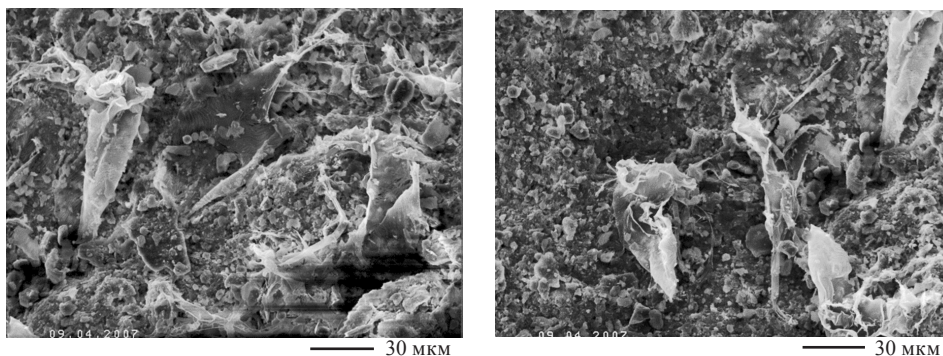


Рис. 3. Расплющенные чехлы ?цианобактерий из нижнепротерозойских алевролитов с глинистыми прослоями (иллит) Кольского п-ова (~2.0 млрд. лет).

Таблица 1. Уровни изученных кор выветривания (по Н.А. Алфимовой и В.А. Матреничеву)

Общая стратиграфическая шкала		Возраст границ, млн. лет	Региональная шкала (надгоризонты)	Климат	Коры выветривания
ПРОТЕРОЗОЙСКАЯ PR	НИЖНЕ-ПРОТЕРОЗОЙСКАЯ (КАРЕЛЬСКАЯ)	Верхне-карельская K ₂	Людикий	Нивальный	Ятулийские О-в Чапаншари, оз. Сегозеро (Ц. Карелия)
		2100	Ятулий	Аридный	Предъятулийские п. Гирвас, оз. Ахвенлампи (Ц. Карелия) оз. М. Янисъярви (С. Приладожье)*, Лехтинская стр. (оз. Окуновское)
		2300	Сариолий	Нивальный	Предсариолийские Лехтинская стр. (оз. Ватулма, оз. Косое) Паанаярвинская стр.*., Большезерская стр.
		2400	Сумий		Предсумийские Кумсинская структура
		2500			
АРХЕЙСКАЯ AR	ВЕРХНЕ-АРХЕЙСКАЯ (ЛОПЬСКАЯ)	Верхне-лопийская L ₃	Гимолий		
		2800			Архейские (Лехтинская стр., Костамукшская стр., Суккозерская стр., Хизоваарская стр.)

берегу оз. Паанаярви (Сев. Карелия), предъятулийские коры выветривания по архейским гранито-гнейсам Карельской гранит-зеленокаменной области, расположенные в районе оз. Малый Янисъярви (Сев. Приладожье), ятулийские коры выветривания с возрастом 2.1 млрд. лет Центральной Карелии (о-в Чапаншари, оз. Сегозеро). Весь материал был любезно предоставлен сотрудниками ИГГД РАН А.Б. Вревским, Н.А. Алфимовой и В.А. Матреничевым.

Бактериально-палеонтологические исследования проводились на электронном сканирующем микроскопе CamScan-4 с микроанализатором Link-860. Изучению подвергались только свежие сколы пород, обработанные спиртом и просушенные в муфеле.

В результате электронно-микроскопических исследований связи между обилием и разнообразием микрофоссилий и возрастом связанных с ними кор выветривания, не обнаружено. Во всех (кроме Хизоваарской) корах выветривания нами был обнаружен комплекс разнообразных остатков фоссилизированных микроорганизмов. Среди этого комплекса выделяются нитчатые (филаментные), коккоидные (диаметр до 5 мкм), более крупные шаровидные формы (диаметр превышает 10 мкм), фоссилизированные биопленки и т. д. Довольно часто породы состоят практически полностью из разрушенных кокков, гантелевидных форм и обрывков нитей (рис. 4).

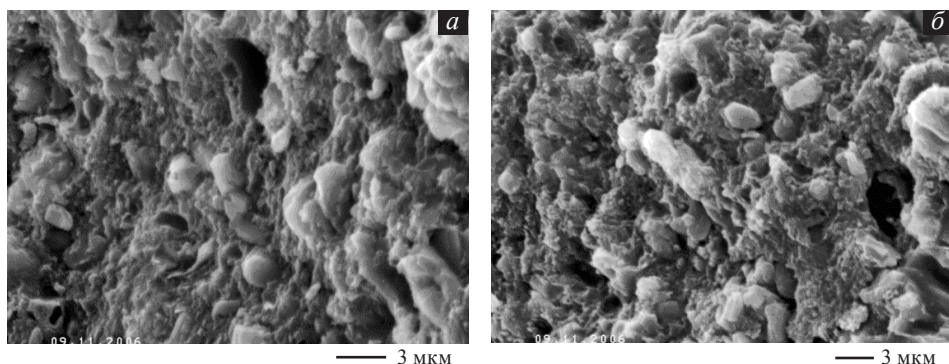


Рис. 4. Микрофоссилии, слагающие докембрийские коры выветривания: *а* – предсариолийские (оз. Паанаярви); *б* – предъятулийские коры выветривания (оз. М. Янис-ярви).

1. Нитчатые (филаментные) формы наиболее обильны. Часто они составляют единое целое с породой (рис. 5).

Нити большей частью длинные диаметром, как правило, от 1 до 3 мкм, иногда до 5–6 мкм, некоторые экземпляры напоминают смятые чехлы цианобактерий *Microcoleus* (Жегалло и др., 2000) (рис. 6).

В одном случае удалось наблюдать трихом (?) цианобактерии, покрытый толстым чехлом. Причем создается впечатление, этот трихом «выползает» из своего чехла (рис. 7).

2. Коккоидные формы не столь многочисленны. Диаметр обнаруженных кокков порядка 2 мкм (рис. 8). Встречены как скопления кокков, так и одиночные кокки. Поверхность кокков часто неровная, шероховатая. Иногда наблюдаются многочисленные следы кокков, по-видимому, порода была буквально сложена коккоидными структурами.

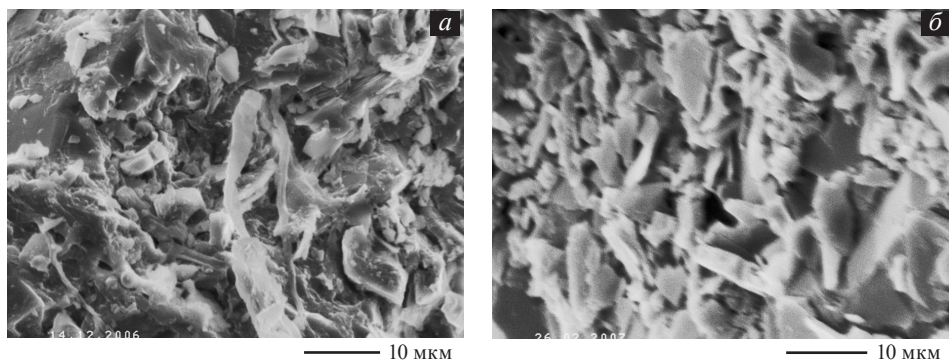


Рис. 5. Нитевидные формы, слагающие практически полностью коры выветривания (*а* – оз. Паанаярви, предсариолийская кора выветривания; *б* – оз. М. Янис-ярви, предъятулийская кора выветривания).

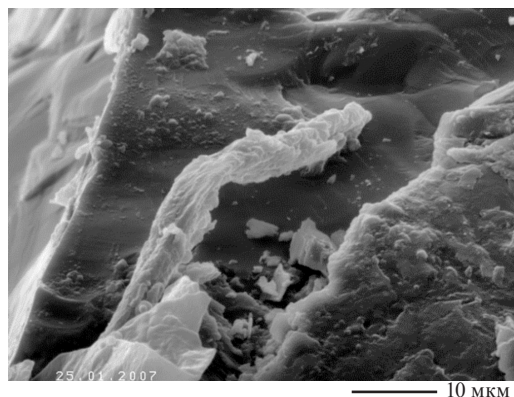


Рис. 6. Нитевидные ископаемые бактерии, форма напоминает смятый чехол цианобактерий *Microcoleus* (оз. Паанаярви).

3. Довольно крупные шаровидные формы диаметром 15–30 мкм с неровной бугристой шероховатой поверхностью (рис. 9). Эти структуры полуразрушены и видно, что они были неоднородными. Характер строения и размеры позволяют предположить возможную принадлежность таких форм к эвкариотам. Однако есть вероятность того, что это колонии мелких коккоидных бактерий, объединенных единым чехлом.

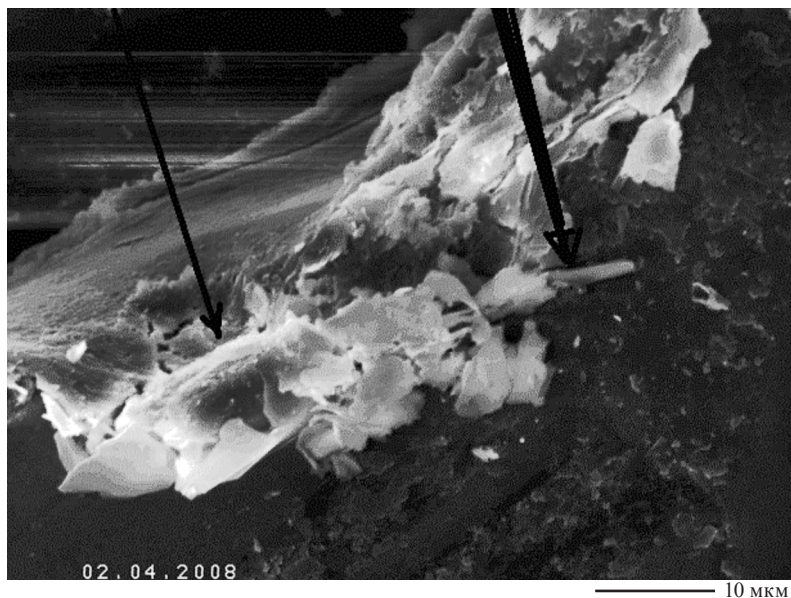


Рис. 7. Чехол (?) цианобактерии (стрелка) и заключенный в нем трихом (жирная стрелка) (оз. Воронье).

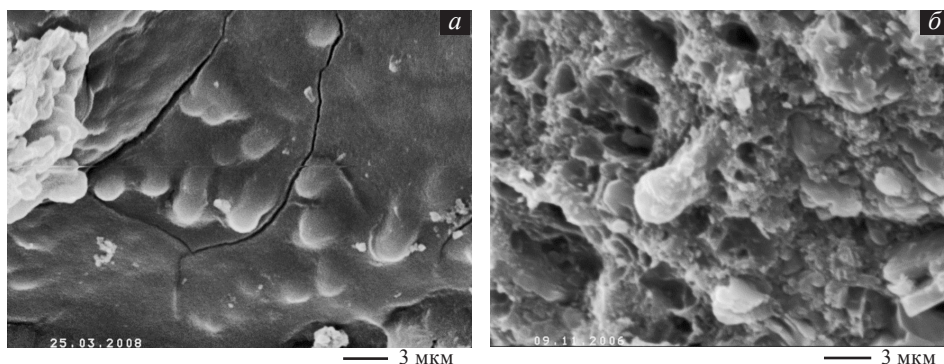


Рис. 8. Кокки: *а* – многочисленные кокки в гликокаликсе: архейская кора выветривания (оз. Воронье); *б* – коккоидная форма с неровной поверхностью, по-видимому, вся порода была покрыта биопленкой, сложенной подобными кокками: предсариолийская кора выветривания (оз. Паанаярви).

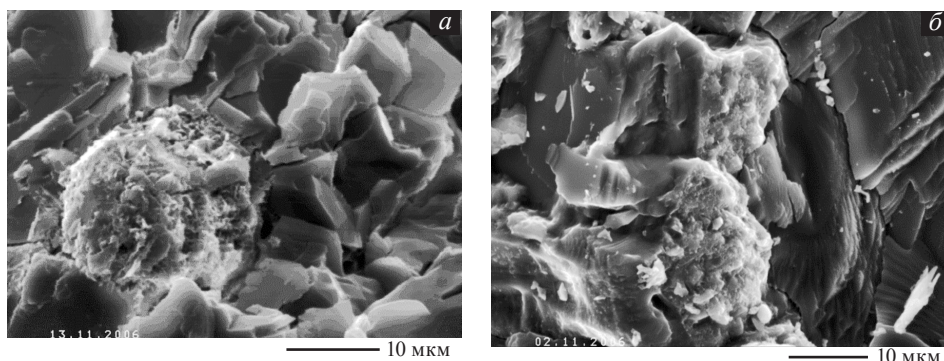


Рис. 9. Крупные шаровидные формы: *а* – предъютулийские коры выветривания (оз. М. Янис-ярви); *б* – предсариолийская кора выветривания (оз. Паанаярви).

4. Биопленки (рис. 10).

5. Встречены формы, по всей видимости, систематическую принадлежность которых определить пока не представляется возможным.

а) Каплевидная (длина 10–12 мкм, ширина порядка 6–7 мкм) форма, зауженный конец которой переходит в узкую (диаметр 1–2 мкм) нить (рис. 11*а*). Поверхность формы гладкая. Нить погружается в породу, сливаясь с ней. Вероятно, эта структура *in situ*.

б) Своеобразные округлые структуры, напоминающие оболочки от кокков (рис. 11*б*). Они расположены близко друг от друга или соприкасаются между собой. Скорее всего, это прижизненное захоронение.

в) Своеобразная вытянутая изогнутая бутылковидная форма (рис. 12). О систематической принадлежности ее судить трудно. Можно отметить лишь некоторое сходство с хитинозоями.

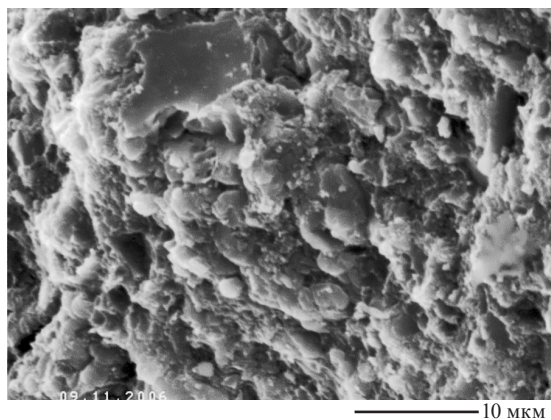


Рис. 10. (?) Биопленка (Паанаярви).

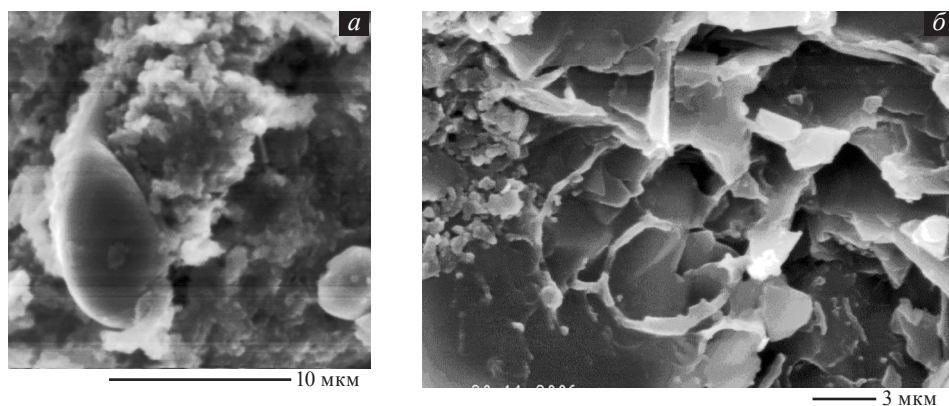


Рис. 11. *а* – каплевидная форма, предсариольская кора выветривания (оз. Паанаярви); *б* – фрагмент породы, сложенный структурами, напоминающими оболочки от кокков (предъятульская кора выветривания (оз. М. Янис-ярви).

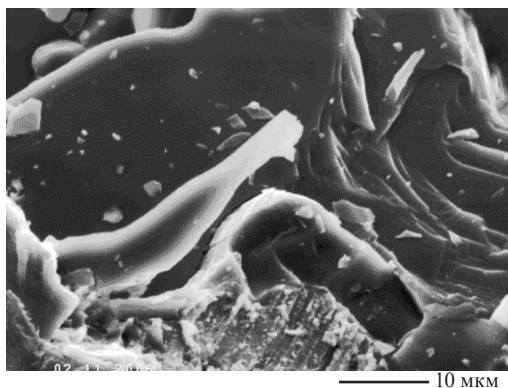


Рис. 12. Бутылковидная форма. Предсариольская кора выветривания (оз. Паанаярви).

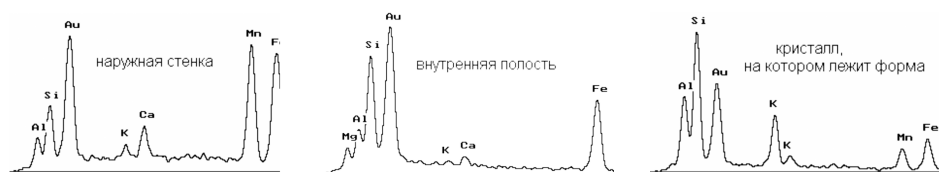
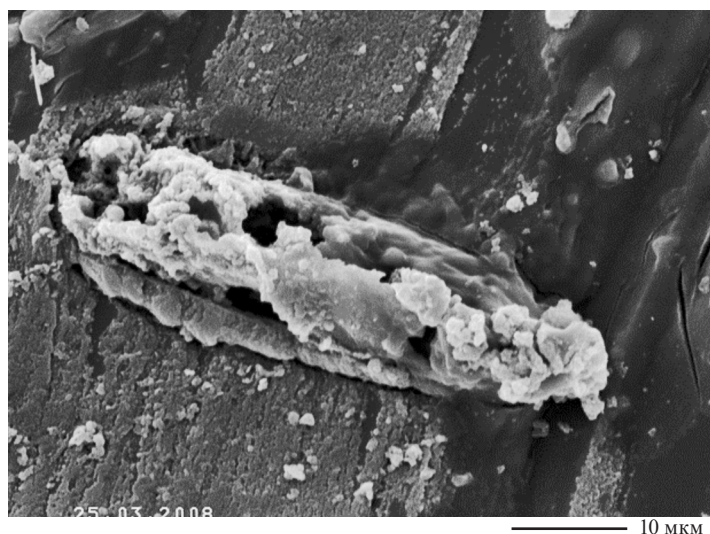


Рис. 13. Удлиненно-овальная, по-видимому, эвкариотная форма и химические анализы (наружной стенки и заполнения внутренней полости формы, а также вмещающих пород – кристалла, в который вмурована форма). Архейская кора выветривания (оз. Воронье).

г) Интересна и удлиненно-овальная форма, длина которой превышает 50 мкм, а ширина больше 15 мкм (рис. 13). Это форма имеет довольно сложное строение, вероятно, покрыта оболочкой толщиной 2–3 мкм. По всей видимости, ее можно было бы отнести к эвкариотам. Однако эта форма очень напоминает классическую «железобактерию» чудовищных размеров (личное сообщение академика Г.А. Заварзина), поэтому вопрос о систематической принадлежности остается открытым.

Изучение микрофоссилий самой молодой (2.1 млрд. лет) из изученных кор выветривания – коры выветривания о-ва Чапаншари (оз. Сегозеро) дало возможность проследить распределение микрофоссилий по различным зонам: кварц-серицитовым породам, алевритам и амфиболитам из зоны контакта коры выветривания и перекрывающих пород (доломитов). В первых трех зонах микрофоссилии достаточно обильны и разнообразны, во всех трех случаях преобладают нитевидные формы, но в алевритах ископаемые бактерии встречаются намного реже, чем в кварц-серицитах и амфиболитах. В перекрывающих доломитах ископаемые микробы не обнаружены.

Выявление закономерностей распределения микрофоссилий по различным зонам кор выветривания представляет предмет дальнейшего изучения.

Изучение древних кор выветривания имеет приоритетное значение для определения условий континентального осадконакопления ранних этапов развития Земли. Климатические условия, господствовавшие на территории Балтийского щита во время формирования изученных объектов резко различны. Для интервала 2.4–2.3 млрд. лет на основании широкого развития моренных ассоциаций пород, реконструируются нивальные обстановки осадконакопления (Ахмедов и др., 1996). Для ятулийского времени (2.3–2.1 млрд. лет) по наличию эвапоритов и красноцветных осадочных отложений в разрезах предполагается господство аридных климатических условий (Хейсканен, 1990). Кроме того, для этого периода описано несколько каличе, формирование которых также указывает на аридные условия (Сочава и др., 1975). Согласно проведенному исследованию, коры выветривания, сформированные как в нивальных, так и в аридных условиях, характеризуются одинаковыми особенностями геологического строения и химического состава.

Химический состав биоморфных микроструктур, входящих в описанный комплекс, во всех случаях идентичен составу вмещающих пород. Это служит косвенным подтверждением того, что микробиологический комплекс разновозрастен 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. И, возможно, благодаря взаимодействию специфического видового состава микроорганизмов и условий гипергенных преобразований и были сформированы уникальные коры выветривания раннего докембрия.

В результате проведенных исследований установлено, что уже в раннем докембрии существовало морфологическое разнообразие бактериальных форм жизни, находки которых в объектах гипергенного происхождения свидетельствуют в пользу экзогенетической природы самих объектов.

Таким образом, в раннем докембрии микроорганизмы, бактерии, возможно цианобактерии и даже, возможно, эвкариоты сопровождали и способствовали образованию кор выветривания. Следовательно, можно говорить о существовании одного ряда от кор выветривания (примитивных почв) к настоящим почвам. Все сказанное выше с определенностью свидетельствует о колонизованности суши микроорганизмами вероятно во всей геологически документированной истории Земли.

Для определения условий континентального осадконакопления ранних этапов развития Земли, приоритетное значение имеет изучение древних кор выветривания. Климатические условия, господствовавшие на территории Балтийского щита во время формирования изученных объектов резко

различны. Для интервала 2.4–2.3 млрд. лет на основании широкого развития моренных ассоциаций пород, реконструируются нивальные обстановки осадконакопления (Ахмедов и др., 1996). Для ятулийского времени (2.3–2.1 млрд. лет) по наличию эвапоритов и красноцветных осадочных отложений в разрезах предполагается господство аридных климатических условий (Хейсканен, 1990). Кроме того, для этого периода описано несколько каличе, формирование которых также указывает на аридные условия (Сочава и др., 1975). Согласно проведенному исследованию, коры выветривания, сформированные как в нивальных, так и в аридных условиях, характеризуются одинаковыми особенностями геологического строения и химического состава, что ставит под сомнение ведущую роль климата для образования гипергенных объектов в раннем докембрии.

Авторы искренне благодарны всем предоставившим каменный материал, всем проявившим интерес и помогавшим в работе ценными советами и замечаниями, а также А.В. Кравцеву и Л.Т. Протасевичу за помощь при работе на электронном сканирующем микроскопе.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» (подпрограмма II), гранты РФФИ № 08-04-00484 и научной школе НШ 4207.2008.5.

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.
- Ахмедов А.М., Травин Л.В., Тихомирова М. 1996. Эпохи оледенения и эвапоритизации в раннем протерозое и межрегиональная корреляция // Региональная геология и металлогения. С.-Петербург: изд-во ВСЕГЕИ. № 5. С. 84–98.
- Бактериальная палеонтология. 2002 / А.Ю. Розанов (ред.). М.: ПИН РАН. 188 с.
- Герасименко Л.М., Жегалло Е.А., Жмур С.И., Розанов А.Ю., Хувер Р. 1999. Бактериальная палеонтология и исследования углистых хондритов // Палеонтол. журн. № 4. С. 103–125.
- Головенко В.К. 1975. Докембрийские коры выветривания, их особенности и методика литолого-геохимического изучения // Докембрийские коры выветривания. М.: Наука. С. 16–27.
- Левченко О.А., Николаев А.А., Богомолов Е.С., Яковлева С.З. 1994. Уран-свинцовый возраст кислых магматитов сумия Северной Карелии // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 2. № 1. С. 3–9.
- Михайлов Б.М. 1986. Рудоносные коры выветривания. Л.: Недра. 238 с.
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А. 1997. Бактериальная палеонтология // Вестник РАН. Т. 67. № 2. С. 109–113.

- Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Вревский А.Б. и др.* 2008. Микрофоссилии раннедокембрийских континентальных кор выветривания Фенноскандинавского щита // *Отечеств. геол.* № 3. С. 83–90.
- Сочава А.В., Савельев А.А., Шулушко И.К.* 1975. Каличе в среднепротерозойских отложениях Центральной Карелии // *Л.: Докл. АН СССР.* Т. 223. № 6. С. 1451–1454.
- Хейсканен К.И.* 1990. Палеогеография Балтийского щита в Карельское время. Петрозаводск: изд-во КарНЦ РАН. 128 с.
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Vrevsky A.B. et al.* 2009. Fossil microorganisms and formation of Early Precambrian weathering crusts // *Proc. SPIE.* V. 7441. 744107-1 – 744107-15.
- Geomicrobiology: Interactions between microbes and minerals.* 1997 / Banfield J.F., Nealson K.H. (eds.). *Rev. Mineralogy.* V. 35.
- Kawano M., Tomita K.* 1999. Formation and evolution of weathering products in rhyolitic pyroclastic flow deposit, southern Kyushu, Japan // *J. Geol. Soc. Jap.* V. 105. № 10. P. 699–710.
- Lowenstam H.A., Weiner S.* 1989. On biomineralization. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Magnetite biomineralization and magnetoreception in organism.* 1985 / Kirshvink J.L., Jones D.S., MacFadden B.J. (eds.). N.-Y., L.: Plenum 2.
- Rozanov A.Yu.* 2006. Precambrian geobiology // *Paleontol. J.* V. 40. Suppl. 4. P. S434–S443.
- Rozanov A. Yu., Astafieva M.M.* 2009. The Evolution of the Early Precambrian Geobiological Systems // *Paleontol. J.* V. 43. № 8. P. 61–77.
- Schidlowski M.* 1988. A 3.800-Million year isotopic record of life from Carbon in sedimentary rocks // *Nature.* V. 333. P. 313–318.
- Schidlowski M.* 2001. Carbon isotopes as biogeochemical recorders of life over 3.8 Ga of Earth history: Evolution of a concept // *Precamb. Res.* V. 106. P. 117–134.
- 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.
- Watanabe Y., Martini J.E.J., Ohmoto H.* 2000. Organic and carbonate-rich soil formation 2.6 billion years ago // *Nature.* V. 408. C. 576–578.
- Zhegallo E.A., Rozanov A.Yu., Ushatinskaya G.T. et al.* 2000. Atlas of Microorganisms from Ancient Phosphorites of Khubsugul (Mongolia). Huntsville: Alabama, USA, NASA.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЕДКОЗЕМЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ПАЛЕОПРОТЕРОЗОЙСКИХ КОРАХ ВЫВЕТРИВАНИЯ БАЛТИЙСКОГО ЩИТА

С.Б. Фелицын, Н.А. Алфимова, В.А. Матреничев, Е.В. Климова

*Институт геологии и геохронологии докембрия РАН
felitsyn@peterlink.ru*

Распределение редкоземельных элементов в палеопротерозойских корах выветривания Балтийского щита согласуется с предположением о присутствии в гипергенных растворах сильных кислот вулканического происхождения и фракционировании РЗЭ в процессе континентального химического выветривания. Цериевая аномалия в продуктах континентального выветривания не может рассматриваться в качестве индикатора окислительно-восстановительного состояния атмосферы, поскольку степень обогащения/обеднения церием относительно лантана и празеодима (неодима) определяется не только парциальным давлением кислорода, но в большей степени окислительно-восстановительным потенциалом в профиле выветривания и режимом дренажа.

Ключевые слова: кора выветривания, Палеопротерозой, фракционирование РЗЭ, Балтийский щит.

Среди редкоземельных элементов (РЗЭ) только церий в гипергенных условиях может находиться в состоянии окисления Ce^{4+} и Ce^{3+} , в современной морской воде величина $[\text{Ce}^{3+}]/[\text{Ce}^{4+}]$ составляет 10^{17} (De Baar et al., 1985). pH-Eh условия являются главными факторами, определяющими распределение церия между твердой и жидкой фазами, при этом влияние кислотно-щелочного баланса системы на подвижность церия существенно превосходит роль окислительно-восстановительного потенциала (De Baar et al., 1985; Liu et al., 1988). В качестве количественной характеристики формы спектра в области легких РЗЭ (La-Ce-Pr-Nd) используется рассчитанная величина обеднения/обогащения относительно соседних La и Pr(Nd). Возможность существования церия в форме Ce^{4+} и Ce^{3+} в природных водах

современных аквафаций очевидна и подтверждается отрицательной цериевой аномалией в оксигенизированных водах, тогда как в бескилородных водах цериевая аномалия положительна, то есть имеет место обогащение церием относительно лантана и неодима (празеодима). Поскольку величина рН в колонне океанической воды изменяется незначительно и может быть измерена или рассчитана для каждого конкретного случая, величина парциального давления кислорода может быть определена на основе содержания церия. Очевидно, что в дренажных растворах зоны гипергенеза величина водородного показателя более изменчива и меняется на различных стадиях континентального выветривания.

Данные по распределению РЗЭ в современных профилях выветривания на субстрате различного состава показывают отсутствие единой закономерности в формировании Се аномалии в продуктах субаэрального химического выветривания. Иногда происходит накопление церия на новообразованных глинистых минералах (коры выветривания по сиенитам в Центральной Африке) и появление значительной положительной цериевой аномалии (Braun et al., 1990). В других случаях происходит вынос церия, например, из профиля выветривания на гранитоидах Южной Европы (Middelburg et al., 1988) и на базальтах юго-востока Австралии (Price et al., 1991).

Результаты исследований геохимии РЗЭ в архейских и палеопротерозойских профилях выветривания в различных регионах также показывают отсутствие выраженных закономерностей распределения цериевой аномалии в продуктах континентального выветривания.

Обогащение всеми РЗЭ зоны окисления в гематитовом профиле выветривания на базальтах Онгелук (Южная Африка) возрастом 2.2 млрд. лет сопровождается появлением выраженной отрицательной цериевой аномалии, интерпретируемой в качестве свидетельства удаления Ce^{3+} из остаточных продуктов выветривания (Wiggering, Beukes, 1990). Данные по распределению РЗЭ в хлоритовой и серицитовой зонах профиля выветривания по базальтам Маунт Ро (Западная Австралия) возрастом ~2.8 млрд. лет также считаются свидетельством в пользу восстановительных условий при континентальном выветривании в позднем архее (Yang et al., 2002).

С другой стороны, в коре выветривания древнее 2.0 млрд. лет на архейских гранитах Вий Мари (Квебек, Канада) имеет место положительная цериевая аномалия в верхней части 13-метрового профиля, позволяющая авторам предполагать окисление Ce^{3+} в наиболее измененной части профиля (Panahi et al., 2000). В породах палеопочвы Пронто на архейских щелочных гранитах (р-н Элиот Лейк, Онтарио, Канада) также не наблюдается цериевой аномалии (Nedachi et al., 2005). В профиле Купер Лейк возрастом 2.45 млрд. лет на основных вулканитах в том же районе распределение Се рассматривается в качестве свидетельства субаэрального выветривания в аноксидных условиях (Utsunomiya et al., 2003).

На территории Балтийского щита коры выветривания широко развиты и встречаются на всех стратиграфических уровнях архея и протерозоя на породах кислого и основного состава (Негруца, 1979; Хейсканен, 1990). Задачей настоящей работы является изучение распределения РЗЭ в корях выветривания возрастом от 2.8 до 2.1 млрд. лет на породах гранитоидного состава Балтийского щита с целью реконструкции рН условий зоны гипергенеза на ранних этапах развития Земли.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В рамках настоящей работы проведено комплексное изучение кор выветривания на порфировидных плагиогранитах (оз. Воронье, Лехтинская структура), метариодацитах (оз. Паанаярви, Паанаярвинская структура) предсариолийского возраста, гранит-порфирах (оз. Ватулма, Лехтинская структура) предсариолийского возраста, гранитах (оз. Кискинлампи, Куолаярвинская структура) предьятулийского возраста и гранито-гнейсах (оз. М. Янисъярви, Северное Приладожье) предьятулийского возраста (рис. 1).

На оз. Воронье (Лехтинская структура, Северная Карелия) кора выветривания развивается по среднезернистым плагиогранитам фундамента и представляет собой горизонт кварц-мусковитовых сланцев мощностью 1.5–2.5 м. Содержание биотита в породах субстрата не превышает 10 об.%. Среди акцессорных минералов немагнитной фракции преобладают циркон и апатит. Породы коры выветривания перекрываются метавулканитами охтинской серии.

Предсариолийский профиль выветривания на оз. Паанаярви (Паанаярвинская структура, Северная Карелия) развивается по метариодацитам сумия, имеет суммарную мощность до 3 м, и в настоящий момент представляет собой слюдистый сланец. В породах субстрата основную массу составляет кислый плагиоклаз (32 об.%) и кварц (30 об.%), содержания мусковита около 20 об.% и биотита не превышают 12 об.%. В наиболее выветренной зоне профиля количество слюд (биотита и мусковита) увеличивается до 32 и 30 об.% соответственно.

На южном берегу оз. Ватулма (Лехтинская структура, Северная Карелия) профиль выветривания развит на наиболее древних породах супракрустального комплекса – субвулканических гранит-порфирах с возрастом 2443 ± 5 млн. лет (Левченков и др., 1994). Гранит-порфиры представляют собой средне-крупнозернистую кристаллическую породу серовато-розового цвета, сложенную полевым шпатом (5–10 об.%), слюдой (до 15–20 % от объема породы) и округлыми вкрапленниками опаловидного кварца, слагающими до 35 % породы. Общая мощность выветренного горизонта – до 6 м и основная часть профиля сложена элювиальной брекчией гранит-порфиров, сцементированной материалом, по составу

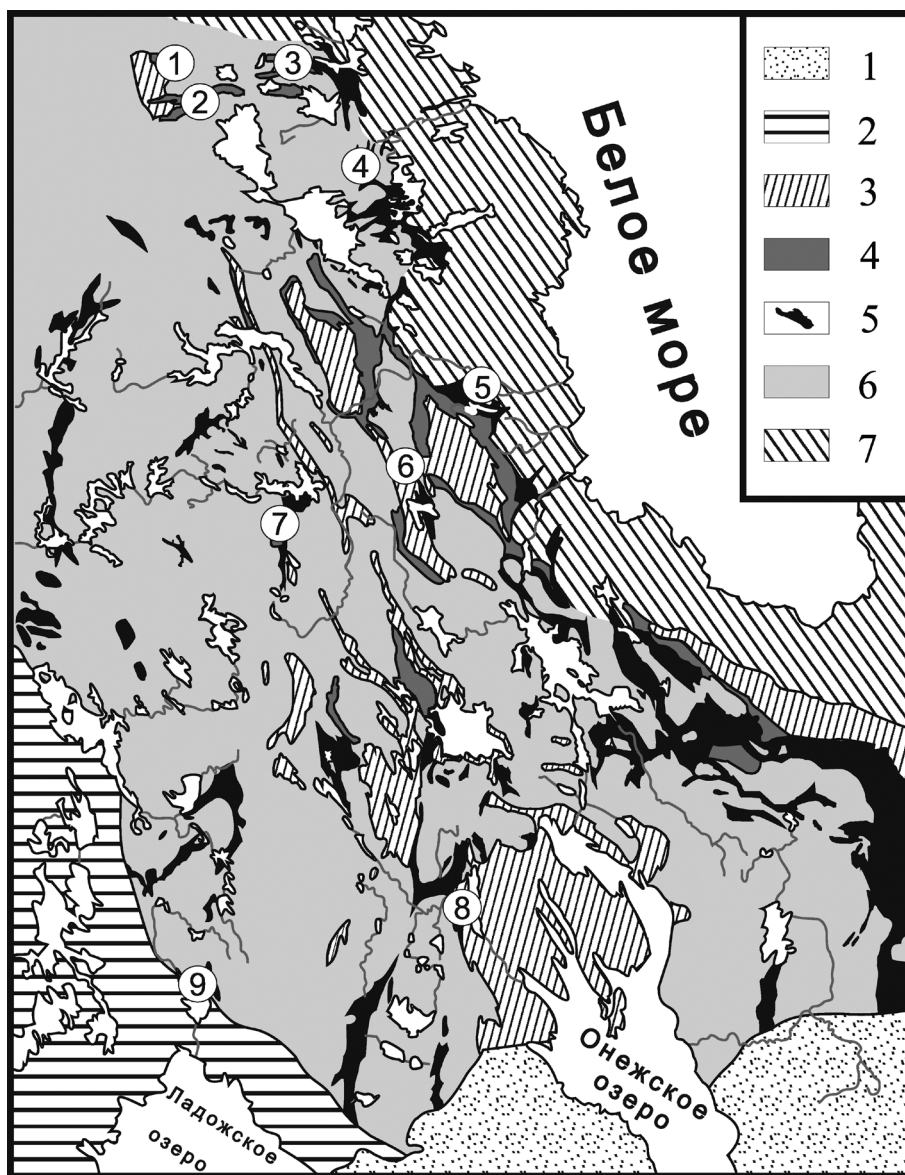


Рис. 1. Схема геологического строения Карельской гранит-зеленокаменной области; условные обозначения: 1 – палеозойский платформенный чехол, 2 – свекофеннский пояс, 3 – отложения ятулийского яруса, 4 – отложения сумийско-сариолийского яруса, 5 – лопийские комплексы, 6 – карельская гранит-зеленокаменная область, 7 – беломорский пояс (цифры в кружках – районы, в которых проводились детальные исследования: ① – Куоляярвинская структура, ② – Паанаярвинская структура, ③ – Кукаозерская структура, ④ – Хизоваарская структура, ⑤, ⑥ – Лехтинская структура, ⑦ – Большезерская структура, ⑧ – Онежская структура, ⑨ – Северное Приладожье).

ву аналогичным субстрату, но более мелкозернистым. Главными среди акцессорных минералов данного профиля являются циркон и апатит. Количество циркона в породах коры выветривания в шесть раз превышает его содержания в субстрате.

Субстрат, по которому происходит образование коры выветривания на оз. Кискинламп (Куолаярвинская структура, Северная Карелия) представлен розовыми микроклин-плагиоклазовыми гранитами. Порода средне-крупнозернистая, массивная. Соотношение минералов в субстрате следующее – кварц – 30 %, плагиоклаз – 5–35 %, микроклин – 15–20 %, биотит – 15–20 % от объема породы. Общая видимая мощность гипергенного профиля не превышает 10 м. Большая часть гипергенного профиля в настоящий момент представляет собой элювиальную брекчию, в которой основную массу породы (до 80 % объема) составляют остроугольные обломки гранитоидов субстрата, сцементированные мелкозернистым обломочным материалом, по составу сходным с субстратом. Основная часть цемента сложена обломками зерен микроклина, кристаллами плагиоклаза и зернами кварца с незначительным количеством слюд.

Профиль выветривания на северо-западном берегу оз. М. Янисъярви (Северное Приладожье, Карелия) расположен в зоне контакта архейских гранито-гнейсов Карельской гранит-зеленокаменной области и нижнеятулийских терригенных пород. Субстрат, по которому развивается кора выветривания, представлен среднезернистыми гранито-гнейсами, кварц-мусковит-полевошпатового состава с четко выраженной мигматитовой полосчатостью. В составе гранито-гнейсов присутствуют кварц (до 40 об.%), микроклин (7–15 об.%), плагиоклаз (20–30 об.%) и биотит (до 12 об.%), а также отдельные зерна апатита и сульфидов, общее количество которых не превышает 1.5–2 %. Наиболее выветренная зона коры выветривания в настоящий момент сложена мелкозернистым серицитом с незначительным количеством обломков материнских пород и резорбированных зерен кварца.

Возраст коры выветривания Лехтинской структуры в районе оз. Воронье составляет 2.8 млрд. лет (Матреничев и др., 2009), оз. Ватулма 2.4 млрд. лет (Негруца, 1979). На основании данных по геологии и стратиграфии, возраст коры выветривания оз. Паанаярви принят равным 2.4 млрд. лет, оз. Куолаярви – 2.2 млрд. лет (Полеховский 1985; Kulikov et al., 1980), в районе оз. М. Янисъярви – 2.2 млрд. лет (Ранний докембрий..., 2005).

Содержания пороодообразующих элементов определялись во ВСЕГЕИ им. Карпинского методом рентгено-спектрального анализа (РСА), малых и редкоземельных элементов – методом индукционно-связанной плазмы с масс-спектрометрическим окончанием (ICP-MS). Средняя относительная ошибка определения составляет менее 5 % отн. для РЗЭ.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РЗЭ В ПОРОДАХ АРХЕЙ-ПАЛЕОПРОТЕРОЗОЙСКИХ КОР ВЫВЕТРИВАНИЯ

В качестве примера на рис. 2. представлены спектры распределения РЗЭ в различных зонах профиля выветривания в районе оз. Ватулма и оз. М. Янисъярви. Распределение РЗЭ в других изученных корях выветривания аналогично таковому, обнаруженному в корях выветривания с возрастом 2.4 и 2.2 млрд. лет и выбранных в качестве иллюстрации.

Содержащие преимущественно аутигенные глинистые минералы зоны профилей выветривания характеризуются пониженным содержанием РЗЭ по сравнению с субстратом. Зоны элювиальной брекчии характеризуются незначительным обогащением средними и тяжелыми лантаноидами относительно субстрата, тогда как зоны аккумуляции глинистых минералов преимущественно обедняются этими элементами. Максимальное обогащение тяжелыми РЗЭ по сравнению с породами субстрата наблюдается в элювиальной зоне коры выветривания оз. Ватулма с возрастом 2.4 млрд. лет, где содержание тяжелых РЗЭ в 2.0–2.5 раз выше, чем в гранит-порфирах субстрата. Во всех других профилях выветривания обогащение элювиальной зоны тяжелыми РЗЭ относительно пород субстрата не превышает 50–100 % и свидетельствует о низкой степени зрелости остаточных продуктов выветривания (Taylor, McLennan, 1985).

Обогащение тяжелыми РЗЭ остаточных продуктов элювиальной зоны (рис. 2) не связано с накоплением в данной зоне обогащенных тяжелыми РЗЭ устойчивых к выветриванию акцессорных минералов (главным образом, циркона), как предполагалось для современных профилей выветривания (Nesbitt, 1979; Taylor, McLennan, 1985). Основанием для подобного заключения является распределение содержания Zr по профилю выветривания во всех изученных корях выветривания архей-палеопротерозойского возраста Балтийского щита. В профиле выветривания оз. Воронье с возрастом 2.8 млрд. лет среднее содержание циркония в породе субстрата составляет 90 г/т, в элювиальной зоне – 96 г/т, в глинистой зоне – 106 г/т.

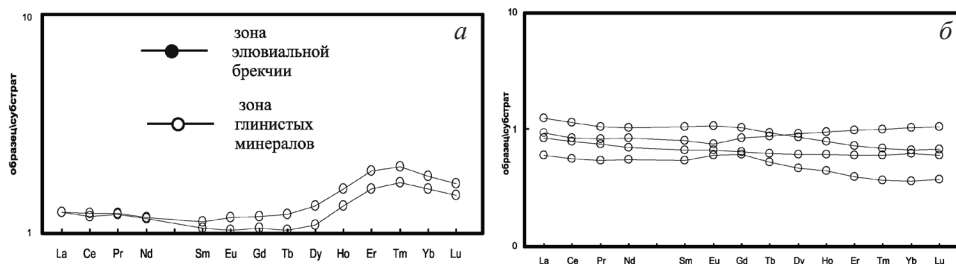


Рис. 2. Распределение редкоземельных элементов в профилях выветривания гранитоидов Балтийского щита: а – оз. Ватулма (Лехтинская структура), б – оз. М. Янисъярви (Северное Приладожье).

Для коры выветривания оз. Ватулма (2.4 млрд. лет) содержание циркония в породе субстрата составляет 96 г/т, в элювиальной зоне – 112 г/т. Гранитоиднейсы субстрата оз. М. Янисъярви содержат в среднем 109 г/т Zr, тогда как в элювиальной зоне среднее содержание циркония существенно меньше и составляет 76 г/т. Таким образом, форма спектров РЗЭ в элювиальной зоне изученных кор выветривания не является следствием накопления в остаточном материале относительно устойчивого к химическому выветриванию циркона – концентратора тяжелых РЗЭ.

Спектры распределения РЗЭ гладкие во всех изученных профилях выветривания. Ни одна из зон профиля не демонстрирует выраженной положительной или отрицательной цериевой аномалии – обогащение/обеднение церием относительно лантана и празеодима (неодима) в корях выветривания неоархейского и палеопротерозойского возраста Балтийского щита практически отсутствует.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТА ПО ВЫЩЕЛАЧИВАНИЮ РЗЭ ИЗ ГРАНИТА

Для исследования особенностей выноса РЗЭ из гранитоидов при выветривании проведено экспериментальное исследование с образцами субстрата гранитоидного состава, на которых установлены и изучены древние профили выветривания – оз. Ватулма (2.4 млрд. лет) и оз. М. Янисъярви (2.2. млрд. лет).

В эксперименте использовались образцы пород, раздробленные в механической дробилке, без разделения по фракциям разного размера (размер материала таким образом варьировал от 0.1 до 10 мм в одной навеске). Навеска помещалась в раствор 0.05 N раствор серной кислоты (pH=4.5) при соотношении порода/раствор равном 1/100. Выбор кислотообразующего агента раствора и гранулометрического состава выщелачиваемого гранита определены задачей эксперимента – оценка подвижности РЗЭ в условиях, имитирующих химическое выветривание. Задачей ранее проведенных экспериментов по выщелачиванию РЗЭ (см. обзор в работе Дубинина, 2006) являлось изучение геохимии РЗЭ, переходящих в раствор при взаимодействии океанических осадков с морской водой, что ограничивает применимость полученных в подобных работах результатов для целей настоящей работы.

В ходе эксперимента была получена серия растворов, отличающихся друг от друга временем взаимодействия раствора и породы: для гранитоидов оз. Ватулма время взаимодействия составило от 6 с до 600 мин; для субстрата оз. М. Янисъярви было получено 8 растворов – 6 с, 60 с, 600 с, 60 мин, 600 мин, 6 000 мин, 60 000 мин и 150 000 мин. Все эксперименты проводились при стандартных условиях ($T=25\text{ }^{\circ}\text{C}$, $P=1\text{ атм}$) и свободном доступе атмосферного воздуха.

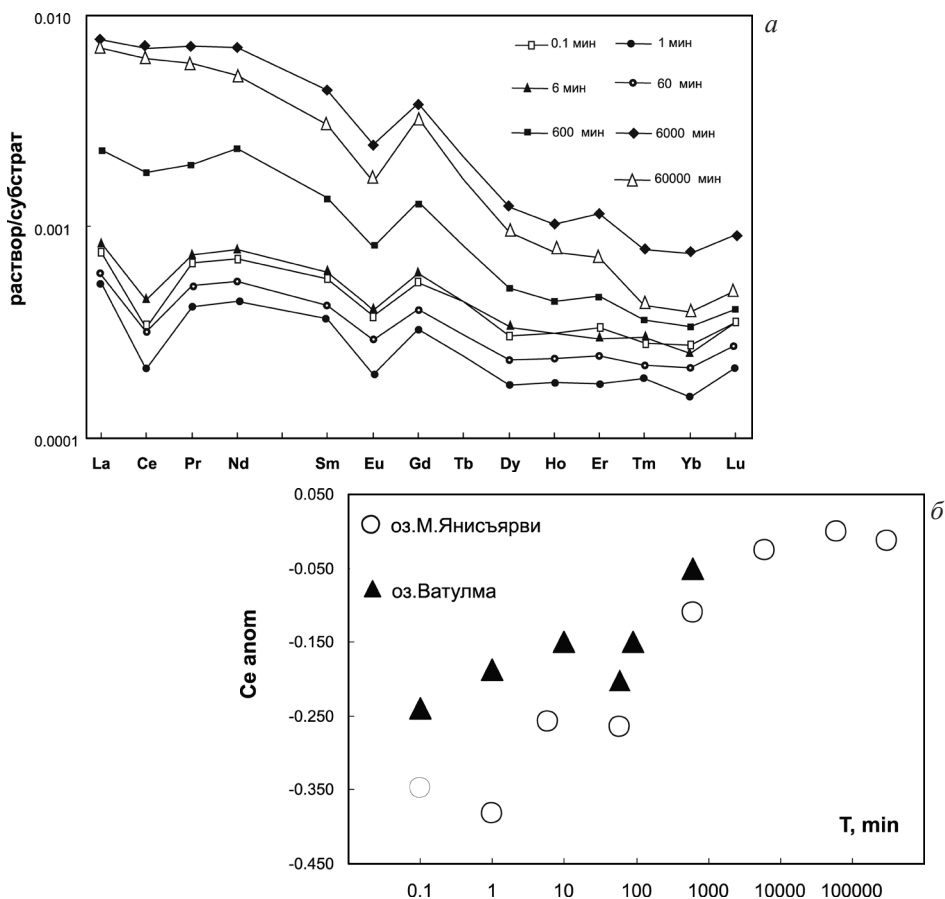


Рис. 3. *a* – распределение РЗЭ в экспериментальных растворах оз. М. Янисъярви в зависимости от времени взаимодействия раствор-порода; *б* – зависимость величины цериевой аномалии от времени в эксперименте по выщелачиванию гранитоидов с возрастом 2.4 млрд. лет (оз. Ватулма) и 2.2 млрд. лет (М. Янисъярви); $Ce_{an} = \log[3 \cdot C_{en} / (2 \cdot L_{an} + N_{dn})]$, где n – содержание в образце/содержание в породах субстрата.

После взаимодействия с породой растворы сразу фильтровались через несколько слоев бумаги Filtrak #389 (Germany) и анализировались на содержание РЗЭ.

Результаты эксперимента представлены на рис. 3. Как видно из приведенных данных, по мере увеличения времени взаимодействия породы и раствора увеличивается суммарное содержание РЗЭ и изменяется форма спектра РЗЭ, а именно – происходит прогрессивное обогащение легкими РЗЭ относительно тяжелых РЗЭ (рис. 3*a*). Отрицательная цериевая аномалия в растворе уменьшается начиная со времени взаимодействия порода-раствор более 1 мин и практически исчезает после 1 000 мин (рис. 3*б*).

ИНФОРМАТИВНОСТЬ СПЕКТРОВ РЗЭ В ПРОДУКТАХ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО ХИМИЧЕСКОГО ВЫВЕТРИВАНИЯ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ КИСЛОТНО-ЩЕЛОЧНЫХ УСЛОВИЙ ГИПЕРГЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В РАННЕМ ДОКЕМБРИИ

Сопоставление данных по распределению РЗЭ в остаточных продуктах континентального химического выветривания на породах гранитоидного состава раннего докембрия Балтийского щита и результатов экспериментов по кислотному выщелачиванию РЗЭ из гранитов приводит к заключению о принципиальном сходстве натуральных и лабораторных наблюдений.

Константы устойчивости хлоридных и сульфатных комплексов РЗЭ уменьшаются по мере увеличения атомного номера редкоземельных элементов, тогда как для других комплексных соединений РЗЭ в природных водах (карбонатные, фторидные, фосфатные) имеет место обратная закономерность – более устойчивы комплексы тяжелых РЗЭ (Дубинин, 2006). Поскольку хлор и сера являются ведущими кислотообразующими агентами газовой компоненты вулканических извержений, формирующих аэрозоли сильных кислот в атмосфере, правомерно связать обогащение тяжелыми РЗЭ элювиальной зоны профиля выветривания с выносом легких РЗЭ в составе хлоридных и сульфатных комплексов.

Как показано ранее (Алфимова, Матреничев, 2006) формирование профилей выветривания раннего докембрия Балтийского щита происходило при участии растворов со значением pH от 4 до 6 единиц. В работе (Watanabe et al., 2004) на основании констант равновесия реакции взаимодействия углекислоты с водой, кислотность дождевых вод в архее оценивается как 4.66 единиц pH при принятой концентрации CO₂ в атмосфере, в 100 раз превышающей современный уровень. Преобладание вулканогенных пород в супракрустальных разрезах раннего докембрия, в том числе и в разрезах архея–палеопротерозоя Балтийского щита, предполагают поступление в атмосферу раннего докембрия таких кислотообразующих веществ, как оксиды углерода, серы и азота, а также хлор и фтор в количестве, существенно превышающем объем современной вулканогенной эмиссии летучих компонентов. Кислотность атмосферных осадков, выпадающих в районах современных извержений, может составлять менее 2 единиц pH. Например, при Большом трещинном Толбачинском извержении в 1975-1976 гг. с объемом изверженного материала ~1 км³ минимальное значение pH=1.99 дождевых осадков было зафиксировано в августе 1975 г. вблизи действующих конусов Северного прорыва; аналогичные значения кислотности атмосферных осадков отмечались и других районах современной вулканической активности (Меняйлов и др., 1980). В свете этого кислая среда атмосферных осадков (существенно меньше 4.7 единиц водородного показателя) в раннем докембрии представляет-

ся весьма вероятной, при этом кислотность вод зоны гипергенеза могла определяться не только атмосферным диоксидом углерода, но и более сильными кислотообразующими агентами вулканогенного происхождения. Основанием для подобного предположения является геохимия РЗЭ в кислых растворах, а именно – существенно большая устойчивость хлоридных и сульфатных комплексов легких РЗЭ по сравнению с фосфатными и карбонатными. Поскольку формирование серной кислоты в результате газозависимых реакций в атмосфере предполагает окисление диоксида серы, гипотеза о значительной роли растворов вулканогенной серной кислоты в процессах континентального химического выветривания зависит от принятой модели эволюции газового состава атмосферы; допущение о миграции легких РЗЭ в составе хлоридных комплексов не зависит от модели содержания кислорода в древней атмосфере. Удаление устойчивых комплексов легких РЗЭ с дренажными водами из профиля выветривания имеет следствием обогащение тяжелыми РЗЭ остаточного материала элювиальной зоны, что и демонстрируют соответствующие части AR-PR кор выветривания Балтийского щита (рис. 3а).

Установление равновесного состояния между твердой и жидкой фазами в кислом растворе при отношении раствор/порода более 100 для Се наступает примерно через 12 часов (рис. 3б). Сопоставимые результаты по времени установления квазиравновесного состояния для церия получены при селективном выщелачивании и сорбции/соосаждении РЗЭ в подкисленной среде (Дубинин, 2006). Поэтому наличие или отсутствие цериевой аномалии (положительной или отрицательной) в породах профиля выветривания не может рассматриваться в качестве индикатора окислительно-восстановительного состояния субаэральных обстановок. Помимо рН-Eh условий выветривания, на геохимию церия в профиле выветривания определяющую роль оказывают режим дренажа, скорость удаления тонкодисперсных продуктов выветривания и т. п. При идентичных рН-Eh в зоне субаэрального химического выветривания возможно образование положительной цериевой аномалии в элювиальной зоне и отрицательной – в глинистой в случае ограниченного времени воздействия дренажных вод на породы субстрата. При времени взаимодействия порода-раствор большем, чем требуется для установления квазиравновесного состояния церия между жидкой и твердой фазами, цериевая аномалия во всех зонах профиля выветривания не образуется. Последние условия характерны для ландшафтов с малыми градиентами высот типа пенепленизированных равнин, поскольку в таких обстановках имеет место не только устойчивый режим циркуляции грунтовых вод, но и существует возможность подтопления продуктов физического выветривания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные по распределению РЗЭ в профилях выветривания архей-палеопротерозойского возраста на гранитоидных породах Балтийского щита и результаты лабораторных экспериментов по кислотному выщелачиванию гранитов позволяют реконструировать некоторые особенности континентального химического выветриванию в раннем докембрии на Балтийском щите. Формирование кор выветривания происходило на фоне слабодифференцированного рельефа в условиях ограниченного дренажа продуктов физического выветривания. Использование цериевой аномалии для оценки окислительно-восстановительных условий гипергенных преобразований пород гранитоидного состава в субэвральных обстановках невозможно, поскольку подвижность церия в профиле выветривания зависит не только от pH-Eh, но и от скорости восстановления и растворения церия, то есть от условий дренажа. Спектры распределения РЗЭ в элювиальной зоне изученных AR-PR кор выветривания свидетельствуют о кислотном характере дренажных вод, при этом pH растворов определялась присутствием сильных кислот вулканогенного происхождения.

Очевидные находки микробиоты в породах различных зон профилей выветривания позволяют предположить ацидофильную природу микробиальных сообществ континентальных экосистем в раннем докембрии. Комплекс изотопно-геохимических данных по составу органического вещества палеопочв с возрастом 2.7–2.3 млрд. лет на дунитах в Восточном Трансваале свидетельствует о наличии цианобактериальных сообществ в профиле выветривания (Watanabe et al., 2000, 2004). Минерализованные бактериальные тела различной формы обнаружены в корах выветривания на Балтийском щите (Розанов и др., 2008) в районе оз. Паанаярви и в Северном Приладожье, а также в коре выветривания Лехтинской структуры (Rozanov, 2006; Astafieva et al., 2006); часть организмов интерпретируется в качестве остатков цианобактерий.

Работа выполнена по программе Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алфимова Н.А. 2007. Раннедокембрийские коры выветривания Карелии. Геологическое строение, химический состав и условия формирования. Автореферат на соискание степени кандидата геолого-минералогических наук. С.-Петербург.
- Алфимова Н.А., Матреничев В.А. 2006. Континентальное выветривание в раннем докембрии: особенности минеральных преобразований и состав гипергенных растворов // Литология. Полезные ископаемые. Т. 41. № 6. С. 518–529.
- Дубинин А.В. 2006. Геохимия редкоземельных элементов в океане. М.: Наука. 360 с.

- Левченков О.А., Николаев А.А., Богомолов Е.С., Яковлева С.З. 1994. Уран-свинцовый возраст кислых магматитов сумия Северной Карелии // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 2. № 1. С. 3–9.
- Матреничев В.А., Алфимова Н.А., Левченков О.А. и др. 2009. Стратиграфия и изотопный возраст лопийского комплекса Лехтинской структуры (С. Карелия) // Стратиграфия. Геол. корреляция (в печати).
- Меняйлов И.А., Никитина Л.П., Шапарь В.Н. 1980. Геохимические особенности эксгальций БГТИ. М.: Наука. 235 с.
- Негруца Т.Ф. 1979. Палеогеография и литогенез раннего протерозоя области сочленения карелид и беломорид. Л.: изд-во ЛГУ. 255 с.
- Полеховский Ю.С. 1985. Сумий и сариолий в Паанаярвинской структурной зоне (Северная Карелия) // Тр. ВСЕГЕИ. Т. 339. С. 106–113.
- Ранний докембрий Балтийского щита. 2005 / Ред. В.А. Глебовицкий. СПб.: Наука. 711 с.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Вревский А.Б. и др. 2008. Микрофоссилии раннедокембрийских кор выветривания Фенноскандинавского щита // Отеч. геология. № 3. С. 83–90.
- Хейсканен К.И. 1990. Палеогеография Балтийского щита в Карельское время. Петрозаводск: изд-во КарНЦ РАН. 128 с.
- Astafieva M.M., Hoover R.B., Rozanov A.Yu. et al. 2009. Fossil microorganisms in the Archean // Proc. of SPIE. V. 6309. P. 630904-1 – 630904-10.
- Braun J.-J., Pagel M., Muller J.-P. et al. 1990. Cerium anomalies in lateritic profiles // Geochim. et Cosmochim. Acta. V. 54. P. 781–795.
- De Baar H.J.W., Bacon M.P., Brewer P.G. et al. 1985. Rare earth elements in the Pacific and Atlantic Oceans // Geochim et Cosmochim. Acta.
- Kulikov V.S., Galdobina L.P., Voinov A.S. et al. 1980. Jatulian geology of the Paanajarvi-Kuolajarvi synclinorium // Jatulian Geology in the eastern part of the Baltic Shield. Rovaniemi. P. 73–93.
- Liu Y.-G., Miah M.R.U., Schmitt R.A. 1988. Cerium: A chemical tracer for paleo-oceanic redox conditions // Geochim. et Cosmochim. Acta. V. 52. P. 1361–1361.
- Middelburg J.J., Van Der Weiden C.H., Woittiez J.R.W. 1988. Chemical processes affecting the mobility of major, minor and trace elements during weathering of granitic rocks // Chem. Geol. V. 68. P. 253–273.
- Nedachi Y., Nedachi M., Benett G. et al. 2005. Geochemistry and mineralogy of the 2.45 Ga Pronto paleosols, Ontario, Canada // Chem. Geol. V. 214. P. 21–44.
- Nesbitt H.W. 1979. Mobility and fractionation of rare elements during weathering of a granodiorite // Nature. V. 279. P. 206–210.
- Panahi A., Young G.M., Rainbird R.H. 2000. Behavior of major and trace elements (including REE) during Paleoproterozoic pedogenesis and diagenetic alteration of an Archean granite near Ville Marie, Quebec, Canada // Geochim. et Cosmochim. Acta. V. 64. P. 2199–2220.

- Price R.C., Gray C.M., Wilson R.E.* et al. 1991. The effects of weathering of rare earth elements, Y and Ba abundances in Tertiary basalts from southeastern Australia // *Chem. Geol.* V. 93. № 2. P. 245–265.
- Rozanov A.Yu.* 2006. Precambrian Geobiology // *Paleontol. J.* V. 40. P. S434–S443.
- Taylor S.R., McLennan S.M.* 1985. The continental crust: its composition and evolution. Oxford: Blackwell. 315 p.
- Utsunomiya S., Murakami T., Nakada M.* et al. 2003. Iron oxidation state of a 2.45 Byr-old paleosols developed on mafic volcanics // *Geochim. et Cosmochim. Acta.* V. 62. P. 213–221.
- Watanabe Y., Martini J.E.J., Ohmoto H.* 2000. Geochemical evidence for terrestrial ecosystems 2.6 billion years ago // *Nature.* V. 408. P. 574–578.
- Watanabe Y., Stewart B.W., Ohmoto H.* 2004. Organic- and carbonate-rich soil formation ~2.6 billion years ago at Shagen, East Transvaal district, South Africa // *Geochim. et Cosmochim. Acta.* V. 68. P. 2129–2151.
- Wiggering H., Beukes N.J.* 1990. Petrography and Geochemistry of a 2000–2200-Ma-old Hematitic Paleo-Alteration Profile on Ongeluk Basalt of the Transvaal Supergroup, Griqualand West, South Africa // *Precambrian Res.* V. 46. P. 241–258.
- Yang W., Holland H.D., Rye R.* 2002. Evidence for low or no oxygen in the late Archean atmosphere from the ~2.76 Ga Mt. Roe #2 paleosol, Western Australia: Pt 3 // *Geochim. et Cosmochim. Acta.* V. 66. P. 3707–3718.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ПАЛЕОПОЧВ НА ОСНОВЕ СОВРЕМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ ГУМУСООБРАЗОВАНИЯ

А.Г. Заварзина

*Факультет почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*

В обзоре обсуждаются существующие представления о процессах гумификации и их приложение к образованию палеопочв. Синтез гуминовых веществ (ГВ) – это гетерогенный каталитический окислительный процесс в субэдральной зоне. Стабилизация ГВ в виде адсорбционных органо-минеральных комплексов (кутан) может происходить одновременно с синтезом ГВ. Обязательным условием образования гуминовых веществ, подобных современным, является наличие достаточного количества фенольных соединений – основных предшественников гуминовых веществ. Поэтому время образования почв как поверхностного гумусированного слоя должно приблизительно совпадать с появлением наземной растительности, служащей источником фенольных соединений. Поскольку образование значительных количеств гуминовых веществ прокариотами и водорослями неизвестно, первыми значимыми организмами-гумусообразователями можно считать лишайники, которые традиционно считаются сукцессионными предшественниками мохообразных и высших растений при заселении почв и горных пород. Уникальность лишайников заключается в том, что они представляют собой самодостаточную систему, способную осуществить весь цикл почвообразования от выветривания материнской породы до образования гумуса и его органо-минеральных соединений. Роль лишайников в гумусообразовании не ограничивается продукцией мортмассы, а заключается также в синтезе растворимых фенольных соединений – предшественников и лакказ – ферментов, катализирующих гумификацию. Важным отличием лишайникового гумуса от гумуса высших растений является отсутствие лигнина как источника предшественников. Время появления лишайников в геологической истории Земли неизвестно, высказывались предположения, что почва была заселена лишайниками и водорослями в докембрии и раннем палеозое. С большей достоверностью можно полагать, что лишайники колонизировали сушу в ордовике-силуре (480–400 Ma), и это время можно ориентировочно считать временем появления гумусированной почвы.

Ключевые слова: гумификация, фенолоксидазы, фенольные соединения, лишайники.

ВВЕДЕНИЕ

Образование почвы представляет рубеж в эволюции и функционировании наземных экосистем. Формирование почвы как плодородного слоя на поверхности измененной выветриванием материнской породы начинается с поселения биоты, продукты жизнедеятельности и постмортальной трансформации которой, с одной стороны воздействуют на минеральный субстрат, разрушая его, а с другой стороны, могут служить исходным материалом, из которого образуется гумус. Наличие гумуса (почвенного органического вещества) отличает почвы от кор выветривания и грунтов и обуславливает их плодородие. Таким образом, процессы гумусообразования и почвообразования тесно взаимосвязаны. Почвенный гумус или перегной представляет собой «совокупность всех органических соединений, находящихся в почве, но не входящих в состав живых организмов или образований, сохраняющих анатомическое строение» (Орлов, 1992). В гумус входят как неспецифические соединения – лигнин, целлюлоза, полифенолы, белки, углеводы и др., так и собственно гуминовые вещества (ГВ) – гетерогенные полидисперсные азотсодержащие соединения фенольной природы, являющиеся специфическим продуктом почвообразования. Благодаря высокомолекулярной структуре и нерегулярному строению ГВ устойчивы к биodeградации, что приводит к их относительному накоплению в составе гумуса, где их содержание составляет около 90 % $C_{орг}$. Поэтому, говоря о гумусе, в первую очередь имеют в виду собственно ГВ. Гуминовые вещества и их предшественники могут находиться в почве как в свободном состоянии (активный пул), так и в стабилизированном (пассивный пул). Переход ГВ в пассивный пул обусловлен образованием гидрофобных структур (особенно при углефикации), окклюзией в микроагрегатах или образованием нерастворимых комплексов с ионами металлов и минералами, что делает ГВ недоступными организмам-деструкторам (Lützow et al., 2008). Стабилизирующая роль органо-минеральных взаимодействий увеличивается вниз по профилю почв. Наиболее устойчивыми органо-минеральными соединениями со средним временем пребывания $n \times 10^2 - 10^3$ лет, считаются продукты адсорбционного взаимодействия ГВ с кристаллическими и аморфными минералами (Mikutta et al., 2006). В гумусовых горизонтах почв адсорбционные органо-минеральные комплексы составляют 50–90 % $C_{орг}$, формируя матрицу гумусовых горизонтов почв (Stevenson, 1994; Christensen 2001). Образование нерастворимых гуминовых веществ и их адсорбционных комплексов или захоронение органического углерода в виде торфа или углей означает выведение $C_{орг}$ из биотического цикла в резервуары с длительным временем пребывания, превышающем время существования его в биомассе. Таким образом, ГВ представляют собой первый этап превращения органических веществ биоты в устойчивые

геополимеры, составляющие основной резервуар $C_{\text{орг}}$ в биосфере. Кроме того, ГВ, и в особенности их низкомолекулярные фракции, являются мощными комплексообразователями и играют существенную роль в выветривании материнской породы (Stevenson, 1994). Вопрос о раннем возникновении гуминовых веществ или их аналогов приобретает в связи с этими фактами принципиальное значение для понимания гео-биологических процессов на суше.

Поскольку время жизни гуминовых веществ составляет несколько тысяч лет, в масштабах геологического времени они представляют динамический резервуар. После погребения почв происходит постепенное разрушение гумуса: после 300 лет сохраняется 70 % гумуса, после 4 000 – 40 %, после 100–800 Ка – 6–7 % (Glazovskaya, 1996). Наибольшей сохранностью обладают углефицированные ГВ или фракции, прочно связанные с минеральной матрицей. Наиболее древние фоссилии органо-минеральных образований найдены в альфосолях Антарктики и датируются средним девонem (380 Ma). Это были хорошо дренированные и, по-видимому, плодородные текстурно-дифференцированные кислые почвы под лесной растительностью, развитые в субтропическом климате и имеющие поверхностный гумусовый горизонт (Retallack, 1997). Поселение олиготрофной лесной растительности и формирование гумусовых горизонтов в почвах на красноцветных глинах (оксисолях и ультисолях; влажный тропический климат) или почвах на кварцево-поливошпатовых песках (подзолах, холодный гумидный климат) относят к среднему карбону (330–340 Ma), что, видимо, связано с достаточно долгой адаптацией растительности к этим бедным в питательном отношении субстратам. Первые фоссилии торфяных почв (гистосолей) датируются ранним девонem (400 Ma) и представляют собой тонкие слои торфа, образованного остатками сосудистых растений. Фоссилии торфяных почв становятся мощными и распространенными, начиная с позднего девона (370 Ma) – карбона (360–300 Ma), органическое вещество в них представляет собой углефицированные остатки древесных торфов. К позднему девону-раннему карбону относятся наиболее ранние сохранившиеся фоссилии тундровых кустарничков и таежной растительности (Retallack, 2003). Поскольку ранее девона почвенное органическое вещество не найдено, не совсем ясно, к какому времени можно отнести гумификацию и возникновение почвы как поверхностной органо-минеральной оболочки Земли. Подходя к понятию гумусообразования с актуалистических позиций, следует понять, с какого момента в истории биосферы могли появиться ГВ такого типа, какой мы встречаем в современной биосфере. Иными словами следует выяснить, когда и при каком составе биоты мог происходить синтез ГВ, которые являются химическим признаком почв, отличающим их от кор выветривания. Этот период можно считать началом возникновения примитивной почвы в собственном смысле слова.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГУМИНОВЫХ ВЕЩЕСТВ И ИХ ИДЕНТИФИКАЦИЯ

Гуминовые вещества – это побочный продукт трансформации мортмассы или прижизненных метаболитов биоты, представляющий собой смесь молекул, различных по составу, строению и функциональным свойствам. В составе молекул ГВ выделяют ароматические кольца с заместителями (в основном карбоксильными и фенольными группами), N- и S-содержащие гетероциклы и алифатические цепочки (Stevenson, 1994). Гетерогенность ГВ обусловлена разнородностью исходного материала, составляющего отмершие органические остатки. Предшественниками ГВ могут быть продукты трансформации лигнина, меланинов, хитина, низкомолекулярные фенольные соединения и фенолкарбоновые кислоты, алифатические соединения (липиды и смолы), углеводы, аминокислоты, белки и т.д. В лесных экосистемах основным предшественником ГВ считается лигнин в силу его высокого содержания в продуктах деградации древесной растительности. В тундрах под мохово-лишайниковой растительностью, не содержащей лигнина, существенным источником материала для синтеза ГВ могут быть растворимые полифенолы, хитин и меланины. В травянистых экосистемах ГВ образуются в основном из продуктов деградации корней. В лесных почвах в гумус превращается только 6–7 % мортмассы, 93–94 % подвергается микробной деградации с образованием CO_2 как конечного продукта (Глазовская, 1996). Содержание гумуса в почвах – величина относительно постоянная, т. к. процессы новообразования ГВ и их деструкции находятся в равновесии.

Общее содержание гумуса в почвах определяют методом бихроматной окисляемости по Тюрину или сухим сжиганием. Собственно гуминовые вещества извлекают из природных источников (почв, торфов, углей, и т. п.) щелочной экстракцией (0.1–0.5 М раствор NaOH). Затем ГВ фракционируют на группу *гуминовых кислот* (ГК), нерастворимых при $\text{pH} < 2$ (молекулярная масса 5–100 кДа) и *фульвокислот* (ФК), растворимых при всех значениях pH (молекулярная масса 1–10 кДа). Неэкстрагируемый остаток, представляющий собой совокупность органических веществ, прочно связанных с минеральной матрицей, называют *гумином*. Существенным недостатком выделения ГВ из почв с помощью щелочной экстракции является отсутствие селективности. Отделить собственно ГВ от примеси других растворимых в щелочах соединений (например, лигнина и меланинов) без фракционирования практически невозможно, особенно когда ГВ выделяют из органогенных источников (лесных подстилок, торфов, бурых углей). Диагностическими признаками ГВ считаются: 1) содержание C в пределах 46–61 % для ГК и 36–45 % для ФК при обязательном содержании 2–6 % N в ГК и 1–3 % N в ФК; 2) обязательное присутствие не окисляемых щелочным раствором перманганата калия бензолкарбоновых кислот (6–26 %

в ГК и 3–6 % в ФК), содержащих 3–6 % N, условно называемого гетероциклическим; 3) наличие негидролизуемого азота в количестве 25–55 % от общего, часть которого является гетероциклическим; 4) пологие спектры в УФ и видимой области, лишенные максимумов; 5) ИК-спектры с характерным набором полос поглощения (Орлов, 1990). Дополнительными признаками могут служить содержание ароматического С в количестве 25–35 %, общая кислотность 6–14 ммоль(-)/г (ФК) или 5–8 ммоль(-)/г (ГК). На практике, для изучения почвенных органических веществ часто ограничиваются анализом элементного состава, УФ-, ИК- и видимых спектров, молекулярно-массовых распределений и функциональных групп.

Таким образом, для однозначного отнесения органических соединений к классу ГВ требуется их экстракция с последующим фракционированием и анализом. Остаточное органическое вещество древних погребенных почв с возрастом в миллионы лет существенно отличается от современного гумуса. Его содержание составляет не более 0.1 %, в элементном составе преобладает углерод (70 %), а количество ГВ не превышает нескольких процентов (Ivanov and Khokhlova, 2008). Все это затрудняет идентификацию окаменелых фоссилий органического вещества или коричневых пленок на минералах в ископаемых почвах, как собственно гумус. Поэтому перспективным способом реконструкции процессов образования ГВ в прошлом может быть приложение существующих гипотез гумусообразования к палеопочвам и поиск актуалистических аналогов, которые могут служить моделью древнего почвообразовательного процесса.

СИНТЕЗ ГУМИНОВЫХ ВЕЩЕСТВ – ГЕТЕРОФАЗНЫЙ КАТАЛИТИЧЕСКИЙ ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС В СУБАЭРАЛЬНОЙ ЗОНЕ

Гумификация – это в основном *каталитический* процесс, а не автоокисление. Фундаментальную роль в катализе играют ионы металлов, входящие в состав минералов и активных центров ферментов. Относительная роль ферментов (биогенных катализаторов) и минералов (абиогенных катализаторов) в синтезе ГВ до сих пор остается предметом дискуссий (Bollag et al., 1998), однако исследователи сходятся во мнении, что образование ГВ – внеклеточный стохастический процесс, инициируемый свободными радикалами и хинонами, образующимися при окислении фенольных соединений. Спонтанная конденсация этих реакционноспособных частиц с азотсодержащими соединениями и другими предшественниками с образованием С-С, С-О, N-N и С-N связей приводит к включению азота, сахаров и алифатических соединений в структуру образующихся гумусовых кислот (Sjoblad, Bollag, 1981). Выделяют два основных пути образования гуминовых веществ, которые могут действовать в почвах одновременно:

- 1) окислительная трансформация *высокомолекулярных* соединений раз-

личных классов, входящих в состав растительных и микробных остатков (теория окислительной биodeградации; см. Александрова, 1980). Процесс гумификации идет в сторону уменьшения молекулярных масс ГВ – сначала образуются ГК, затем ФК;

2) окислительная полимеризация *низкомолекулярных* фенольных, азот-содержащих соединений и др. (конденсационная теория; см. Кононова, 1963). Процесс идет в сторону увеличения молекулярных масс ГВ, и сначала образуются ФК, а затем ГК. Следует отметить, что гуминоподобные вещества (меланоидины) могут образовываться и в отсутствие фенольных соединений в результате реакции Майярда – путем поликонденсации аминокислот и сахаров, например, глюкозы и глицина (см. Jokic et al., 2001). Присутствие продуктов реакции Майярда было обнаружено в растительных остатках при археологических раскопках памятников древнего Египта (Evershed et al., 1997). Однако, для современных почв с наземной растительностью, содержащей лигнин или полифенолы, синтез ГВ из аминокислот и сахаров малозначим. Реакция Майярда может иметь большое значение при образовании морских ГВ, поскольку белки и углеводы служат основными (до 80 % сухой массы) компонентами водорослей (Ikan et al., 1996).

Синтез ГВ в почвах – гетерогенный процесс, который идет при участии твердой фазы. В случае гумификации по пути окислительной биodeградации растительных полимеров твердой фазой служат растительные остатки различной степени разложенности. В случае синтеза ГВ путем конденсации низкомолекулярных предшественников, твердой фазой служит каталитически активная поверхность почвенных минералов. Гомогенный синтез ГВ в растворе в почвенных условиях неосуществим по следующим причинам:

1) Катализаторы синтеза ГВ находятся в почвах в нерастворимом состоянии. Это либо ионы металлов с переменной валентностью, входящие в состав почвенных минералов, либо оксидазы, иммобилизованные (т.е. необратимо адсорбированные) на минералах или связанные с клеточной стенкой продуцента. Активность и концентрация свободных оксидаз в почвенном растворе ничтожно мала из-за их быстрой денатурации и инактивации (Nannipieri and Gianfreda, 1998).

2) Синтез полимеров в растворе в очень большой степени зависит от концентрации субстрата. Экспериментально показано, что при концентрациях органических веществ в растворах порядка 0,5-10 мМ образуются либо олигомеры (Bollag et al., 1983; Liu et al., 1985; Leontievsky et al., 1999), либо продукты с массой до 5 кДа (Naidja et al., 1998; Rittstieg et al., 2002; Zavarzina, 2006). При более высоких концентрациях субстрата (>1 г/л) молекулярная масса растворимого продукта может достигать 10 кДа (Zavarzina, 2006), однако дальнейшей его конденсации препятствует образование осадка. В наших экспериментах нерастворимые продукты кон-

денсации состояли из небольшого количества высокомолекулярной фракции (>75 кДа) и соосажденной с ней низкомолекулярной фракции с массой 10 кДа (Zavarzina 2006). Таким образом, для образования гумусоподобных полимеров требуется концентрация $C_{\text{орг}}$ раствора выше 1 г/л. Средние концентрации растворенного органического углерода в природных водах на порядки ниже и составляют от 0.1 мг/л в почвенном растворе до 100 мг/л в торфяных болотах (Klavinš 1997; Perdue, Ritchie, 2004). Конденсация мономеров в таких растворах термодинамически невыгодна (Lambert, 2008).

Образование и стабилизация гуминовых веществ в ходе окислительной трансформации высокомолекулярных соединений растительных остатков

Высокомолекулярными предшественниками ГВ являются устойчивые биополимеры различных классов, входящие в состав растительных и микробных остатков – лигнин, танины, хитин, меланины и др. Ферментами, осуществляющими трансформацию этих соединений в гумус, являются неспецифические оксидоредуктазы, продуцируемые, в основном, грибами – лигнолитические пероксидазы (лигнин-пероксидаза и Mn-зависимая пероксидаза), нелигнолитические пероксидазы, лакказы и тирозиназа. Активным центром пероксидаз является Fe(III) протопорфирин IX; фермент катализирует одноэлектронное окисление субстратов перекисью водорода с образованием реакционноспособных частиц и воды. Лакказы и тирозиназа содержат, соответственно, 4 и 2 атома Cu в активном центре и катализируют окисление фенольных субстратов и ароматических аминов молекулярным кислородом с образованием фенокси-радикалов или хинонов и воды.

Каталитическое действие оксидоредуктаз можно разделить на две стадии: 1) энзиматическое окисление субстрата с образованием реакционноспособных промежуточных продуктов – феноксильных радикалов и хинонов при окислении фенольных групп, арильных радикалов при окислении нефенольных субстратов или Mn^{3+} при окислении Mn^{2+} ; 2) пост-энзиматические спонтанные реакции, инициируемые свободными радикалами. Пост-энзиматическая свободно-радикальная стадия существенно расширяет набор субстратов, подвергающихся окислительной атаке. Возможна как полимеризация субстрата за счет конденсации радикалов, так и деполимеризация субстрата за счет разрыва связей, деметилирования, демеоксилирования, разрыва ароматических колец, и т. п. Направление, в котором идет окислительная трансформация (полимеризация или деградация) в большой степени зависит от редокс-потенциала оксидаз, а также условий среды. Полимеризации способствуют нейтральные значения pH и низкая молекулярная масса субстрата (Rabinovich, 2004). Деполимеризации способствуют кислые значения pH (3–5), высокие концентрации

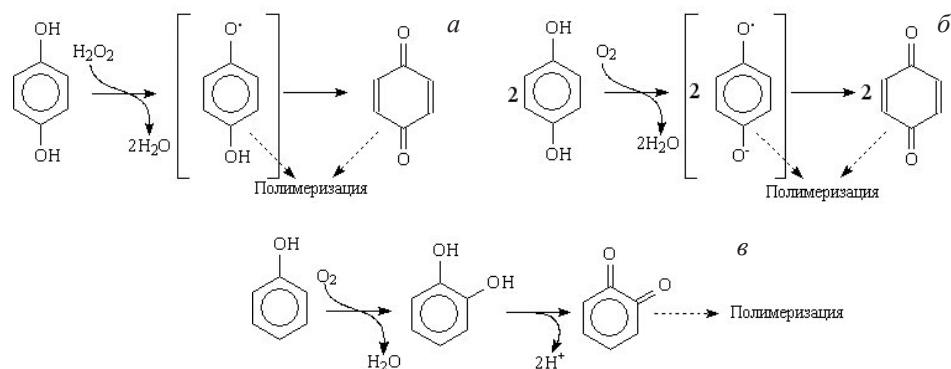


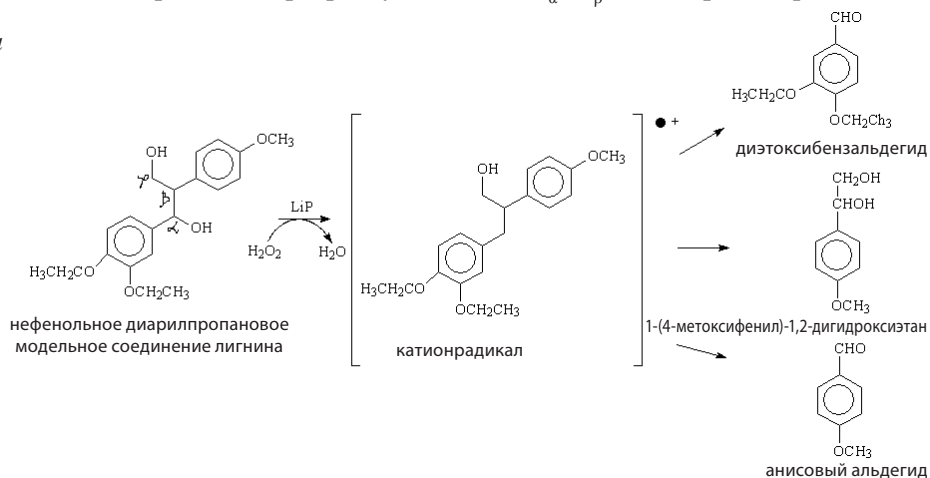
Рис 1. Окисление фенольных субстратов: *а* – пероксидазой; *б* – лакказой; *в* – тирозиназой.

кислорода и высокая исходная молекулярная масса субстрата (Yagorolov et al., 1994).

Реакции полимеризации катализируют нелигнолитические пероксидазы (EC 1.11.1.7), лакказы (EC 1.11.1.14) и тирозиназы (EC 1.14.18.1). Эти ферменты продуцируются базидиомицетами белой гнили, базидиомицетами лесных подстилок, аскомицетами, лишайниками и бактериями. Лакказа является наиболее распространенным ферментом у перечисленных групп микроорганизмов (Baldrian, 2006). Нелигнолитические пероксидазы и лакказа имеют сходную субстратную специфичность, окисляя, в основном, различные замещенные фенолы и ароматические амины (но не тирозин). Промежуточным продуктом окисления фенольных субстратов пероксидазами являются фенокси-радикалы (рис. 1а). Промежуточным продуктом окисления фенольных субстратов лакказами являются семихиноны, которые могут быть далее окислены до хинонов и/или, подвергаться спонтанной полимеризации (рис. 1б). Следует отметить, что достаточно высокий редокс-потенциал (0.7–1 В) пероксидаз и лакказ позволяет им участвовать и в деполимеризации субстратов. Реакции способствуют кислые значения pH (см. ниже). Тирозиназа обладает низким редокс-потенциалом (0.26–0.35) и предположительно участвует только в полимеризации фенольных соединений (Ghosh, Mukherjee, 1998). Фермент окисляет некоторые моно- и дифенолы (специфический субстрат – тирозин), но замещение в ароматическом кольце снижает эффективность реакции. Тирозиназа катализирует две последовательные реакции: орто-гидроксилирование монофенолов с образованием орто-дифенолов (монофенолазная или крезолозная активность); $2e^-$ -окисление орто-дифенолов с образованием орто-хинонов (дифенолазная или катехолазная активность). Промежуточным продуктом окисления фенольных субстратов тирозиназами являются хиноны (рис. 1в), которые подвергаются спонтанной конденсации с образованием меланинов и гетерогенных полимеров (Selinheimo et al., 2007).

Ферментами, катализирующими *деградацию* растительных полимеров до CO_2 и растворимых низкомолекулярных фрагментов, являются лигно-литические пероксидазы базидиомицетов – Mn-зависимая пероксидаза (EC 1.11.1.13), лигнин-пероксидаза (EC 1.11.1.14) и, в определенных условиях, лакказы (Wong, 2008). Наиболее известные продуценты лигнолитических пероксидаз – базидиомицеты белой гнили древесины, которые либо селективно разрушают лигнин, оставляя светлые волокна целлюлозы (отсюда название гнили), либо утилизируют все компоненты древесины. Лигнин-пероксидаза – крайне редкий фермент и продукция его известна лишь у нескольких базидиомицетов белой гнили – *Phanerochaete chrysosporium*, *Trametes versicolor*, *Phlebia radiata*, *Bjerkandera adusta*, *Nematoloma frowardii*. Благодаря высокому редокс-потенциалу (1.2–1.5 В) лигнин-пероксидаза обладает уникальной способностью осуществлять прямое окисление нефенольных структур лигнина, которые составляют до 90 % от массы полимера. Основная реакция – разрыв $\beta\text{--O--4}$ или $\text{C}_\alpha\text{--C}_\beta$ связей фенилпропановых

a



б

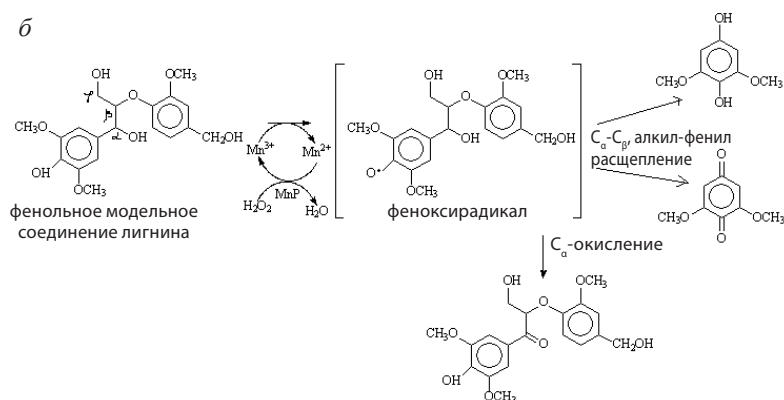


Рис. 2. Окисление модельных соединений лигнина: *a* – лигнин-пероксидазой; *б* – Mn-зависимой пероксидазой (по Wong, 2008, с изменениями).

цепей с образованием бензальдегидов (рис. 2а). Возможно также окисление фенольных соединений и ароматических аминов до фенокси-радикалов. Мп-пероксидаза широко распространена у базидиомицетов белой гнили и у подстилочных базидиомицетов и в силу этого является основным агентом деструкции лигнина (Hofrichter, 2002). Фермент имеет редокс-потенциал около 1.1 В и катализирует окисление Mn^{2+} до Mn^{3+} , который образует бидентатные комплексы с оксалатом, малонатом, тартратом или лактатом и в таком стабилизированном виде служит неспецифическим свободно диффундирующим окислителем различных фенольных соединений и ароматических аминов с образованием фенокси-радикалов (рис. 2б). Возможно также окисление нефенольных соединений в присутствии редокс-медиаторов. Следует отметить, что лигнолитические пероксидазы продуцируются грибами только в процессе вторичного метаболизма, который стимулируется недостатком N, C или S. Деструкция лигнина осуществляется в процессе ко-метаболизма, т.е. только в присутствии легкоусвояемых субстратов, например, глюкозы. Еще одним лигнолитическим ферментом базидиомицетов является лакказа. Функции ее при деструкции древесины до конца не выяснены, однако, известно, что в определенных условиях лакказы, как и лигнолитические пероксидазы, может катализировать деструкцию растительных полимеров. Например, при кислых значениях pH и избытке кислорода семихиноны, образующиеся как промежуточные продукты окисления фенольных субстратов лакказой, могут реагировать с O_2 с образованием супероксид-радикала (O_2^-), который инициирует процесс деполимеризации субстрата посредством разрыва алкил-фенил или $C_\alpha-C_\beta$ связей аналогично действию марганец-пероксидазы (Guillen et al., 2000). Лакказы могут также окислять нефенольные структуры лигнина, как в отсутствие медиаторов (желтые лакказы, Leontievsky et al., 1997a), так и в их присутствии (голубые лакказы, Eggert et al., 1996). Продукция лакказы не связана с включением вторичного метаболизма и осуществляется в ответ на присутствие в среде индукторов.

Таким образом, можно заключить, что роль лигнолитических пероксидаз в гумусообразовании сводится к образованию ФК или растворимых предшественников ГК при разложении исходного органического вещества мортмассы (Hofrichter, 2002). В силу неспецифической природы эти ферменты являются также основными агентами деструкции гумуса, приводя его к метастабильному состоянию в биологически активном слое почвы (Grinhut et al., 2007). Функция фенолоксидаз (лакказы, тирозиназы) заключается больше в полимеризации растворимых предшественников или частичном окислении мортмассы с образованием ГК. Поэтому очевидно, что *накопление высокомолекулярных продуктов гумификации (ГК) при трансформации растительных остатков возможно лишь в отсутствие или при слабой активности лигнолитических базидиомицетов.* Такие условия

создаются при деструкции мортмассы грибами-целлюлолитами: 1) базидиомицетами бурой гнили древесины; 2) микроскопическими аскомицетами и дейтеромицетами. Обе группы грибов являются деструкторами гемицеллюлоз и целлюлозы, лишь частично окисляя лигнин и родственные полимеры. Механизмы окисления, однако, различны.

Базидиомицеты бурой гнили колонизируют в основном хвойные породы деревьев, в отличие от белой гнили, которая преимущественно развивается на лиственных породах. Возбудители бурой гнили составляют около 6 % от изученных дереворазрушающих грибов, большинство принадлежит к семейству *Polyporaceae* и распространено в северных и южных регионах умеренного климата (Schwarze, 2007). Грибы бурой гнили не продуцируют лигнолитические пероксидазы; данные о продукции лакказы крайне малочисленны (Liu et al., 2004; Wei et al., 2010) и функции ее требуют уточнения. Считается, что деструкция целлюлозы и частичное окисление лигнина осуществляется активными формами кислорода или гидроксильными радикалами, образующимися при реакции Фентона ($\text{Fe}^{2+} + \text{H}_2\text{O}_2 + \text{H}^+ \rightarrow \text{Fe}^{3+} + \bullet\text{OH} + \text{H}_2\text{O}$) (Goodell, 2003). $\bullet\text{OH}$ -радикалы не могут катализировать разрыв β -1 и β -O-4 связей в лигнине и его трансформация сводится к деметилированию и деметоксилированию ароматических колец с образованием гидроксифенолов, а также окислению боковых алифатических цепочек с образованием COOH-групп. Частично окисленный темноокрашенный лигнин обогащен фенольными (OH) и карбоксильными (COOH) группами и обеднен метоксильными группами (OCH₃), приближаясь, таким образом, к ГК по составу функциональных групп и физико-химическим свойствам (Kirk, 1975). За счет накопления в разрушающейся древесине частично окисленного лигнина, она приобретает характерный красно-бурый оттенок. Поступление ГК бурой гнили в почву возможно на последних стадиях деструкции древесины, когда она распадается на отдельные кубические фрагменты. Их можно часто наблюдать на поверхности почвы в хвойных лесах.

Микроскопические грибы (аскомицеты и дейтеромицеты – грибы «мягкой гнили») колонизируют древесину на начальных стадиях ее деструкции, перед поселением базидиомицетов, вызывая размягчение внешних слоев влажной древесины на контакте с почвой (Рабинович и др., 2001). Микромицеты имеют также преимущество на начальных стадиях деструкции лесных подстилок (Мирчинк, 1976; Lindahl et al., 2007) или же в слабодренированных лесных почвах и торфах, погруженной древесине, где развитию базидиомицетов препятствует избыточное увлажнение и недостаток кислорода (Заварзин и Заварзина 2009). Микромицеты составляют 60–90 % целлюлолитического микробного сообщества почв, наиболее распространены представители родов *Aspergillus*, *Chaetomium*, *Ceratocystis*, *Phialophora*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Rhizoctonia*, *Mortierella* (Рабинович и др., 2001). Было показано, что представители этих родов мо-

гут вызывать частичную минерализацию (5–10 %) и окисление (3–20 %) лигнина (Haider, Trojanowski, 1975; Rodriguez et al., 1997; Kluczek-Turpeinen et al., 2003) и гуминовых кислот (Laborda et al., 1999; Rezakova et al., 2006; Gramss, 1999) в процессе первичного метаболизма. Частичное окисление лигнина связывают с продукцией микромицетами нелигнолитических пероксидаз и лакказ (Kluczek-Turpeinen et al., 2003, 2005; Haider, Trojanowski, 1975; Koukol et al., 2004; Laborda et al., 1999; Rezakova et al., 2006; Gramss et al., 1999). За счет продукции лакказ и тирозиназ микромицеты участвуют также в синтезе ГВ из растворимых предшественников. Лакказы большинства микромицетов имеют нейтральный pH-оптимум (pH 6.0–7.0), что способствует полимеризации субстрата в их присутствии, а не деполимеризации (Rabinovich et al., 2004). Таким образом, микромицеты являются важными грибами-гумификаторами в почвах (Martin, Haider, 1971). Их роль в синтезе ГК сводится не только к частичному окислению лигнина или полимеризации растворимых предшественников, но и к продукции меланинов (Kang, Felbeck, 1965; Kononova, 1966; Martin, Haider, 1969; Valmaseda et al., 1989). Меланины имеют большое сходство с ГК благодаря своей нерегулярной полимерной структуре, поведению в растворителях и физико-химическим свойствам (Запрометова и др., 1971). Существовало мнение, что значительную часть ГК почв могут составлять нативные меланины, поступающие в почву при лизисе клеточных стенок (Звягинцев, Мирчинк, 1986). В недавней работе было показано, что меланины менее устойчивы к биодegradации, чем ГК почв и, прежде чем включится в почвенный гумус, подвергаются окислительной трансформации, приводящей к некоторой деполимеризации, увеличению содержания кислорода и увеличению оптической плотности (Zavgorodnyaya et al., 2002). Это ставит под сомнение меланиновую гипотезу гумусообразования.

Таким образом, можно заключить, что гумификация высокомолекулярных соединений растительных остатков микроорганизмами идет по двум основным направлениям: 1) *образование ГК в результате частичной трансформации высокомолекулярных соединений мортмассы* (лигнина, меланинов и т. п.). Осуществляется грибами-целлюлолитами за счет продукции пероксидаз, нейтральных лакказ, тирозиназ (микромицеты) или же за счет продукции гидроксильных радикалов и активных форм кислорода (базидиомицеты бурой гнили); 2) *образование ФК в результате окислительной деградации растительных полимеров или ГК*. Осуществляется лигнолитическими грибами за счет продукции лигнолитических ферментов – марганец-пероксидазы, лигнин-пероксидазы и, возможно, лакказы.

Долговременное сохранение новообразованных ГВ в почвах возможно либо в условиях, когда замедляется деятельность организмов-деструкторов гумуса, либо в результате органо-минерального адсорбционного взаимодействия. Теория адсорбционной стабилизации гумуса подразумевает,

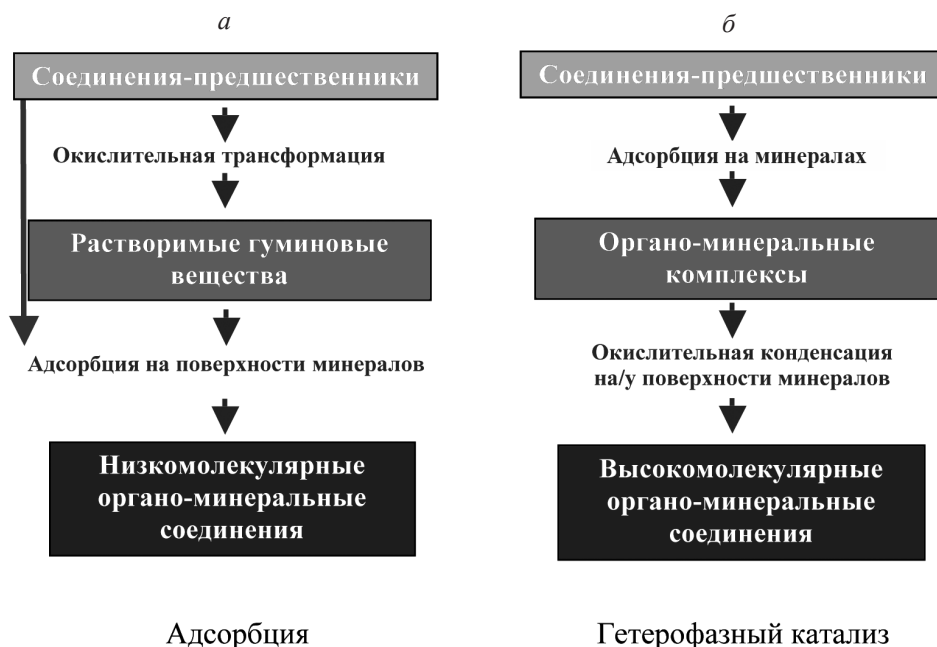


Рис. 3. Механизмы образования органо-минеральных соединений.

что органическое вещество должно находиться в растворенном состоянии, прежде чем произойдет его адсорбция на минералах (Guggenberger, Kaiser, 2003). Это не противоречит возможности образования фульватно-минеральных комплексов, поскольку ФК являются относительно низкомолекулярными (0.3–2 кДа) и подвижными компонентами гумуса, способными к нисходящей миграции в почвенном профиле (рис. 3а). Что касается гуминовых кислот, то лишь их низкомолекулярные фракции (с массой до 10 кДа) могут перемещаться в почве в виде истинных растворов. Поэтому высокомолекулярные фракции ГК, образовавшиеся при частичной деструкции мортмассы, не могут адсорбироваться на минералах и сохраняются и накапливаются в почвах лишь в условиях низкой биологической активности: при недостатке кислорода и/или пониженных температурах, наличии ингибиторов. В лесных экосистемах такие условия характерны для низинных болот, где происходит накопление ГК в составе торфа, поскольку недостаток кислорода подавляет развитие базидиомицетов-деструкторов. Накопление гумифицированной органики с преобладанием в ее составе ГК характерно также для мохово-лишайниковых ассоциаций тундр. Помимо холодного климата, тормозящего биологическую активность, сохранению ГК способствует продукция лишайниками вторичных метаболитов фенольной природы (депсидов, депсидонов и проч.), обладающих антимикробными свойствами (Huneck, Yoshimura, 1996). Согласно нашим дан-

ным, часть этих соединений может сохраняться в почве в нативном виде, и, возможно, сохранять свою антимикробную активность (А.А. Заварзин, А.Г. Заварзина, неопубл. данные). При повышенных давлениях гумифицированное органическое вещество подвергается углефикации, что выводит $C_{орг}$ из круговорота на сотни миллионов лет. Углефицированные остатки древесных торфов широко известны, начиная с позднего девона (400 Ma).

Образование гуминовых веществ и их адсорбционных комплексов с минералами в ходе гетерофазной конденсации низкомолекулярных предшественников

Недостатком теории синтеза ГВ путем трансформации растительных остатков является то, что она не объясняет путей образования высокомолекулярных адсорбционных комплексов гуминовых кислот, а также гумина, под которым понимается неэкстрагируемое щелочами устойчивое органическое вещество, прочно связанное с твердой фазой почвы. Соединения с молекулярной массой около 50 кДа составляют существенную часть органического вещества в составе пленок (кутан) на поверхности зерен минералов в гумусовых горизонтах почв (рис. 4а). Такие ГК-подобные соединения не обладают подвижностью, т. е. не могут перемещаться в составе истинных растворов к месту адсорбционного взаимодействия. Поэтому высокомолекулярный гумус почвенных кутан может быть либо сформированным *in situ* (рис. 3б), либо являться продуктом суспензионного иллювиирования и постиллювиальных трансформаций (т. е. нисходящего перемещения коллоидного материала в профиле выветривания с аккумуляцией и трансформацией его на поверхности почвенных частиц). При суспензионно-иллювиальном характере кутан можно предполагать, что связь гумусовой кутаны с основой будет непрочной, поскольку гумус находится в составе механически перемещенных частиц, покрывающих поверхность раздела. Если высокомолекулярные комплексы ГК-минерал образуются *in situ*, возможным механизмом может быть полимеризация низкомолекулярных соединений (микробных и растительных метаболитов, корневых выделений, продуктов деструкции наземного и корневого опада) на- или у поверхности минералов в присутствии катализаторов – почвенных минералов или иммобилизованных оксидов. В этом случае должны образовываться более прочные связи ГК-минерал за счет химического взаимодействия. В пользу инситу образования гумуса свидетельствуют данные о высоком содержании в кутанах гумусовых веществ, очень прочно связанных с минеральной фазой (Зайдельман, Никифорова, 2001), массовое развитие корней и грибных гиф на поверхности кутан (рис. 4в) и высокая активность фенолоксидаз (Заварзина и др., 2007).

Из химии полимеров известно два механизма полимеризации мономеров в присутствии твердой фазы: 1) адсорбционная или преципитационная

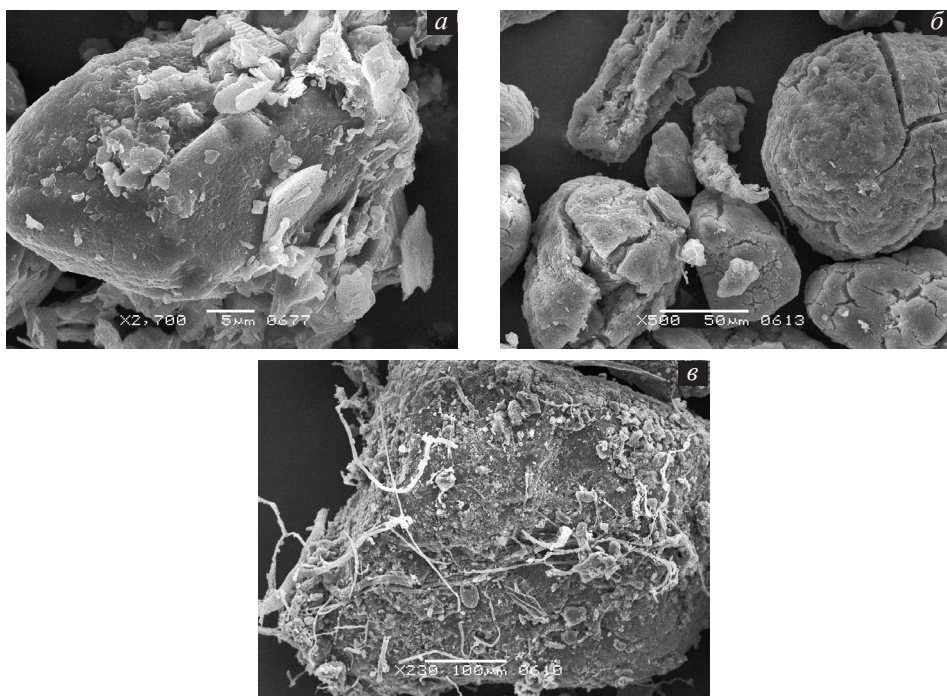
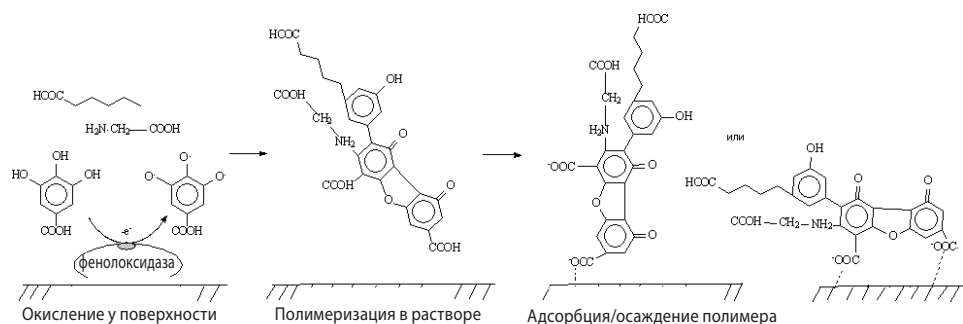


Рис. 4. Органо-минеральные кутаны на поверхности литогенных частиц: *а* – в гумусовом горизонте дерново-подзолистой суглинистой почвы под смешанным лесом (Московская обл.); *б* – виллювиально-гумусовом (Bhf) горизонте подзола на продуктах выветривания нефелиновых сиенитов под тундровой растительностью (Хибины); *в* – в иллювиально-гумусовом (Bhf) горизонте подзола на флювиогляциальных отложениях (Ленинградская обл.). Показана гель-хроматограмма органического вещества щелочного экстракта из подзола.

полимеризация (adsorption or precipitation polymerization); 2) пограничная или поверхностная полимеризация (boundary or surface polymerization).

Адсорбционная полимеризация предполагает, что синтез полимеров происходит в растворе с последующей адсорбцией или осаждением продукта на поверхности твердой фазы. Этот механизм хорошо изучен для синтеза полианилинов (Fedorova and Stejskal 2002; Yagudaeva et al., 2007). *Необходимыми условиями являются высокая концентрация мономеров и химически инертная матрица с высокой площадью поверхности* (например, силикагель). Если применить этот механизм к синтезу гумуса в присутствии иммобилизованных оксидаз, можно ожидать следующей последовательности реакций: (1) фенольные соединения окисляются у поверхности твердой фазы иммобилизованным ферментом до фенокси-радикалов и хинонов, которые затем (2) диссоциируют в равновесный раствор и подвергаются спонтанной полимеризации с (3) последующим осаждением нерастворимого (полимерного) продукта на поверхности твердой матрицы:



Примером лабораторного эксперимента, который демонстрировал эту реакцию, может служить работа Найды (Naidja et al., 1997): авторы показали, что окисление растворенного катехола тирозиназой, иммобилизованной на монтмориллоните, покрытом аморфной гидроокисью алюминия, привело к образованию гумусоподобных продуктов, которые образовали темноокрашенный покров на поверхности минерала. Адсорбционная полимеризация является также общепринятым механизмом абиогенного катализа. Во многих работах показано, что оксиды металлов (Shindo, Huang, 1984; Lehmann et al., 1986; McBride, 1987), гидроксид-алюмосиликаты (Liu, Huang, 2002), глинистые минералы (Wang et al., 1978) и даже первичные минералы (Shindo, Huang, 1985) обладают окислительной активностью за счет присутствия в кристаллических решетках ионов металлов с переменной валентностью. Наиболее мощным окислителем фенольных предшественников является бернессит – $\delta\text{-MnO}_2$ (Huang, 2000). Окисление фенольных соединений оксидами металлов включает следующие стадии (Stone, Morgan 1984a; McBride, 1987): (1) адсорбция органической молекулы на поверхности оксида за счет фенольных или карбоксильных групп; (2) перенос электрона от фенольной группы адсорбированной молекулы на ион металла (окисление на поверхности); (3) переход окисленной молекулы и восстановленного иона металла в раствор за счет диссоциации комплекса; (4) в аэробных условиях восстановленный ион металла быстро возвращается в исходное окисленное состояние, а семихиноны и хиноны, образовавшиеся при окислении фенольного соединения, подвергаются спонтанной полимеризации с последующим осаждением полимерного продукта на минерале. Альтернативный механизм, предложенный недавно как возможный процесс полимеризации катехола в присутствии оксидов металлов, включает следующие стадии: (1) гетерогенное окисление катехола на поверхности оксида и переход восстановленного иона металла в раствор; (2) немедленное образование в растворе комплекса между восстановленным ионом металла и молекулой катехола; (3) окисление комплекса растворенным кислородом, приводящее к образованию нерастворимых полимеров (Colarieti

et al., 2006). Если не происходит диссоциации металл-органического комплекса (например, когда катализатором служит глинистый или первичный минерал), образуются нерастворимые органо-минеральные соединения (Wang et al., 1978). Абиогенный катализ может приводить и к деструкции соединений, например, окисление катехола прото-имоголитом приводило к разрыву ароматического кольца и образованию алифатических фрагментов и карбоксильных групп (Liu, Huang, 2002). При абиогенном катализе образование поверхностного металл-органического комплекса является обязательной стадией, необходимой для окисления субстрата (Matocha et al., 2001). Если сравнивать ферменты и минералы по их окислительной способности, то скорость ферментативных реакций намного более высокая (Pal et al., 1994; Naidja, Huang, 2002; Ahn et al., 2006). Молекулярные массы и степень конденсации продуктов также выше при ферментативном катализе (Naidja et al., 1998). Продуктами абиогенного синтеза являются в основном олигомеры.

Следует отметить, что в природных условиях образование полимерных пленок ГК на минералах путем адсорбционной полимеризации маловероятно по следующим причинам.

1) Концентрации ОВ почвенных растворов обычно очень низкие – 0.1–100 мг/л (Klavinš, 1997; Perdue, Ritchie, 2004). Образование нерастворимых гумусовых полимеров в присутствии оксида возможно при концентрации предшественников >1 г/л (Zavarzina, 2006), а при абиогенном катализе требуются даже большие концентрации – 1–10 г/л мономеров (Liu, Huang, 2002; Wang et al., 1978; Shindo, Huang, 1984, 1985; Shindo, 1990).

2) Минеральная фаза почв обычно не инертна. Если даже предположить возможность концентрирования почвенного раствора до необходимого уровня (например, в процессе высыхания почвы), процессу полимеризации в растворе будет препятствовать наличие заряженных поверхностей почвенных минералов, которые могут сорбировать как исходные фенольные соединения, так и фенокси-радикалы, снижая их концентрацию в растворе и препятствуя возможности их конденсации. Хорошо известно, что фенольные соединения, в особенности фенолкарбоновые кислоты, очень быстро сорбируются минеральной матрицей (Lehmann et al., 1987; Dalton et al., 1989; Gallet, Pellissier, 1997; Kalbitz et al., 2000). Адсорбция в основном необратима (Lehmann, Cheng, 1988; Cecchi et al., 2004). В результате, среднее содержание в почвенном растворе соединений, идентифицируемых как продукты деградации лигнина, составляет лишь 0.6 % от общего содержания растворенного органического вещества (Perdue, Ritchie, 2004).

3) Если предположить возможность временного концентрирования почвенного раствора, и предположить, что минеральная фаза инертна и каталитически активна (примером могут служить элювиальные горизонты под-

золов), то полимеризация в растворе будет ограничена кинетикой реакции. Процесс полимеризации мономеров в присутствии растворенных ферментов, приводящий к образованию нерастворимого осадка, достаточно медленный и занимает >24 часов (Кононова, 1963; Zavarzina, 2006a). Если же фермент иммобилизован, то стадия диффузии субстрата к активному центру становится еще более лимитирующей. В «идеальных» лабораторных условиях для образования ГК-подобных полимеров (т. е. нерастворимых в кислотах) при абиогенном катализе требуется 7–60 дней (напр., Liu, Huang, 2002). Почва является открытой динамичной системой и долгое (>>24 часов) время статического взаимодействия твердая фаза-раствор, необходимое для образования полимеров, вряд ли возможно.

Учитывая вышеизложенное, можно предполагать, что в почвенных условиях адсорбционная полимеризация должна останавливаться на стадии образования олигомеров или ФК, что и было показано с использованием масс-спектрометрии (Lehmann, Cheng, 1988; Naidja et al., 1998). Таким образом, преимущественным механизмом образования соединений ГК с минералами может быть полимеризация предшественников непосредственно на/у поверхности твердой фазы, т. е. *поверхностная или пограничная полимеризация*. Этот механизм предполагает образование полимеров на поверхности до того, как начинается полимеризация в растворе (Sapurina et al., 2003). В пользу осуществимости его в почвах можно привести следующие доводы.

1) Мономерные фенольные соединения, поступающие из растительных и микробных тканей, очень быстро и необратимо сорбируются почвой. Например, в дерново-подзолистых почвах количество фенольных кислот, переходящих в этанольные экстракты, составляло лишь 15–150 мкг/100 г почвы (Куваева, 1980), в наших экспериментах 1 мкг/100 г почвы (Заварзина и др., 2010). Считается, что необратимая адсорбция фенольных соединений является следствием их окислительной трансформации на поверхности минералов – образования поперечных сшивок с минералом или полимеризации.

2) При низких концентрациях раствора присутствие границы раздела фаз существенно ускоряет реакции конденсации субстрата по сравнению с гомогенными системами (см., например, Huang et al., 2002). Этот эффект объясняют концентрированием мономеров вблизи твердой поверхности за счет электростатического притяжения (Danielewicz-Ferchmin, Ferchmin, 2004), что позволяет преодолеть энергетический барьер, делая процесс полимеризации термодинамически выгодным (Lambert, 2008).

3) Экспериментально доказано, что полимеризация непосредственно на поверхности твердой матрицы предшествует полимеризации в равновесном растворе даже при высоких концентрациях предшественников (Fedorova, Stejskal, 2002; Sapurina et al., 2003).

Полимеризация на поверхности хорошо известна из химии полимеров

(Sapurina et al., 2002; Boufi, Gandini, 2002), однако, экспериментальные данные, обосновывающие применимость ее к химии гумуса, весьма немногочисленны. Поверхностная, а не адсорбционная полимеризация вполне могла быть механизмом образования темноокрашенных пленок на поверхности монтмориллонита в работе Найдзы (Naidja et al., 1997), упомянутой выше. К сожалению, молекулярная масса продуктов реакции осталась неизвестной. В силу этого мы предприняли попытку экспериментально доказать возможность образования ГК путем полимеризации фенолкарбоновых кислот и азотсодержащих соединений на поверхности различных глинистых минералов в присутствии иммобилизованной грибной лакказы (Zavarzina, 2006; Zavarzina, in press). В качестве минеральной фазы были использованы каолинит, иллит, монтмориллонит и комплекс каолинит-аморфная гидроокись алюминия. После иммобилизации на минералах лакказы к полученному комплексу добавляли смесь гумусовых предшественников, содержащую галловую, кофейную, феруловую, оксибензойную, ванильную кислоты, триптофан и тирозин в концентрации, обеспечивающей максимальную адсорбцию мономеров и образование нескольких их слоев на поверхности минерала. После 15 минут взаимодействия предшественников с каталитически активной твердой фазой (полимеризации в растворе за это время не происходило, по данным ВЭЖХ), смесь центрифугировали, надосадочные растворы, содержащие непрореагировавшие мономеры, отбрасывали, к осадку добавляли Na-ацетатный буфер (pH 4.5) и смесь инкубировали в темноте при комнатной температуре в течение 24 часов без перемешивания. В процессе инкубации исходно белый каолинит и его комплекс с гидроксидом алюминия приобретали все более темную окраску. После 5 и 24 часов инкубации продукты реакции экстрагировали щелочью и анализировали с помощью гель-фильтрации и спектроскопии. В экстрактах после 24 часов инкубации были обнаружены гумусоподобные продукты с молекулярной массой >75 кДа (рис. 5). Добавление к ним ЭДТА с целью разрушить Al-мостики между молекулами, привело лишь к незначительному уменьшению количества высокомолекулярной фракции, таким образом, составляющие ее соединения оказались истинно полимерными. *Часть продуктов реакции оказалась необратимо сорбированной минеральной матрицей (образование гумина).* Наибольшее количество высокомолекулярных продуктов образовалось на каолините, покрытом аморфной гидроокисью алюминия (рис. 5a). Это, видимо, было связано с его высокой удельной поверхностью, а также положительным зарядом поверхности, способствующим адсорбции наибольшего количества предшественников. Кроме того, потеря активности лакказы при иммобилизации на этом носителе была наименьшей по сравнению с другими минералами. Гумусоподобные полимеры, образовавшиеся на монтмориллоните, были наиболее полидисперсными, что свидетельствует о возможном влиянии морфологии

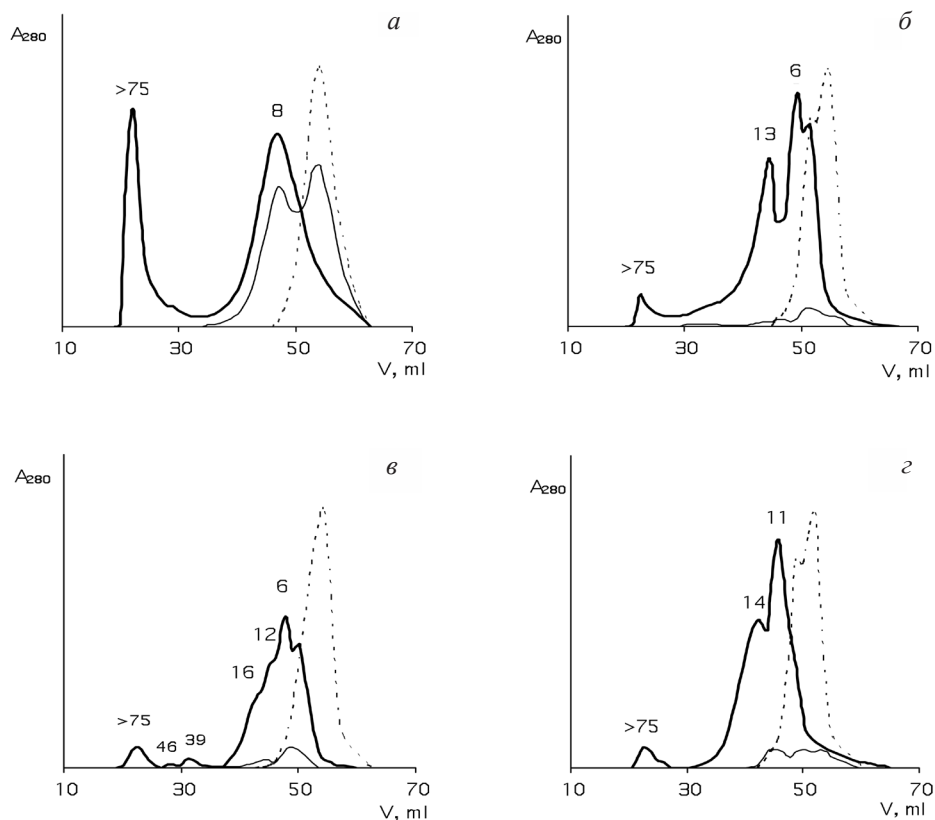
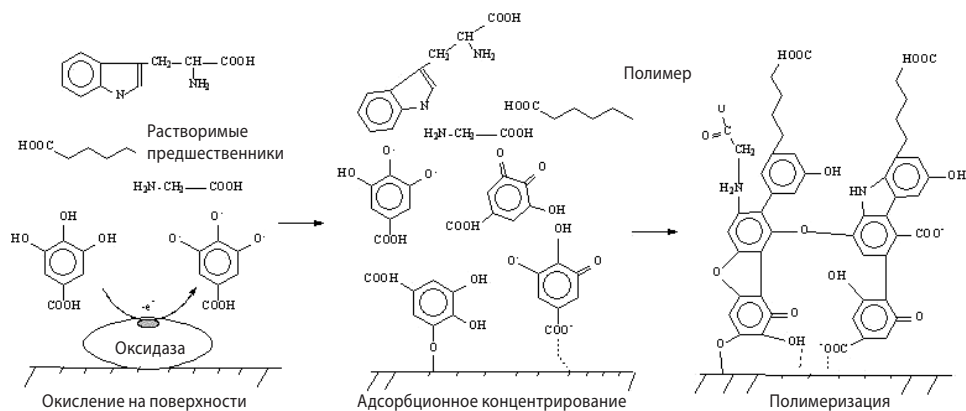


Рис. 5. Гель-хроматограммы продуктов полимеризации фенолкарбоновых и аминокислот на поверхности минералов под воздействием иммобилизованной грибной лакказы: *а* – каолинит, покрытый аморфной гидроокисью алюминия; *б* – каолинит; *в* – монтмориллонит; *г* – иллит (Zavarzina, in press).

поверхности на процесс полимеризации (рис. 5в). Образования высокомолекулярных продуктов не наблюдали в контролях без минерала (где концентрация предшественников и активность лакказы были такими же, как на поверхности минерала в вышеописанном опыте). В абиогенном контроле (минерал без фермента) максимальная молекулярная масса продуктов реакции достигала лишь 5 кДа.

Несмотря на очевидную возможность образования ГК и их органо-минеральных соединений, а также гумина, путем полимеризации низкомолекулярных соединений на каталитически активной поверхности твердой фазы, механизмы реакции остаются до конца неясными. Можно предположить, что синтез ГК на поверхности минералов в присутствии иммобилизованных ферментов представляет сложный гетерофазный процесс, состоящий из следующих возможных стадий (Zavarzina, in press): (1) окисление

субстрата ферментом на границе раздела твердая фаза/раствор с образованием свободных радикалов; (3) концентрирование фенольных субстратов и радикалов у поверхности твердой фазы за счет электростатических сил с последующей их адсорбцией на поверхности минерала; (4) полимеризация предшественников, при этом полимер «растет» перпендикулярно поверхности твердой фазы:



Перпендикулярная к поверхности ориентация линейных полимеров является важным условием полимеризации на границе раздела фаз, что было доказано, например, для полианилина (Sapurina et al., 2002). Перпендикулярная ориентация положительно влияет как на термодинамику процесса (напр., Gerstner et al., 1994), так и на катализ, т. к. существует более высокая вероятность, что хотя бы некоторое количество активных центров не будет инактивировано растущим полимером (как было бы в случае его плоскостной ориентации). Концепция вертикальной ориентации молекул при полимеризации хорошо согласуется с современными данными об организации гумуса на поверхности почвенных частиц. Для алюмосиликатов было показано, что если концентрация адсорбированного органического вещества составляет $<3 \text{ мг С/м}^2$, то им занято менее 15 % поверхности (Arnarson, Keil, 2001). Адсорбированные гумусовые вещества занимают поверхность минерала не в виде сплошной пленки, а сорбированы отдельными «пятнами»; при дальнейшей адсорбции органический покров растет в толщину, а не в ширину, занимая, таким образом, ту же площадь (Wang, Xing, 2005).

Следует отметить, что образование полимеров на поверхности минерала наблюдалось в наших экспериментах и при обратной последовательности внесения реагентов – когда сначала сорбировали фенольные соединения, а затем фермент. Объяснить это явление можно с помощью концепции зональной организации адсорбированных молекул (Wershaw, 1993; Guggenberger, Kaiser, 2003; Kleber et al., 2007). Считается, что при адсорбции органических молекул на минералах сначала происходит их связывание

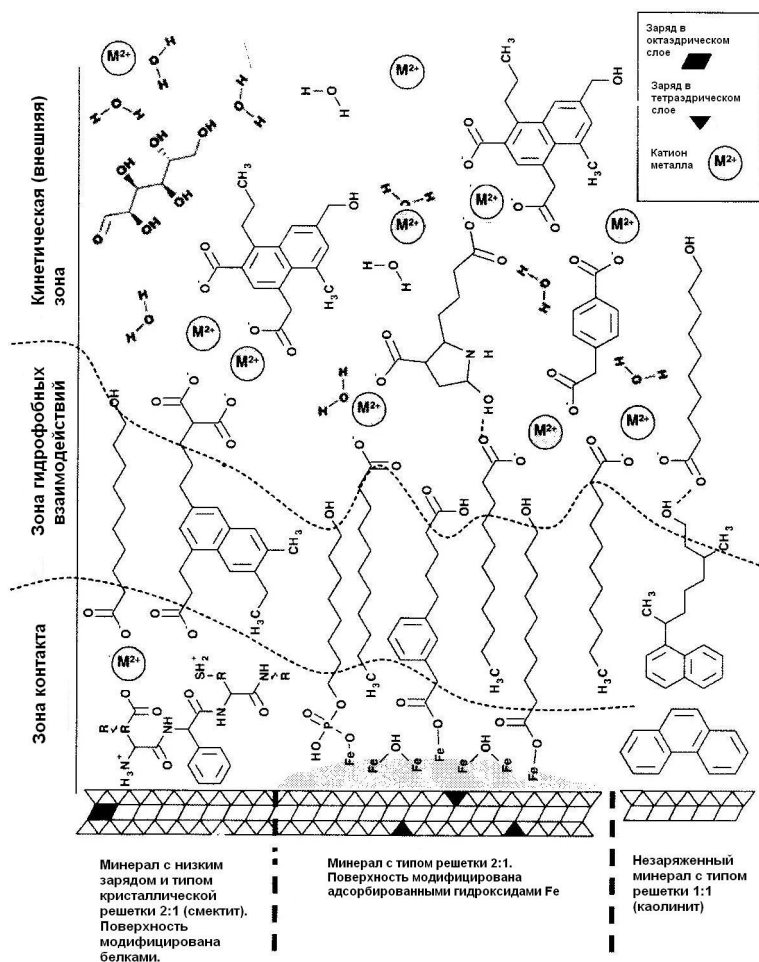


Рис. 6. Модель организации органического вещества на границе раздела твердая фаза-раствор (по Kleber et al., 2007, с изменениями).

непосредственно с минеральной поверхностью за счет электростатических сил или лигандного обмена (рис. 6). В дальнейшем органическое вещество сорбируется уже не на минерале, а на первом слое молекул за счет гидрофобных взаимодействий или образования мостиковых связей (через ион металла) (Guggenberger, Kaiser, 2003). Первый слой (зона контакта) является более компактным и более прочно связанным с поверхностью, тогда как компоненты второго слоя (гидрофобной зоны) более динамичны, однако все еще достаточно сильно удерживаются вблизи поверхности. Молекулы третьей, кинетической, зоны слабо удерживаются за счет поливалентных катионов или водородных связей (Kleber et al., 2007). Такое расположение фенольных и азотсодержащих предшественников при адсорбции должно

способствовать диффузии кислорода и молекул фермента между сорбированными молекулами субстрата, приводя к конденсации компонентов контактной, гидрофобной и кинетической зон.

Полимеризация низкомолекулярных предшественников на поверхности минералов в присутствии оксидаз хорошо объясняет как образование адсорбционных комплексов ГК-минерал, так и гумина, который, скорее всего, представляет собой фракцию ГК, прочно связанную с минеральной матрицей. Образованию ГК на поверхности минералов способствует высокая удельная поверхность минеральной фазы и ее положительный заряд. В этом случае обеспечивается адсорбция большого количества предшественников и ферментов (и те, и другие обычно отрицательно заряжены при $pH > 3$, характерном для почв). Для образования ГК также необходима достаточно высокая активность иммобилизованных оксидаз, т. к. при низких активностях процесс полимеризации останавливается на стадии образования фульватно-минеральных комплексов. «Идеальной» матрицей для адсорбции и предшественников и ферментов являются аморфные гидроксиды Fe и Al. Они широко распространены в почвах как в свободном виде, так и в виде пленок на (не)выветрелой поверхности зерен алюмосиликатов. Потеря активности при адсорбции на них ферментов минимальна по сравнению с другими минералами (Ahn et al., 2007).

Таким образом, при гетерофазной конденсации низкомолекулярных предшественников образуются следующие продукты: 1) *адсорбционные комплексы ГК-минерал и гумин* – при высоких активностях иммобилизованных оксидаз и высоких концентрациях адсорбированных предшественников; 2) *адсорбционные комплексы ФК-минерал* при низкой активности оксидаз, абиогенном катализе или при низких концентрациях предшественников.

Продуктами гетерофазного синтеза являются органо-минеральные покровы (кутаны) на поверхности почвенных частиц, появление которых можно рассматривать как начало образования почв в собственном смысле слова. Понятие «кутана» (покров, корка, натек) включает любые модификации текстуры, структуры, состава и строения почвенного материала у поверхностей раздела в результате концентрации или трансформации плазмы *in situ* (Brewer, 1964). Продукты полимеризации органического вещества на- или у поверхности минеральных зерен, полученные нами в лабораторных условиях, представляют собой ультратонкие темноокрашенные пленки, органическое вещество которых не поддается идентификации методом СЭМ с микрозондовым анализом (А.Г. Заварзина, А.М. Кузнецова, неопубл. данные). Их можно обозначить как неокутаны по Р. Брюэру, т. е. субкутаные образования, развивающиеся в материале основы непосредственно у поверхности (Бронникова, Таргульян, 2005). В почвах гумусовые кутаны толще и легко поддаются идентификации (рис. 5). Рост кутан

в толщину связан с многократными циклами отложения и высушивания материала. Например, для формирования кутаны иллювирующей толщины 50–60 мкм необходимо от 100 до 1 000 циклов отложения материала (Бронникова, Таргульян, 2005). Темноокрашенные пленки представляют массовый материал в палеонтологических исследованиях, который обычно игнорируется, если в нем неразличимы формы микроорганизмов. Наличие органо-минеральной пленки (кутаны) на поверхности литогенных частиц можно рассматривать как диагностический признак почвы.

Гетерофазный синтез ГВ из низкомолекулярных соединений допускает участие в реакциях гумусообразования прижизненных растворимых метаболитов биоты, а ГВ стабилизируются на минеральной поверхности непосредственно в процессе конденсации. Таким образом, этот процесс имеет важные кинетические преимущества перед синтезом ГВ при окислительной биodeградации мортмассы и его можно считать первичным механизмом гумусообразования. Необходимо выяснить, при каком составе биоты на Земле могли появиться гуминовые вещества, близкие к тем, которые составляют основу органического вещества современных почв.

Лишайники как возможные древнейшие продуценты гуминовых веществ

Как следует из вышеизложенного, образование органо-минеральных почв, характерных для современной биосферы, могло иметь место при:

- 1) аэробных условиях;
- 2) наличии выветрелой минеральной поверхности, служащей матрицей синтеза и фиксации гуминовых веществ;
- 3) каталитическом окислительном пути трансформации мортмассы или прижизненных метаболитов;
- 4) развитой наземной первичной продукции, служащей источником *фенольных* предшественников.

Почва с точки зрения геологии представляет собой породы, измененные выветриванием. Важнейшей реакцией является углекислотный гидролиз – инконгруэнтное растворение минералов, например, полевых шпатов, с образованием глинистых минералов и выносом щелочных и щелочноземельных элементов в раствор. Установлено, что гидролитическое выветривание пород появляется в геологической истории очень рано, практически одновременно с началом перехода атмосферы в окисгенированное состояние, то есть 2.8 млрд. лет назад (Rye, Holland, 1998). Многие палеопочвы докембрия не тонкие и каменистые, а представляют собой мощные профили выветривания, аналогичные современным почвам тропических лесов (Retallack, 2003).

Необходимым условием функционирования катализаторов синтеза гумуса служит наличие доступного кислорода. Это ограничивает область их

действия аэрируемым слоем коры выветривания, а во временном аспекте – временем появления O_2 в атмосфере. Атмосфера стала аэробной не позднее 2.4 млрд. лет назад, а кислородные оазисы суши, судя по сингенетичным минералам гематита осадочных пород, существовали и ранее, по меньшей мере, 2.7 млрд. лет назад (Kato et al., 2009). Первичными катализаторами внеклеточной полимеризации гумусовых предшественников следует считать ионы металлов с переменной валентностью, входящие в состав минералов. Вообще, ионам металлов приписывается первоочередная роль в возникновении жизни и появлении биокатализаторов (ферментов). Последнее могло быть вызвано снижением доступности ионов металлов в связи с глобальными изменениями, инициированными повышением концентрации кислорода в атмосфере (Fedonkin, 2007). Существовали ли фенолоксидазы 2.4–2.7 млрд. лет назад неизвестно, но в любом случае их продуцентами могли в то время быть только бактерии. Продукция лакказы и тирозиназ бактериями в настоящее время достаточно хорошо известна (Alexander, Zhulin, 2000). Например, была выделена меланин-образующая морская бактерия *Alteromonas sp.* (Sanchez-Amat, Solano, 1997), продуцирующая полифенолоксидазу широкого спектра действия. Недавно была обнаружена продукция лакказы и полифенолоксидазы у морской цианобактерии *Oscillatoria willei* (Palanisami et al., 2010). Таким образом, первые три из четырех условий, необходимых для образования гуминовых веществ, могли выполняться уже 2.4 млрд. лет назад.

Для установления времени появления гумусированных почв необходимо выяснить, когда появилась наземная биота, которая могла служить *значимым* источником фенольных предшественников. Заселенность суши какими бы то ни было организмами в докембрии и первых периодах фанерозоя до сих пор включительно остается областью отвлеченных гипотез и представления о фототрофных организмах суши докембрия крайне скудны (Мейен, 1987). Все внимание сосредоточено на доказательствах существования групп организмов в зоне седиментации в морских бассейнах. В докембрии на окраинах континентов формировались обширные мелководные бассейны с меняющимся уровнем воды и без настоящей береговой линии - амфибиальные ландшафты по Г.А. Заварзину. Породы докембрия содержат следы микробного органического вещества, предположительно относящегося к метаногенам и обитателям гиперсоленых водоемов. Фосфолипиды прокариотных организмов переходили в кероген и надежно идентифицируются в нем с древнейших времен с хемотаксономической идентификацией вероятных предшественников. К почвенным органо-минеральным соединениям эти геополимеры осадочных пород, по-видимому, не имеют отношения, образуясь в иных условиях и из иных предшественников. К древнейшим фототрофным организмам относят сине-зеленые водоросли или цианобактерии, их первые микрофоссилии и строматолиты появились

3.5 млрд. лет назад (Sergeev et al., 2007). К 2.5 млрд. лет их разнообразие достигло современного уровня, а цианобактериальные маты, вероятно, стали доминирующим сообществом субаэральной поверхности суши (Заварзин, 2008). Однако, клеточная стенка цианобактерий сложена полисахаридами, и фенольных соединений в достаточном для полимеризации количестве у них нет. Продукция полифенолоксидаз известна не у всех бактерий. Поэтому приходится признать наличие по крайней мере двух воспрепятствующих обстоятельств для образования гуминовых веществ, аналогичных современным, в прокариотной биосфере: 1) отсутствие достаточного количества фенольных предшественников для образования полимерных устойчивых веществ и 2) недостаточной распространенности внеклеточных окислительных ферментов, обеспечивающих полимеризацию. Тем не менее, не следует исключать возможность образования в прокариотном сообществе темноокрашенных гумусоподобных соединений типа меланоидинов в результате конденсации полисахаридов и аминокислот (реакция Майярда, см. раздел «Синтез гуминовых веществ...»). Также возможна продукция меланинов бактериями, однако вряд ли накопление этих предшественников гумуса достигало существенных масштабов.

Секреция ароматических карбоновых кислот и фенольных полимеров значительна у грибов, лишайников и сосудистых растений. Время колонизации суши перечисленными группами организмов остается до конца неизвестным. Первые фоссилии грибов и наземных растений появились около 480–460 Ма, однако данные анализа аминокислотных последовательностей белков предполагают более раннее заселение суши растениями, около 700 Ма; основные линии грибов присутствовали уже около 1 000 млн. лет назад (Heckmann et al., 2001). Лигнин как массовое вещество органического скелета древесины и наиболее значимый для современных почв источник фенольных предшественников появляется только с возникновением сосудистых растений на рубеже силур-девон (430–400 Ма). В это же время появляются дереворазрушающие грибы-гумификаторы. Самый ранний бесспорный аскомицет в виде плодовых тел размером 400 мкм был обнаружен под эпидермисом одного из ранних наземных растений *Asteroxylon* и датируется нижним девоном (400 Ма). Базидиомицеты с септированными гифами относятся к верхнему девону. В это время можно ожидать деструкции древесины лигнolitическими пероксидазами с образованием водного гумуса. Плодовые тела базидиомицетов обнаружены позже каменноугольного периода. Трутовики описаны в триасе (Каратыгин, 2007). Ранее девона, по-видимому, нецелесообразно рассматривать лигнин как предшественник гумусовых полимеров, а базидиомицеты как источник оксидоредуктаз. В связи с этим особое значение приобретает возможность образования устойчивых гумусовых полимеров альго-грибным сообществом, сменившим цианобактериальные маты и ставшим

характерным для наземного покрова в интервале 1.5–0.5 млрд. лет назад. Фоссилии водорослей и грибные гифы (аскомицетов) широко распространены в породах докембрия (Preat et al., 2003). Венд (650 Ma) был периодом расцвета макроскопических бентосных водорослей *Metaphyta* (Федонкин, 1983). Однако, образование ГВ под водорослевым покровом в современных почвах (например, такырах) неизвестно, поэтому первыми организмами-гумусообразователями можно считать грибы. Многими исследователями считается, что заселению суши эукариотами благоприятствовал симбиоз между грибом и фототрофом, современными примерами которого являются эндомикориза и лишайники. Последние представляют особый интерес в аспекте первичного почвообразования и гумусообразования, поскольку являются пионерами на каменистых субстратах и традиционно рассматриваются как предшественники мохообразных и высших растений.

Лишайники – симбиотические микроорганизмы, представляющие собой ассоциацию гриба (обычно аскомицета) и фотобионта, которым может быть зеленая водоросль (например, *Trebouxia*) и/или цианобактерия (обычно *Nostoc*). Тело лишайника (таллом) формирует грибной компонент. Присутствие фотосинтезирующего партнера позволяет лишайникам колонизировать субстраты, практически полностью лишенные органического вещества, кроме того, лишайники имеют ряд морфологических и химических приспособлений, позволяющих им выживать в условиях стресса (повышенная солнечная радиация, изменение температур, высушивание) и быстро восстанавливать метаболическую активность (Nash, 2008). Поэтому лишайники доминируют в олиготрофных местообитаниях, характеризующихся суровыми климатическими условиями. Покров лишайнизированных грибов в настоящее время составляет примерно 6–8 % суши. Одной из важнейших биосферных функций лишайников считается выветривание горных пород и образование мелкозема (Schwartzman, 1999; Chen et al., 2000). Лишайники разрушают минеральный субстрат как за счет физического воздействия – проникновения гиф микобионта, так и в результате выделения органических кислот и специфических вторичных метаболитов – лишайниковых кислот (Huneck, Yoshimura, 1996), которые растворяют порообразующие минералы посредством кислотной атаки и комплексообразования (Schwartzman, 1999; Chen et al., 2000). Помимо воздействия на минеральный субстрат лишайники служат значимым источником органического вещества для гумификации как за счет фенольных и азотсодержащих соединений, вымываемых из живых талломов дождевой водой, так и за счет продуктов деструкции мортмассы (Николаева и др., 2009). Поскольку в лишайниках нет лигнина, полимерными предшественниками ГВ могут быть хитин и меланины. Недавно в лишайниках были обнаружены лакказы и тирозиназы (Laufer et al., 2006a, b; Заварзина и Заварзин, 2006), что позволяет предполагать и биохимическое участие

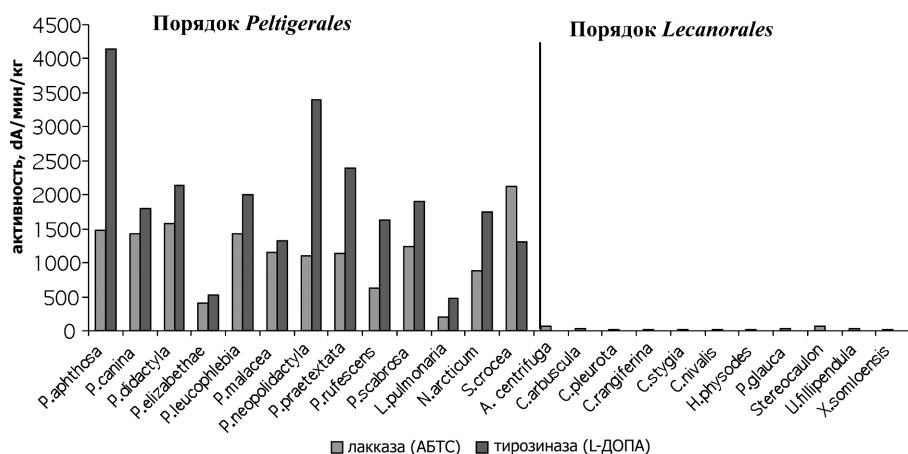


Рис. 7. Лакказная и тирозиназная активности у лишайников (Заварзина, Заварзин, 2006).

лишайников в гумификации. Листоватые лишайники порядка *Peltigerales* (роды *Peltigera*, *Solorina*, *Nephroma*), относящиеся к быстрорастущим напочвенным и эпилитным видам, доминирующим во влажных местообитаниях, обладают наибольшей активностью лакказ и тирозиназ; на порядок меньшая активность лакказ и следы пероксидазной активности были обнаружены у более ксерофитных представителей порядка *Lecanorales* (роды *Cladonia*, *Cetraria*, *Stereocaulon*) (рис. 7).

Около 5–10 % от общего содержания лакказ в пельтигеровых лишайниках вымывалось из ненарушенных талломов водой, что предполагает возможность участия этих ферментов во внеклеточных реакциях полимеризации фенолов (Заварзина, Заварзин, 2006). В итоге лишайники являются не только агентами биологического выветривания и источником предшественников ГВ, но и продуцентами ферментов, которые катализируют синтез гумуса. Таким образом, лишайниковые сообщества осуществляют весь цикл почвообразования. Особенно следует отметить почвостабилизирующие виды, прочно связанные с минеральным субстратом, например *Solorina crocea*. Фенольные и азотистые соединения таких лишайников, вымывающиеся из талломов под воздействием дождевых осадков, могут адсорбироваться на выветрелой минеральной поверхности и подвергаться окислительной полимеризации под воздействием иммобилизованных лишайниковых оксидаз, образуя устойчивые адсорбционные органо-минеральные комплексы. Действительно, темноокрашенные гумусовые кутаны нередко можно наблюдать на поверхности породы или почвенных частиц под талломами лишайников. Таким образом, продукция лишайниками оксидаз позволяет связать воедино минеральную и органическую

составляющие примитивных почв и инициировать синтез и иммобилизацию гуминовых веществ на самых ранних стадиях почвообразования в отсутствие других организмов.

Мнение, что лишенизация имела место в самые ранние сроки эволюции, высказывалось неоднократно. Предполагается, что лишайники были пионерами в растительных сообществах на скалах. Однако находки лишайников в ископаемом состоянии крайне малочисленны, несмотря на их широкое распространение в разные периоды истории растительности. Это может быть связано с тем, что древние лишайники занимали сухие местообитания и не сохранились или с тем, что фоссилии лишайников сложно идентифицировать (Taylor, Osborne, 1996). Первые лишайниковоподобные ассоциации двух микроорганизмов, возможно, актинолишайники, найдены в Южной Африке (Carbon Leader) и их датируют 2.9 Ma (Hallbauer, van Warmelo, 1974; Hallbauer et al., 1977). Ископаемые остатки этих организмов были слишком маленького размера (1–2 мкм диаметром), что делает их ближе к нитчатым бактериям, нежели грибам. Существуют сомнения, что это были действительно фоссилии, поскольку подобные микроструктуры можно получить в лаборатории путем химического синтеза (Cloud, Pierce, 1977). Даже если это были действительно ископаемые остатки, они могли не быть лишайниками в современном смысле этого слова, а представлять собой лишайниковоподобный симбиоз между водорослью и нитчатой бактерией. Это же относится к лишайниковоподобным организмам небольшого размера (1–0.5 мм) и округлой формы, обнаруженным в палеопочвах Waterval Onder, датированных 2.8 Ma (Retallack, Krinsley, 1993; Gutzmer, Beukes, 1998). На возможность появления лишайников в виде ассоциаций аскомицета и водоросли, косвенно указывают данные молекулярного анализа, свидетельствующие о средне- и позднедокембрийском появлении аскомицетов (1.458–966 Ma), уже после появления водорослей (Heckmann et al., 2001). Первые аскомицеты были нитевидными (Liu, Hall, 2004). Три образца лишайниковоподобного симбиоза описаны в шлифах черных битумизированных морских фосфоритов Южного Китая (верхняя формация Doushantuo), датированных около 600 Ma (Yuan et al., 2005). Ископаемые остатки полностью фосфатизированы и состоят из двух структурно связанных компонентов – округлых клеток и тонких нитей. Округлые клетки диаметром 6–15 мкм интерпретированы как цианобактерии, близкие в современным *Gloeocapsa*, *Entophysalis* и *Chroococcus*, или зеленые водоросли. Нити шириной 0.5–0.9 мкм и длиной 50 мкм интерпретированы как грибные гифы. Авторы находки предполагают, что попытки лишенизации и симбиоза между цианобактериями, водорослями и грибами могли возникнуть в мелких морских лагунах намного раньше колонизации суши сосудистыми растениями. Поздние докембрийские или вендские (550–540 Ma) округлые фоссилии, ранее идентифицированные как медузы-книдарии, некото-

рые исследователи также интерпретируют как лишенизированные колонии микроорганизмов (Retallack, 1994; Steiner, Reitner, 2001). Теория в большой степени основана на устойчивости этих организмов к повышенному давлению при захоронении. Существует несколько проблем с отнесением эдиакарских организмов к лишайникам и теория Г. Реталлака не всеми принята (Waggoner, 1995). В целом, несмотря на предположения о раннем докембрийском появлении лишайников и их влиянии на палеопочвы, хорошо сохранившихся фоссилий макролишайников не обнаружено ранее ордовика (480–460 Ma). Так, в палеопочвах Австралии (Grindstone Range Sandstone), датированных 483 Ma, описан лишайник *Farghera robusta* морфологически сходный с листоватыми лишайниками *Xanthoparmelia reptans* и сохранившийся в виде фрагментов размером 1–5 см (Retallack, 2009). *Farghera* напоминает органический отпечаток таллома асколишайника в кварцевом песчанике окисленной палеопочвы. Она имеет дихотомически разделенный таллом, сохранившийся как ожелезненный песок, поэтому принадлежность к биоте остается сомнительной. Фоссилии лишеноподобных организмов становятся более распространенными, начиная с девона. Использование данных $\delta^{13}\text{C}$ позволило предположить метаболизм лишайникового типа в глобально распространенной ранне-девонской (409–386 Ma) макрофоссилии *Spongiophyton minutissimum*, которую иначе интерпретируют как бриофит (Jahren et al., 2003). Более позднее исследование *Spongiophyton*, однако, показало, что изотопный состав не позволяет достоверно отделить ее от мхов и печеночников (Fletcher et al., 2004). Лишеноподобный образ жизни мог быть и у гигантских палеозойских грибов *Prototaxites* (Taylor, Osborn, 1996; Hueber, 2001; Selosse, 2002). Одной из первых фоссилий, признанной многими исследователями как лишайник, является *Winfrenatia* из ранне-девонских (около 400 Ma) кремней Шотландии (Rhynie Chert) (Taylor et al., 1995). Она представлена лентами 1–2 мм толщины из гиф 1–4 мкм (предположительно зигомицета), образующих трехмерные ячейки диаметром 25 мкм, в центре которых расположен фотобионт со слизистой оболочкой, который сходен с цианобактерией *Gloeocapsa*. Листоватый асколишайник *Flabellitha*, сходный по строению с современными пельтигеровыми лишайниками, найден в виде органического отпечатка в девонских породах Казахстана (Jurina, Krassilov, 2002). В окаменелой смоле бобового дерева *Hymeneia protera* (Доминиканская республика) относящейся к третичному периоду (эоцен, 20–45 Ma) описан лишайник *Phyllopsora dominicanus* (порядок Lecanorales) (Rikkinen, Poinar, 2008). Сходство морфологии этого лишайника и других находок лишайников в янтаре с современными видами свидетельствует о том, что лишайники в течение по меньшей мере десятков миллионов лет сохраняли неизменной морфологическую адаптацию к занятым экологическим нишам (Rikkinen, 2003; Rikkinen, Poinar, 2002).

Несмотря на то, что время появления лишайников на суше остается дискуссионным, эти организмы можно считать наиболее вероятными первыми гумусообразователями, поскольку они являются продуцентами и фенольных гумусовых предшественников и фенолоксидаз. В пользу ранней колонизации суши лишайниками и их возможном доминировании в ранних наземных сообществах свидетельствует и тот факт, что они лучше других организмов (водорослей, высших растений) адаптированы к различным стрессовым условиям. Первые наземные местообитания были незатененными и поэтому преимущество имели виды, легко переносящие высушивание и повышенную инсоляцию (Blackwell, 2000). За счет различных морфологических и метаболических приспособлений лишайники высоко толерантны к этим факторам стресса (Beckett et al., 2008). Впадая в анабиоз, они быстро восстанавливают метаболическую активность при благоприятных условиях среды. Появление лишайников в мире цианобактериальных матов могло существенно увеличить скорости оксигенирования биосферы, скорости биологического и химического выветривания (Schwartzmann, Volk, 1991). Лишайники как одни из первых наземных организмов, могли подготовить минеральный субстрат к выходу растений на сушу в раннем силуре (430–470 Ma) (Retallack, 1994), причем не только за счет дезинтеграции пород, но и за счет накопления в них устойчивого органического вещества. Многие лишайники относятся к почвостабилизирующим видам и способствуют предотвращению водной и ветровой эрозии органо-минерального субстрата, что имеет принципиальное значение для накопления гумусированного материала и формирования почвенных профилей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Синтез гумуса – это гетерогенный процесс в субэкральной зоне. Элементарным этапом почвообразования можно считать образование высокомолекулярных органо-минеральных соединений в гетерофазном катализе. Конденсация растворимых предшественников у границы раздела фаз «раствор – каталитически активная минеральная поверхность» термодинамически выгодна, а стабилизация гуминовых веществ достигается непосредственно в процессе их синтеза, что имеет важные кинетические преимущества перед синтезом ГВ при деструкции растительных биополимеров с последующей миграцией продуктов к местам адсорбции. При достаточном количестве предшественников и наличии фенолоксидаз продуктами гетерофазного синтеза являются высокомолекулярные адсорбционные органо-минеральные комплексы, которые составляют основу гумусовых горизонтов почв. Морфологически, полимерное органическое вещество в их составе обнаруживается в виде темноокрашенных пленок (кутан) на поверхности минеральных зерен. Обязательным

условием образования гуминовых веществ, подобных тем, что мы находим в современной биосфере, является наличие достаточного количества фенольных соединений – основных предшественников ГВ. Поэтому время образования почв как поверхностного гумусированного слоя должно приблизительно совпадать с появлением наземной растительности, служащей источником фенольных соединений. Поскольку образование значительных количеств гуминовых веществ прокариотами и водорослями в современных условиях неизвестно, первыми значимыми организмами-гумусообразователями можно считать лишайники, которые традиционно считаются сукцессионными предшественниками мохообразных и высших растений при заселении почв и горных пород. В современных условиях эти симбиотические организмы занимают 6–8 % суши, доминируя в олиготрофных местообитаниях и суровых климатических зонах (тундра, высокогорья). Уникальность лишайников заключается в том, что они представляют собой самодостаточную систему, способную осуществить весь цикл почвообразования от выветривания материнской породы до образования гумуса и его органо-минеральных соединений. Важным отличием лишайникового гумуса от гумуса, образующегося под высшими растениями, является отсутствие лигнина как источника предшественников. Время появления лишайников в геологической истории Земли неизвестно, высказывались предположения, что почва была заселена лишайниками и водорослями в докембрии и раннем палеозое. С большей достоверностью (на основе ископаемых находок) можно полагать, что лишайники колонизировали сушу в ордовике-силуре (480–400 Ma), и это время можно ориентировочно считать временем появления гумусированной почвы.

Содержание гумуса в древних палеопочвах крайне мало, что затрудняет его анализ и идентификацию. Поэтому, в качестве полевых объектов – актуалистических аналогов первых почв могут служить так называемые биологические корки (biological soil crusts), представляющие собой тесную ассоциацию почвенных минеральных частиц и живых организмов – цианобактерий, водорослей, микроскопических грибов, лишайников и бриофитов, обитающих на поверхности почвы или занимающих верхние миллиметры ее профиля (Budel, 2005). Особый интерес представляют не пионерные корки, образованные организмами, начинающими сукцессию (цианобактериями в аридных регионах и зелеными водорослями в умеренных широтах), а постоянные или климаксные корки, образованные смесью цианобактерий, водорослей, микроскопических грибов, лишайников и бриофитов. Они приурочены к суровым климатическим условиям, в которых не могут развиваться высшие растения – пустыням, ксерофитным степным образованиям, а также арктическим и субарктическим (горным) тундрам. Формирование гумуса под низшими растениями, образующими эти корки, практически не изучено.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Становление биосферы и эволюция гео-биологических систем» и гранта РФФИ 09-04-00570. Автор выражает признательность акад. Г.А. Заварзину за доброжелательную критику при подготовке рукописи и с.н.с., к.б.н. А.В. Лисову (ИБФМ РАН) за содействие в подготовке рисунков ферментативных реакций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Л.Н.* 1980. Органическое вещество почв и процессы его трансформации. Л.: Наука. 288 с.
- Бронникова М.А., Таргульян В.О.* 2005. Кутанный комплекс текстурно-дифференцированных почв (на примере дерново-подзолистых почв Русской равнины). М.: ИКЦ Академкнига. 197 с.
- Глазовская М.А.* 1996. Роль и функции педосферы в геохимическом цикле углерода. Почвоведение. № 2. С. 174–186.
- Заварзина А.Г., Семенова Т.А., Кузнецова А.М., Погожеев Е.Ю.* 2007. Синтез гуминоподобных веществ на поверхностях минералов под воздействием окислительных ферментов. Тр. межд. конф. «Гуминовые вещества в биосфере», Москва, 19–21 декабря, С. 139–145.
- Заварзин Г.А., Заварзина А.Г.* 2009. Ксилотрофы и микофильные бактерии при образовании дистрофных вод // Микробиология. Т. 78. С. 579–592.
- Заварзин Г.А.* Планета бактерий // Вестник РАН, 2008. № 78. С. 328–336.
- Заварзина А.Г., Заварзин А.А.* 2006. Лакказная и тирозиназная активности у лишайников // Микробиология. Т. 75. С. 630–641.
- Зайдельман Ф.Р., Никифорова А.С.* 2001. Генезис и диагностическое значение новообразований почв лесной и лесостепной зон. М.: изд-во МГУ, 216 с.
- Запрометова К.М., Мирчинк Т.Г., Орлов Д.С., Юкишин А.А.* 1971. Характеристики черных пигментов темноокрашенных почвенных грибов // Почвоведение. № 7. С. 22–30.
- Звягинцев Д.Г., Мирчинк Т.Г.* 1986. О природе гумусовых кислот почв // Почвоведение. № 5. С. 68–75.
- Каратыгин И.В.* 2007. Микрофоссилии: современное состояние проблемы / Микология сегодня (ред. Дьяков Ю.Т., Сергеева Ю.В.). Т. 1. М.: Национальная академия микологии. 376 с.
- Кононова М.М.* 1963. Органическое вещество почв. М.: изд-во АН СССР. 315 с.
- Куваева Ю.В.* 1980. Содержание и состав фенольных кислот в некоторых почвах Нечерноземной зоны // Почвоведение. № 1. С. 97–106.
- Мейен С.В.* 1987. Основы палеоботаники. Справочное пособие. М.: Недра. 403 с.
- Мирчинк Т.Г.* 1976. Почвенная микология. М.: изд-во МГУ. 163 с.
- Николаева Т.Н., Лапиин П.В., Заварзина А.Г., Загоскина Н.В.* 2009. Водорастворимые фенольные соединения лишайника *Peltigera aphthosa* (L.) // 7 Междуна-

симп. по фенольным соединениям: фундаментальные и прикладные аспекты. Материалы докладов. 19–23 октября 2009 г. М.: Ин-т физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН. С. 192–193.

- Орлов Д.С.* 1990. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М.: изд-во МГУ. 325 с.
- Рабинович М.Л., Болобова А.В., Кондращенко В.И.* 2001. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. Древесина и разрушающие ее грибы.
- М. Федонкин М.А.* 1983. Органический мир венда. Итоги науки и техники. Серия: Стратиграфия, палеонтология. Т. 12. М.: 127 с.
- Ahn M.Y., Martinez C.E., Archibald D.D. et al.* 2006. Transformation of catechol in presence of a laccase and birnessite // *Soil Biol. Biochem.* V. 38. P. 1015–1020.
- Alexander G., Zhulin I.B.* 2000. Laccases are widespread in bacteria // *Trends in Biotechnology.* V. 18. P. 41–42.
- Baldrian P.* 2006. Fungal laccases: occurrence and properties // *FEMS Microbiol. Rev.* V. 30. P. 215–242.
- Beckett R.P., Kranner I., Minibayeva F.* 2008. Stress physiology and the symbiosis / Nash T.H. (ed). *Lichen Biology*, 2 ed., Cambridge Univ Press, Cambridge. P. 134–151.
- Blackwell M.* 2000. Terrestrial life – fungal from the start? // *Science.* V. 289. P. 1884–1885.
- Bollag J.M., Minard R.D., Liu S.Y.* 1983. Cross-linkage between anilines and phenolic humus constituents // *Environ. Sci. Technol.* V. 17. P. 72–80.
- Bollag J.M., Dec J., Huang P.M.* 1998. Formation mechanisms of complex organic structures in soil habitats // *Adv. Agron.* V. 63. P. 237–265.
- Boufi S., Gandini A.* 2002. Formation of polymeric films on cellulosic surfaces by admicellar polymerization // *Cellulose.* V. 8. P. 303–312.
- Brewer R.* 1964. Fabric and mineral analysis of soils. N.-Y., London, Sydney. 470 p.
- Budel B.* 2006. Microorganisms of biological crusts on soil surfaces / *Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions.* Buscot F., Varma A. (eds.). *Soil Biol.* V. 3. P. 307–323.
- Cecchi A.M., Koskinen W.C., Cheng H.H., Haider K.* 2004. Sorption-desorption of phenolic acids as affected by soil properties // *Biol. Fertil. of Soils.* V. 39. P. 235–242.
- Chen J., Blume H.P., Beyer L.* 2000. Weathering of rocks induced by lichen colonization – a review // *Catena.* V. 39. P. 121–146.
- Christensen B.T.* 2001. Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover // *Eur. Soil Sci.* V. 52. P. 345–353.
- Cloud P., Pierce D.* 1977. Experimental production of pseudomicrofossils. *GSA Abstracts with Programs.* V. 9. 102 p.
- Colarieti M.L., Toscano G., Ardi M.R., Greco G.* 2006. Abiotic oxidation of catechol by soil metal oxides // *J. Hazard. Mat. B.* V. 134. P. 161–168.
- Dalton B.R., Blum U., Weed S.B.* 1989. Plant phenolic acids in soils: sorption of ferulic acid by soil and soil components sterilized by different techniques // *Soil Biol. Biochem.* V. 21. P. 1011–1018.
- Danielewicz-Ferchmin I., Ferchmin A.R.* 2004. Water at ions, biomolecules and charged surfaces // *Phy. Chem. Liq.* V. 4. P. 21–36.

- Eggert C., Temp U., Eriksson K.E.L. 1996. Lignin degradation by a fungus lacking lignin and Mn peroxidase / Jeffries T., Vikarii L. (eds.). *Enzymes in the Pulp and Paper Manufacturing*, ACS Symp Ser. V. 655. P. 130–150.
- Evershed R.P., Bland H.A., van Bergen P.F. et al. 1997. Volatile compounds in archaeological plant remains and the Maillard reaction during decay of organic matter // *Science*. V. 278. P. 432–433.
- Fedonkin M.A. 2007. Early Eukaryotization of Life: Environmental Driving Forces of Evolution / Okada H., Mawatari S.F., Suzuki N., Gautam P. (eds.). *Origin and Evolution of Natural Diversity*, Proceedings of Interantional Symposium «The Origin and Evolution of Natural Diversity», 1–5 October 2007, Sapporo. P. 3–12.
- Fedorova S., Stejskal J. 2002. Surface and precipitation polymerization of aniline // *Langmuir*. V. 18. P. 5630–5632.
- Fletcher B.J., Beerling D.J., Chaloner W.G. 2004. Stable carbon isotopes and the metabolism of the terrestrial Devonian organism *Spongiophyton* // *Geobiology*. V. 2. P. 107–119.
- Gallet C., Pellissier F. 1997. Phenolic compounds in natural solutions of the coniferous forest // *J. Chem. Ecol.* V. 23. P. 2401–2411.
- Ghosh D., Mukherjee R. 1998. Modeling tyrosinase monooxygenase activity. Spectroscopic and magnetic investigations of products due to reactions between copper(I) complexes of xylyl-based dinucleating ligands and dioxygen: aromatic ring hydroxylation and irreversible oxidation products // *Inorg. Chem.* V. 37. P. 6597–6605.
- Glazovskaya M.A. 1996. Fossilizing functions of the pedoshere in continental cycles of organic carbon // *Eurasian Soil Sci.* V. 30. P. 240–248.
- Goodell. 2003. Brown-rot fungal degradation of wood: our evolving view // *ACS Symp. Ser.* V. 845. P. 97–118.
- Gramss G., Voigt K.D., Kirsche B. 1998. Oxidoreductase enzymes liberated by plant roots and their effects on soil humic material // *Chemosphere*. V. 38. P. 1481–1494.
- Grinhut T., Hadar Y., Chen Y. 2007. Degradation and transformation of humic substances by saprotrophic fungi: processes and mechanisms // *Fung. Biol. Rev.* V. 21. P. 179–189.
- Guggenberger G., Kaiser K. 2003. Dissolved organic matter in soil: challenging the paradigm of sorptive preservation // *Geoderma*. V. 113. P. 293–310.
- Guillén F., Muñoz C., Gómez-Toribio V. et al. 2000. Oxygen activation during oxidation of methoxyhydroquinones by laccase from *Pleurotus eryngii* // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 66. P. 170–175.
- Gutzmer J., Beukes N.J. 1998. Earliest laterites and possible evidence for terrestrial vegetation in the early Proterozoic // *Geology*. V. 26. P. 263–266.
- Haider K., Trojanowski J. 1975. Decomposition of specifically ¹⁴C-labelled phenols and dehydropolymers of coniferyl alcohol as models for lignin degradation by soft and white rot fungi // *Arch. Microbiol.* V. 105. P. 33–41.
- Hallbauer D.K., Jahns H.M., Beltmann H.A. 1977. Morphological and anatomical observations on some Precambrian plants from the Witwatersand, South Africa // *Geol. Rundsch.* V. 66. P. 477–491.

- Hallbauer D. K., van Warmelo K.T. 1974. Fossilized plants in thucholite from Precambrian rocks of the Witwatersrand, South Africa // *Precambrian Res.* V. 1. P. 199–212.
- 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.
- Hofrichter M. 2002. Review: lignin conversion by manganese peroxidase (MnP) // *Enzyme Microb. Technol.* V. 30. P. 454–466.
- Huang P.M. 2000. Abiotic catalysis / Summer M.E. (ed.). *Handbook of Soil Science*. CRC Press LLC. Boca Raton. P. 303–334.
- Huang Q., Selig H., Weber W.J. 2002. Peroxidase-catalyzed oxidative coupling of phenols in the presence of geosorbents: rates of non-extractable product formation // *Environ. Sci. Technol.*, V. 36. P. 596–602.
- Huang Q., Weber W.J. 2004. Peroxidase-catalyzed coupling of phenol in the presence of model inorganic and organic solid phases // *Environ. Sci. Technol.* V. 38. P. 5238–5245.
- Hueber F.M. 2001. Rotted wood-alga-fungus; the history and life of *Prototaxites* Dawson 1859 // *Rev. Paleobot. Palynol.* V. 116. P. 123–158.
- Huneck S., Yoshimura I. 1996. *Identification of Lichen Substances*. Springer, Berlin. 493 p.
- Ikan R., Rubinsztain Y., Nissenbaum A., Kaplan I.R. 1996. Geochemical aspects of the Maillard reaction / *The Maillard reaction: Consequences for the chemical and life sciences* (ed. R. Ikan). Jogh Wiley and Sons, Chichester, UK. P. 1–25.
- Ivanov I.V., Khokhlova O.S. 2008. Radiocarbon ages of humic substances in chernozems // *Eurasian Soil Sci.* V. 41. P. 57–61.
- Jahren H.A., Porter S., Kuglitsch J.J. 2003. Lichen metabolism identified in Early Devonian terrestrial organisms // *Geology*. V. 31. P. 99–102.
- Jokic A., Frenkel A.I., Huang P.M. 2001. Effect of light on birnessite catalysis of the Maillard reaction and its implication in humification // *Can. J. Soil Sci.* V. 81. P. 277–283.
- Jurina A.L., Krassilov V.A. 2002. Lichenlike fossils from the Givetian of central Kazakhstan // *Paleontol. J.* V. 36. P. 541–547.
- Guggenberger G., Kaiser K. 2003. Dissolved organic matter in soil: challenging the paradigm of sorptive preservation // *Geoderma*. V. 113. P. 293–310.
- Kalbitz K., Solinger S., Park J.H. et al. 2000. Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review // *Soil Sci.* V. 165. P. 277–304.
- Kato Y., Suzuki K., Nakamura K., Hickman A.H. et al. 2009. Hematite formation by oxygenated groundwater more than 2.76 billion years ago // *Earth and Planetary Science Letters*. V. 278. P. 40–49.
- Kirk T.K. 1975. Effects of a brown-rot fungus *Lenzites trabea* on lignin in spruce wood // *Holzforschung*. V. 29. P. 99–107.
- Klavinš M. 1997. *Aquatic humic substances: characterization, structure and genesis*. Univ. Latvia, Riga. 234 p.
- Kleber M., Sollins S., Sutton R.A. 2007. A conceptual model of organo-mineral interactions in soils: self-assembly of organic molecular fragments into multilayered structures on mineral surfaces // *Biogeochemistry*. V. 85. P. 9–24.

- Kluczek-Turpeinen B., Steffen K.T., Tuomela M. et al. 2005. Modification of humic acids by the compost-dwelling deuteromycete *Paecilomyces inflatus* // Appl. Microbiol. Biotechnol. V. 66. P. 443–449.
- Kluczek-Turpeinen B., Tuomela M., Hatakka A., Hofrichter M. 2003. Lignin degradation in a compost environment by the deuteromycete *Paecilomyces inflatus*. V. 61. P. 374–379.
- Koukol O., Gryndler M., Novak F., Vosatka M. 2004. Effect of *Chalara longipes* on decomposition of humic acids from *Picea abies* needle litter // Folia Microbiol. V. 49. P. 574–578.
- Laborda F., Monistrol IF., Luna N., Fernandez M. 1999. Processes of liquefaction/solubilization of Spanish coals by microorganisms // Appl. Microbiol. Biotechnol. V. 52. P. 49–56.
- Lambert J.F. 2008. Adsorption and polymerization of amino acids on mineral surfaces: a review // Or Life Evol. Biosph. V. 38. P. 211–242.
- Lauffer Z., Beckett R.P., Minibayeva F.V. et al. 2006a. Occurrence of laccases in lichenized Ascomycetes in the suborder *Peltigerineae* // Myc. Res. V. 110. P. 846–853.
- Lauffer Z., Beckett R.P., Minibayeva F.V. 2006b. Co-occurrence of the multicopper oxidases tyrosinase and laccase in lichens in sub-order *Peltigerineae* // Ann. Bot. V. 98. P. 1035–1042.
- Lehmann R.G., Cheng H.H. 1988. Reactivity of phenolic acids in soil and formation of oxidation products // Soil Sci. Soc. Am. J. V. 52. P. 1304–1309.
- Lehmann R.G., Cheng H.H., Harsh J.B. 1987. Oxidation of phenolic acids by soil iron and manganese oxides // Soil. Sci. Soc. Am. J. V. 51. P. 352–356.
- Leontievsky A.A., Vares T., Lankinen P. et al. 1997a. Blue and yellow laccases of ligninolytic fungi // FEMS Microbiol. Lett. V. 156. P. 9–14.
- Leontievsky A.A., Myasoedova N.M., Baskunov B.P. et al. 1999. Reactions of blue and yellow fungal laccases with lignin model compounds // Biochemistry (Moscow). V. 64. P. 1150–1156.
- Lindahl B.D., Ihrmark K., Boberg J. et al. 2007. Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest // New Phytol. V. 173. P. 611–620.
- Liu C., Huang P.M. 2002. Role of hydroxy-aluminosilicate ions (proto-imogolite sol) in the formation of humic substances // Org. Geochem. V. 33. P. 295–305.
- Liu W., Chao Y., Yang X. et al. 2004. Biodecolorization of azo, anthraquinonic and triphenylmethane dyes by white-rot fungi and a laccase-secreting engineered strain // J. Industr. Microbiol. Biotechnol. V. 31. P. 127–132.
- Liu Y.J., Hall B.D. 2004. Body plan evolution of ascomycetes, as inferred from an RNA polymerase II phylogeny // PNAS. V. 101. P. 4507–4512.
- Lützw M., Kögel-Knabner I., Ludwig B. et al. 2008. Stabilization mechanisms of organic matter in four temperate soils: development and application of a conceptual model // J. Plant Nutr. Soil Sci. V. 171. P. 111–124.
- Martin J.P., Haider K. 1971. Microbial activity in relation to soil humus formation // Soil Sci., V. 111. P. 54–63.
- Martin J.P., Haider K. 1969. Phenolic polymers of *Stachybotris atra*, *Stachybotris chartarum* and *Epicoccum nigrum* in relation to humic acid formation // Soil Sci. V. 107. P. 260–270.

- Matocha C.J., Sparks D.L., Amonette J.E., Kukkadapu R.K.* 2001. Kinetics and mechanism of birnessite reduction by catechol // *Soil Sci. Soc. Am. J.* V. 65. P. 58–66.
- McBride M.B.* 1987. Adsorption and oxidation of phenolic compounds by iron and manganese oxides // *Soil Sci. Soc. Am. J.* V. 51. P. 1466–1472.
- Mikutta R., Kleber M., Torn M.S., Jahn R.* 2006. Stabilization of soil organic matter: association with minerals or chemical recalcitrance? // *Biogeochemistry*. V. 77. P. 25–56.
- Naidja A., Huang P.M.* 2002. Significance of the Henri-Michaelis-Menten theory in abiotic catalysis: catechol oxidation by δ -MnO₂ // *Surface Sci.* V. 506. P. 243–249.
- Naidja A., Huang P.M., Bollag J.M.* 1998. Comparison of reaction products from the transformation of catechol catalyzed by birnessite or tyrosinase // *Soil Sci. Soc. Am. J.* V. 62. P. 188–195.
- Nannipieri P., Gianfreda L.* 1998. Kinetics of enzyme reactions in soil environments / Huang P.M., Senesi N., Buffle J. (eds.). *Environmental particles – structure and surface reactions of soil particles*. J. Wiley, Chichester. P. 449–479.
- Nash T.H.* 2008. *Lichen Biology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 2 ed.
- Pal S., Bollag J.M., Huang P.M.* 1994. Role of abiotic and biotic catalysts in the transformation of phenolic compounds through oxidative coupling reactions // *Soil Biol. Biochem.* P. 813–820.
- Palanisami S., Saha S.K., Uma L.* 2010. Laccase and polyphenol oxidase activities of marine cyanobacteria: a study with Poly R-478 decolourization // *World J. Microbiol. Biotechnol.* V. 26. P. 63–69.
- Perdue E.M., Ritchie J.D.* 2004. Dissolved organic matter in freshwaters / Holland H.D., Turekian K.K. (eds.). *Treatise on Geochemistry*. Elsevier, Amsterdam. P. 273–318.
- Preat A., Kolo K., Mamet B. et al.* 2003. Fossil and subrecent fungal communities in three calcrete series from the Devonian of the Canadian Rocky Mountains, Carboniferous of Northern France and Cretaceous of Central Italy / Krumbein W.E., Paterson D.M., Zavarzin G.A. (eds.). *Fossil and Recent Biofilms. A Natural History of Life on Earth*. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht/Boston/London. P. 291–306.
- Rabinovich M.L., Bolobova A.V., Vasilchenko L.G.* 2004. Fungal decomposition of natural aromatic structures and xenobiotics: a review // *Appl. Biochem. Microbiol.* V. 40. P. 1–17.
- Retallack G.J.* 1997. Early forest soils and their role in devonian global change // *Science*. V. 276. P. 583–585.
- Retallack G.J.* 2003. Soils and global change in the carbon cycle over geological time / *Treatise on Geochemistry*. V. 5. P. 581–605.
- Retallack G.J.* 2009. Cambrian-Ordovician non-marine fossils from South Australia // *Alcheringa*. V. 33. P. 355–391.
- Retallack G.J., Krinsley D.H.* 1993. Metamorphic alteration of a Precambrian (2.2 Ga) paleosol from South Africa revealed by back-scatter imaging // *Precambrian Res.* V. 63. P. 27–41.
- Retallack G. J.* 1994. Were the Ediacaran fossils lichens? // *Paleobiology*. V. 20. P. 523–544.
- Řezáčová V., Hršelová H., Gryndlerová H. et al.* 2006. Modifications of degradation-resistant soil organic matter by soil saprobic microfungi // *Soil Biol. Biochem.* V. 38. P. 2292–2299.

- Rikkinen J. 2003. Calicioid lichens from European Tertiary amber // *Mycologia*. V. 95. P. 1032–1036.
- Rikkinen J., Poinar Jr G.O. 2002. Fossilized *Anzia* (*Lecanorales*, lichen-forming Ascomycota) from European tertiary amber // *Mycological Res.* V. 106. P. 984–990.
- Rikkinen J., Poinar Jr G.O. 2008. A new species of *Phyllopsora* (*Lecanorales*, lichen-forming Ascomycota) from Dominican Amber, with remarks on the fossil history of lichens // *J. Experimental Botany*. V. 3. P. 1–5.
- Rittstieg K., Suurnakki A., Suortti T. et al. 2002. Investigations on the laccase-catalyzed polymerization of lignin model compounds using size-exclusion HPLC // *Enz. Microb. Technol.* V. 31. P. 403–410.
- Rodriguez J., Ferraz A., Nogueira R.F. et al. 1997. Lignin biodegradation by the ascomycete *Chironilia sitophila* // *Appl. Biochem. Biotechnol.* V. 62. P. 233–242.
- Rye R., Holland H.D. 1998. Paleosols and the evolution of atmospheric oxygen: a critical review // *Amer. J. Sci.* V. 298. P. 621–672.
- Sanchez-Amat A., Solano F. 1997. A pluripotent polyphenol oxidase from melanogenic marine *Alteromonas* sp. shares catalytic capabilities of tyrosinases and laccases // *Biochimica et Biophysica Res. Comm.* V. 240. P. 787–792.
- Sapurina I., Osadchev A.Y., Volchek B.Z. et al. 2002. *In situ* polymerized polyaniline films: 5. Brush-like chain ordering // *Synth. Met.* V. 129. P. 29–37.
- Sapurina I., Fedorova S., Stejskal J. 2003. Surface polymerization and precipitation polymerization of aniline in presence of sodium tungstate // *Langmuir*. V. 19. P. 7413–7416.
- Schwartzman D.W., Volk T. 1991. Biotic enhancement of weathering and surface temperatures of Earth since the origin of life // *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* V. 90. P. 357–371.
- Schwarze F.W.M.R. 2007. Wood decay under the microscope // *Fungal Biol. Rev.* V. 21. P. 133–170.
- Selinheimo E., Nieidhin D., Steffensen C. et al. 2007. Comparison of the characteristics of fungal and plant tyrosinases // *J. Biotechnol.* V. 130. P. 471–480.
- Selosse M.A. 2002. *Prototaxites*: a 400 MYR old giant fossil, a saprophytic holobasidiomycete, or a lichen? // *Mycological Res.* V. 106. P. 642–644.
- Sergeev V.N., Semikhatov M.A., Fedonkin M.A. et al. 2007. Principal stages in evolution of Precambrian organic world: Communication 1. Archaen and Early Proterozoic // *Stratigraphy. Geol. Correlation*. № 15. P. 141–160.
- Shindo H. 1990. Catalytic synthesis of humic acids from phenolic compounds by Mn(IV) oxide (birnessite) // *Soil Sci. Plant. Nutr.* V. 4. P. 679–682.
- Shindo H., Huang P.M. 1984. Catalytic effects of manganese (IV), iron (III), aluminum and silicon oxides on the formation of phenolic polymers // *Soil Sci. Soc. Am. J.* V. 48. P. 927–934.
- Shindo H., Huang P.M. 1985. Catalytic polymerization of hydroquinone by primary minerals // *Soil Sci.* V. 139. P. 505–511.
- Sjogblad R.D., Bollag J.M. 1981. Oxidative coupling of aromatic compounds by enzymes from soil microorganisms / Paul E.A., Ladd J.N. (eds.). *Soil Biochemistry*. V. 5. Marcel Dekker, N.-Y. P. 113–152.

- Steiner M., Reitner L. 2001. Evidence of organic structures in Ediacara-type fossils and associated microbial mats // *Geology*. V. 29. P. 1119–1122.
- Stevenson F.J. 1994. Humus chemistry: genesis, composition, reactions. N.-Y., Wiley. 2 ed.
- Stone A.T., Morgan J.J. 1984a. Reduction and dissolution of manganese (iii) and manganese (IV) oxides by organics: 1. Reaction with hydroquinone // *Environ. Sci. Technol.* V. 18. P. 450–456.
- Taylor T.N., Osborn J.M. 1996. The importance of fungi in shaping the paleoecosystem // *Rev. Paleobotan. Palynol.* V. 90. P. 249–262.
- Taylor T. N., Hass H., Remy W., Kerp H. 1995. The oldest fossil lichen // *Nature*. V. 378. P. 244.
- Valmaseda M., Martinez A.T., Almendros D. 1989. Contribution by pigmented fungi to P-type humic acid formation in two forest soils // *Soil Biol. Biochem.* V. 21. P. 23–28.
- Waggoner B.M. 1995. Ediacaran lichens: a critique // *Paleobiology*. V. 21. P. 393–397.
- Wang K., Xing B. 2005. Structural and sorption characteristics of adsorbed humic acid on clay minerals // *J. Environ. Qual.* V. 34. P. 342–349.
- Wang T.S.C., Li S.W., Ferng Y.L. 1978. Catalytic polymerization of phenolic compounds by clay minerals // *Soil Sci.* V. 126. P. 15–21.
- Wei D., Houtman C.J., Kapich A.N. et al. 2010. Laccase and its role in production of extracellular reactive oxygen species during wood decay by the brown rot basidiomycete *Postia placenta* // *Appl. Environ. Microbiol.* doi: 10.1128/AEM.02929-09.
- Wershaw R.L. 1993. Model for humus in soils and sediments // *Environ. Sci. Technol.* V. 27. P. 814–816.
- Wong D.W.S. 2008. Structure and action mechanism of ligninolytic enzymes // *Appl. Biochem. Biotechnol.* DOI 10.1007/s12010-008-8279-z.
- Yagudaeva E.Yu., Muidinov M.R., Kapustin D.V., Zubov V.P. 2007. Oxidative polymerization of aniline on the surface of insoluble solid poly(sulfo acids) as a method for the preparation of efficient biosorbents // *Rus. Chem. Bul., Inter. Edn.* V. 56. P. 1166–1173.
- Yaropolov A.I., Skorobogat'ko O.V., Vartanov S.S., Varfolomeyev S.D. 1994. Laccase. Properties, catalytic mechanism, and applicability // *Appl. Biochem. Biotechnol.* V. 49. P. 257–280.
- Yuan X., Xiao S., Taylor T.N. 2005. Lichen-like symbiosis 600 million years ago // *Science*. V. 308. P. 1017–1020.
- Zavarzina A.G. 2006a. A mineral support and biotic catalyst are essential in the formation of highly polymeric soil humic substances // *Eurasian Soil Sci.* V. 39. P. 48–53.
- Zavarzina A.G. Heterophase synthesis of humic acids in soils by immobilized phenol oxidases / *Soil Enzymes* (eds. A. Varma, G. Shukla), Soil Biology Book Series, Springer (in press).
- Zavgorodnyaya Y.A., Demin V.V., Kurakov A.V. 2002. Biochemical degradation of soil humic acids and fungal melanin's // *Org. Geochem.* V. 33. P. 347–355.

ПАЛЕОПОЧВЫ КАРБОНА МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ: ГУМИНОВЫЕ ВЕЩЕСТВА, МИНЕРАЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕОХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА

**Т.В. Алексеева¹, А.О. Алексеев¹, П.Б. Кабанов¹, Б.Н. Золотарева¹,
В.А. Алексеева², С.В. Губин¹**

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН

*²Московский государственный университет им. Ломоносова,
Географический факультет*

Впервые для дочетвертичных почв инструментально обнаружены и охарактеризованы ископаемые органо-минеральные соединения, сформированные в условиях наземной аридной экосистемы верхнего карбона. Содержание и состав сохранившихся гуминовых веществ определяются составом минеральной части органо-минерального комплекса. Детальное изучение гумусовой составляющей ископаемых почв наряду со спецификой их минералогического состава позволило осуществить реконструкцию палеоландшафтных условий формирования почв и высказать предположение о характере наземных экосистем верхнего карбона центра Европейской России.

Ключевые слова: палеопочвы, карбон, Московская синеклиза, гуминовые вещества, минералогические и геохимические свойства.

ВВЕДЕНИЕ

Палеопочвы и эволюция наземных экосистем

Почва и почвенный покров являются природными феноменами, фиксирующими в своем составе и свойствах этапы развития и эволюции жизни в наземных условиях. Концепция «памяти почв» рассматривает современную и древнюю педосферу как источник информации об эволюции и взаимодействии биосферы, геосфер и общества во времени (Таргульян,

Горячкин, 2008). Особое место принадлежит палеопочвам древних геологических эпох (от архея до неогена), интерпретация которых осложняется возрастающими с геологическим временем их диа- катагенетическими преобразованиями.

Коры выветривания, демонстрирующие некоторые признаки почвенного строения, распознаются, начиная с архея (Retallack, 2001). Колонизация суши сосудистыми растениями в позднем силуре (около 420 млн. лет), по-видимому, дает начало почвам, как среде обитания высших растений. Системное изучение дочетвертичных палеопочв – сравнительно молодое направление (Чалышев, 1978), ныне развивающееся в России благодаря исследованиям палеопочв в преимущественно континентальных толщах перми – нижнего триаса (Якименко и др., 2000; Наугольных, 2004) и в морских отложениях карбона (Kabanov, 2003; Кузнецова и др., 2004; Кabanov, 2005; Демкин и др., 2007; Алексеева и др., 2009; Kabanov et al., в печати). Палеозойские палеопочвы изучались в основном седиментологами, которые описывали лишь их отдельные диагностические признаки. Значительное внимание при изучении ископаемых почв уделяется процессам, отвечающим за растворение-осаждение-трансформацию карбонатов и микро- и макроструктурам, формирующимся благодаря этим процессам (Retallack, 2001; Wright, 1994; Alonso-Zarza, Wright, 2010). Особого подхода требуют почвы и палеопочвы на карбонатных субстратах, в частности на молодых, недавно осушенных карбонатных осадках (Wright, 1994). Крайне мало изучены поверхностные глинистые горизонты (чехлы) таких палеопочв, служившие основным «котлом» почвенных процессов, поскольку в большинстве случаев, будучи рыхлыми образованиями, такие горизонты удалены из осадочной летописи трансгрессивными размывами. Тем не менее, палеопочвы такого типа являются незаменимыми источниками информации об эволюции наземных экосистем. В частности, наземные экосистемы второй половины карбона известны почти исключительно по угленосным отложениям увлажненных низменностей (DiMichelle, Hook, 1992), и лишь изучение биогенных структур в палеопочвах дает представление об экосистемах более экстремальных, более засушливых ландшафтов вне бассейнов континентального осадконакопления (Kabanov et al., 2010).

КОНЦЕПЦИИ И ТЕРМИНЫ

В изучении дочетвертичных палеопочв переплетаются термины и понятия осадочной геологии, геоморфологии и почвоведения, нередко противоречивые и нуждающиеся в упорядочении. Так, термины «почва» («палеопочва») и «кора выветривания» в большой степени являются синонимами, обозначая одни и те же естественные системы (Чалышев, 1978; Retallack, 2001). Классическое определение почвы как обладающей плодо-

родием среды обитания корней растений является частным, ориентированным на практическое применение. Почву также можно определить как верхнюю, биологически активную часть коры выветривания, причем во многих случаях объем коры выветривания и почвы совпадает. При описании почвенного профиля удобно применять концепцию *педона*, (применительно к древним почвам *палеопедона*) – сегмента почвенного покрова со строением, выдержанным относительно соседних участков, и площадью наблюдения, достаточной для оценки конфигурации и взаимоотношения почвенных горизонтов (Soil Survey Staff, 1999). *Эпипедон* – диагностический поверхностный горизонт, относительно тонкий, рыхлый, обогащенный органическим веществом, насыщенный водой в течение некоторой части года. В верхнемосковских палеопочвах верхние глинистые горизонты состоят, как правило, из двух слоев: нижнего, представляющего собой автохтонный эпипедон, и верхнего, являющегося педогенизированным континентальным осадком. Последний во многих случаях представляет собой *плайю* – осадок мелких эфемерных водоемов (Kabanov et al., 2010). Геологический термин *стратиграфическое несогласие (перерыв)* относится к прослеживаемым в осадочных толщах поверхностям, которые образуются при падении базиса эрозии и смены осадконакопления эрозией. Если базис эрозии падает ниже поверхности осадконакопления, образуется субэзральный перерыв. Такие несогласия формируются при падении уровня моря в мелководно-морских осадочных бассейнах или при снижении уровня грунтовых вод во внутриконтинентальных обстановках. Палеопочва на несогласии может быть частично или полностью удалена размывом. *Вадозная зона* – геологический термин, описывающий особую зону диагенеза, расположенную в осадочной толще выше уровня грунтовых вод. Для вадозной зоны характерно развитие почв и *карста*. Последний является суммой микро- и макроформ растворения карбонатных, сульфатных и соляных толщ. Наиболее интенсивное карстование происходит в вадозной зоне и вдоль уровня грунтовых вод. Ниже последнего расположена *пресноводная фреатическая зона* диагенеза (Longman, 1980).

МЕТОДЫ

Метаморфизм и существенные диагенетические изменения и литификация древних почв требуют применения специальных подходов к их исследованию, которые отличаются от стандартных методов почвоведения и более схожи с геохимией. Многие палеопочвы прошлых геологических эпох в настоящее время литифицированы и поддаются изучению с использованием петрографических методов, рентгеновской дифракции, электронного микроанализа, валового химического анализа и изотопных методов. В настоящей работе исследование свойств твердой фазы иско-

паемых почв карбона выполнено с использованием следующих методов. Проанализированы валовые образцы из профилей палеопочв и их илистые фракции (<2 мкм). Илистая фракция выделялась из «нерастворимого остатка», полученного после удаления карбонатов с использованием 2М раствора уксусной кислоты, забуференного 1М раствором ацетата натрия (рН 5). Минералогический состав образцов изучен методом рентгеновской дифрактометрии (ДРОН-3, Си-излучение) и ИК-спектроскопии (Spercord M-80, КВг-техника). Определение химического состава палеопочв выполнено с применением рентген – флуоресцентного анализатора «Спектроскан МАКС-GV». Состояние соединений железа изучено с помощью комплекса магнитных методов. Микроморфология поверхности кварцевых зерен изучалась с использованием растрового электронного микроскопа. Особенности микроморфологического строения толщи изучены в шлифах с применением методов оптической микроскопии. Изучено соотношение стабильных изотопов $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ карбонатов. Содержание и свойства органического вещества изучено по методу Пономаревой-Плотниковой. Структурно-функциональные параметры органического вещества изучены с использованием ИК- и твердофазной ^{13}C ЯМР спектроскопии (спектрометр ЯМР-AVANCE-II NMR 400, BRUKER).

«МЕЛКИЕ» КАМЕННОУГОЛЬНЫЕ НЕСОГЛАСИЯ ЮЖНОГО КРЫЛА МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ

Разрез карбона южного крыла Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала сложен преимущественно мелководно-морскими эпиконтинентальными карбонатными толщами. Два главных несогласия приходятся на позднеурнейско-ранневизейский и позднесерпуховско-башкирский интервалы осадочной летописи (рис. 1). Данные несогласия, представленные глубокими (до 100 м и более) вложенными долинами, корами выветривания и карстовыми системами, прослеживаются в меняющихся объемах в абсолютном большинстве осадочных бассейнов Восточно-Европейской платформы. Кроме того, осадочные толщи содержат многочисленные субаэральные перерывы малой продолжительности (<1 млн. л.). Последовательность таких стратиграфических несогласий в наибольших деталях известна для поздневизейско-серпуховского (Осипова, Бельская, 1965; Кабанов, 2004; Гибшман и др., 2009) и позднемосковского интервалов (Kabanov, 2003; Кабанов, 2005; Kabanov et al., 2010), причем верхнемосковские несогласия для удобства описания и прослеживания получили собственные названия (Kabanov, 2003). Морфология и микроморфология верхнемосковских палеопочв подробно рассматривается в ряде работ (Kabanov, 2003; Кузнецова и др., 2004; Кабанов, 2005; Kabanov et al., 2010). Сведения по строению поздне-

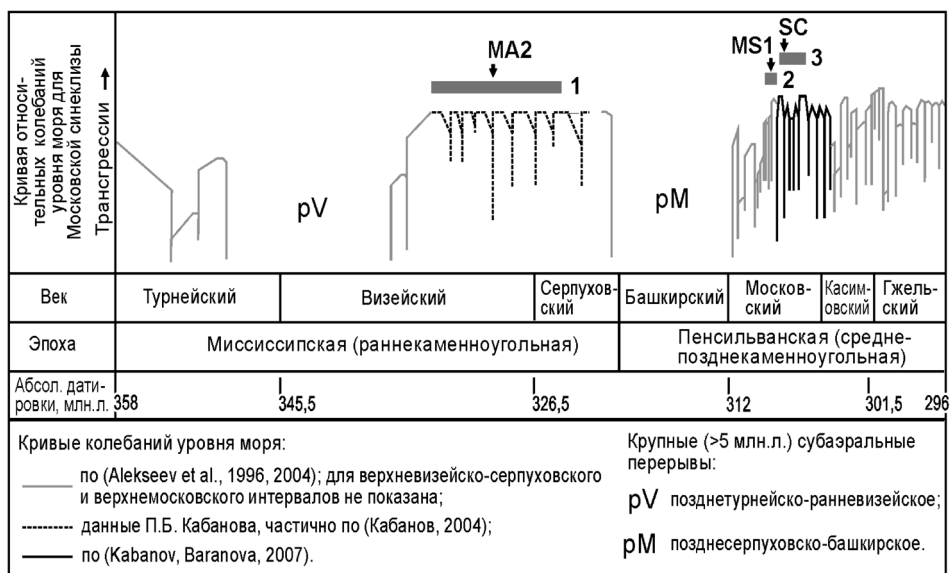


Рис. 1. Кривая относительных колебаний уровня моря для карбона Московской синеклизы. «Мелкие» субаэральные перерывы на данной схеме не развернуты во времени. Серыми брусками показаны стратиграфические интервалы разрезов Малиновка (1), Малый Студенец (2) и Горы (3). Палеопочвы/несогласия: MA2 – сложное несогласие в кровле михайловского горизонта, Малиновка; MS1 – в кровле лопасненской свиты, Малый Студенец; SC – сенницеручейское несогласие, Горы.

визейских и серпуховских палеопочв можно найти в работах (Кабанов, 2004; Гибшман и др., 2009).

Авторами выполнено полевое изучение карбоновых разрезов Московской, Тульской, Владимирской и Рязанской областей. Описаны и опробованы палеопочвы и палеокарсты, с последующими биостратиграфическими и микрофаціальными, микроморфологическими, минералогическими и геохимическими исследованиями. Последовательность отобранных профилей субаэральные перерывы включает гжельский ярус – 1 уровень; касимовский ярус – 2 уровня; подольский и мячковский подъярусы московского яруса – 8 уровней; каширский подъярус московского яруса – 3 уровня; серпуховский ярус – 2 уровня; окский надгоризонт визейского яруса – 5 уровней. Таким образом, на сегодняшний день исследованы отложения карбона в интервале (310–340 млн. лет). Представляем описание части отобранных палеопочв.

ОПИСАНИЕ ПАЛЕОПОЧВ

Сложное несогласие в кровле михайловского горизонта

Сложное несогласие в кровле михайловского горизонта обнажается в многочисленных карьерах к северу от Тулы. Детальное опробование проводилось в разрезе Малиновка, где данное несогласие развито в стратиграфических слоях 18 и 19 (Gibshman et al., 2009). Общая характеристика, составленная, прежде всего, по наблюдениям в разрезах Новогуровский, Малиновка и Холм. Кровля михайловских известняков интенсивно закарстована (рис. 2а) – она ячеистая, иногда брекчиевая и валунная, присутствуют характерные для семи-гумидного климата мелкие поверхностные формы карстового рельефа, желоба растворения (Esteban, Klappa, 1983). Вся толща известняка пронизана мелкими полостями растворения, которые в большой степени залечены спаритовым или микритовым цементом, в меньшей степени пустуют. Понижения кровли закарстованного известняка и приповерхностные каверны выстланы желтой липкой глиной, вдоль полостей растворения в верхней части профиля встречаются скопления мелких (до 2 мм) корневых каналов. Такие ризогенные зоны окружены ореолами облаковидного черного микрит-микроспарита (гипокутанами), замещающими биокластовую структуру известняка (рис. 2з). Некоторые каверны содержат выстилки микрослоистого темно-серого мергеля, очевидно вмытого из вышележащего «черного слоя». На после-михайловском палеокарсте несогласно залегает слой черного «стигмаринового мергеля» (рис. 2а, д), мощность которого колеблется в зависимости от рельефа подстилающей карстовой поверхности, выклиниваясь над возвышениями и раздуваясь до 2.5 м над депрессиями. Этот слой, содержащий лишь единичные обломанные остатки нормально-морских фоссилий (продуктид и т. д.), густо пронизан стигмариями и их аппендиксами (рис. 2д). В шлифах устанавливается структура мадстоуна и следы многофазового брекчирования осадка, связанного с проникновением корней и/или эфемерными (сезонными?) осушками (рис. 2е). Полностью отсутствуют известковые водоросли и фораминиферы, слагающие морские известняки выше и ниже. Встречаются тонкораковинные остракоды и неопределенные микрофоссилии. В кровле «черного слоя» наблюдается тонкая (1–3 см) прослойка серого мергеля (слой 5А на рис. 2б), в которой появляется морской скелетный материал, указывая на согласную границу с веневскими известняками. «Черный слой», вероятно, представляет собой фацию болотного карбоната (palustrine carbonate: Platt, Wright, 1992). Болотная низменность, очевидно, установилась на данной территории при подтоплении, вызванном подъемом базиса эрозии в начале веневской трансгрессии.

Ниже дано детализированное (рис. 2б) описание опробованного профиля в разрезе Малиновка (рис. 2а, б), координаты 54°18.516'С, 37°20.014

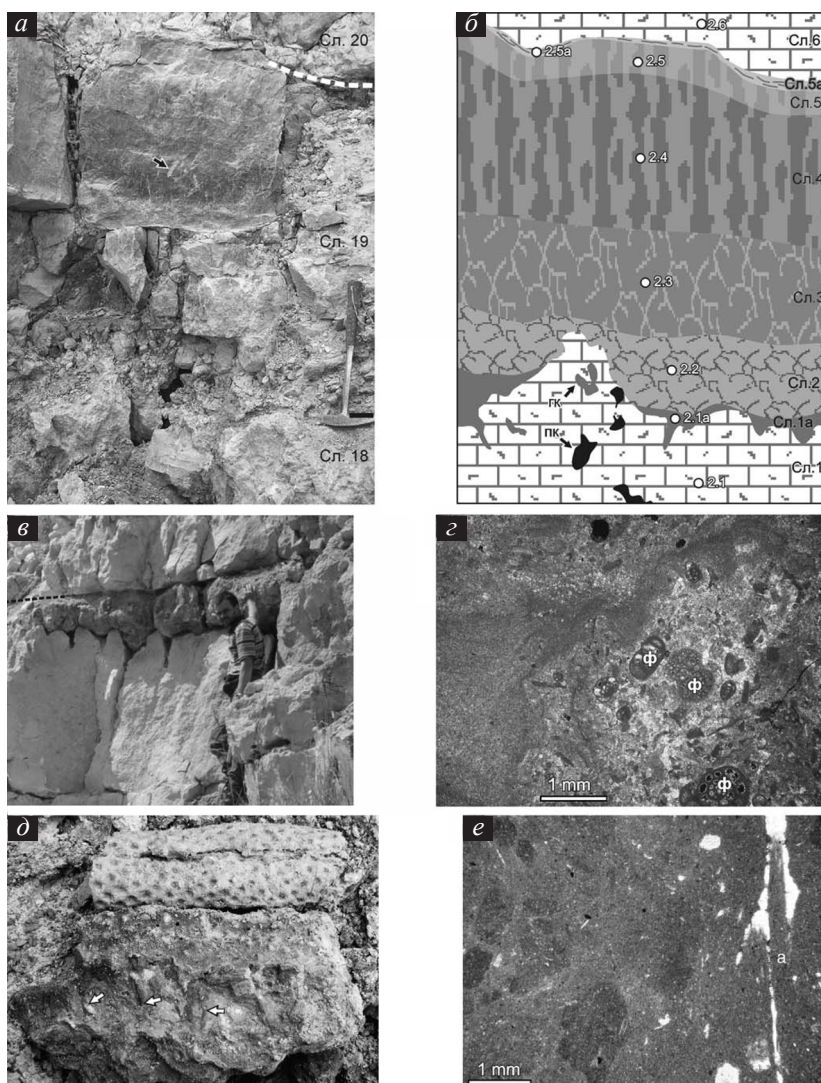


Рис. 2. Сложное несогласие в кровле михайловского горизонта, разрезы Малиновка (а, б) и Новогуровский (в–е); поверхность веневской морской трансгрессии на (а) и (в) показана пунктиром; а – профиль отбора образцов, стрелка показывает наклонную нору, справа общие слои по (Gibshman et al., 2009) (ручка молотка 41 см); б – схематическая прорисовка (а) с уровнями отбора образцов; справа детализированные слои отбора; (пк) пустые каверны, (гк) приповерхностные каверны, заполненные желтой глиной слоя 1а; в – палеокарст с пустыми желобами растворения в кровле михайловского известняка (сл. 16), перекрытый темным стигмариевым мергелем (сл. 17); г – облаковидный микрит-микроспарит, замещающий биокластовый грейнстоун, область развития черных пятен в закарстованной кровле слоя 16; (ф) фораминиферы, относящиеся к первичной структуре известняка; шлиф, скрещ. ник.; д – стигмария из слоя 17 и ее отпечаток с отходящими аппендиксами (стрелки); е – сингенетически брекчированный стигмариевый мадстоун, слой 17; (а) аппендикс стигмарииды; шлиф, паралл. ник.

В. Слой 6: известняк светло-серый до белого, биокластовый, мягкий, с желваками цементации – подошва веневского горизонта. Слой 5a: мергель темно-коричневый, сланцеватый, залегает линзами мощностью до 3 см. Слой 5: Мергель серый со структурой мадстоун, плитчатый, сингенетически брекчированный, со стигмариями; многие трещины и трубчатые пустоты заполнены коричневым биокластовым карбонатом из подошвы слоя 6; мощность 0.15–0.2 м. Слой 4: Мергель твердый, темно-серый, плотный, со стигмариями, но помимо стигмариий имеются наклонные трубчатые структуры до 1 см в диаметре, заполненные более светлым материалом (рис. 2a) – возможно ходы беспозвоночных; частично сохраняется горизонтальная осадочная слоистость; редкие каверны неправильной формы, заполненные рыхлым мелкозернистым карбонатом; мощность 0.5 м. Слой 3: Известняк, в верхней трети слоя осветленный, пятнистый, сингенетически брекчированный, с ходами, похожими на Chondrites, со скоплениями остракод и гастропод, с единичными обломками толстостенных брахиопод; в слое содержится несколько поверхностей перерывов; в нижней части слоя сохраняется осадочная слоистость; мощность 0.4 м. Слой 2: Мергель темно-серый, сингенетически брекчированный, пронизан многочисленными субвертикальными каналами диаметром до 0.5 см, с охристыми стенками; в каналах трубчатые структуры с продольными септами, определяемые как аппендиксы стигмариий; скопления мелких гастропод и остракод; мощность 0.2 м. Слой 1a: Глина липкая, желтого цвета, заполняет карстовые карманы в кровле михайловского известняка и содержит остаточные фрагменты известняка коррозионной, лапчатой формы; мощность 0–0.15 м. Слой 1: Известняк брекчированный, закарстованный, с пятнами плотной цементации, в которых просматривается первичная структура пакстоуна-грейнстоуна биокластового; между пятнами цементации структуры развиты губчатые зоны развития каналов и каверн растворения, а также пятна мелоподобного карбоната.

Палеопочва в кровле лопасненской свиты

Для изучения данной палеопочвы, развитой в кровле лопасненской свиты каширского подъяруса московского яруса, был выбран палеопедон в разрезе Малый Студенец, координаты C54°12,552', B41°54,309'. Описание снизу вверх, с привязкой к стратиграфическим слоям опубликовано в статье П.Б. Кабанова (2005). Слой 3: Известняк массивный, микропористый; грейнстоуны-пакстоуны биокластовые, с обломками брахиопод. Граница слоев 3 и 4 отбивается горизонтом черных кремней (рис. 3a). Мощность 0.65–0.75 м. Слой 4: Известняк пористый, со структурой грейнстоуна мелкозернистого. Субэзральные изменения выражены мелкими прожилками коричневатого микритового калькрета и ассоциирующими ризокрециями (рис. 3б, в), Местами присутствует пресноводный друзовый цемент (рис. 3г).

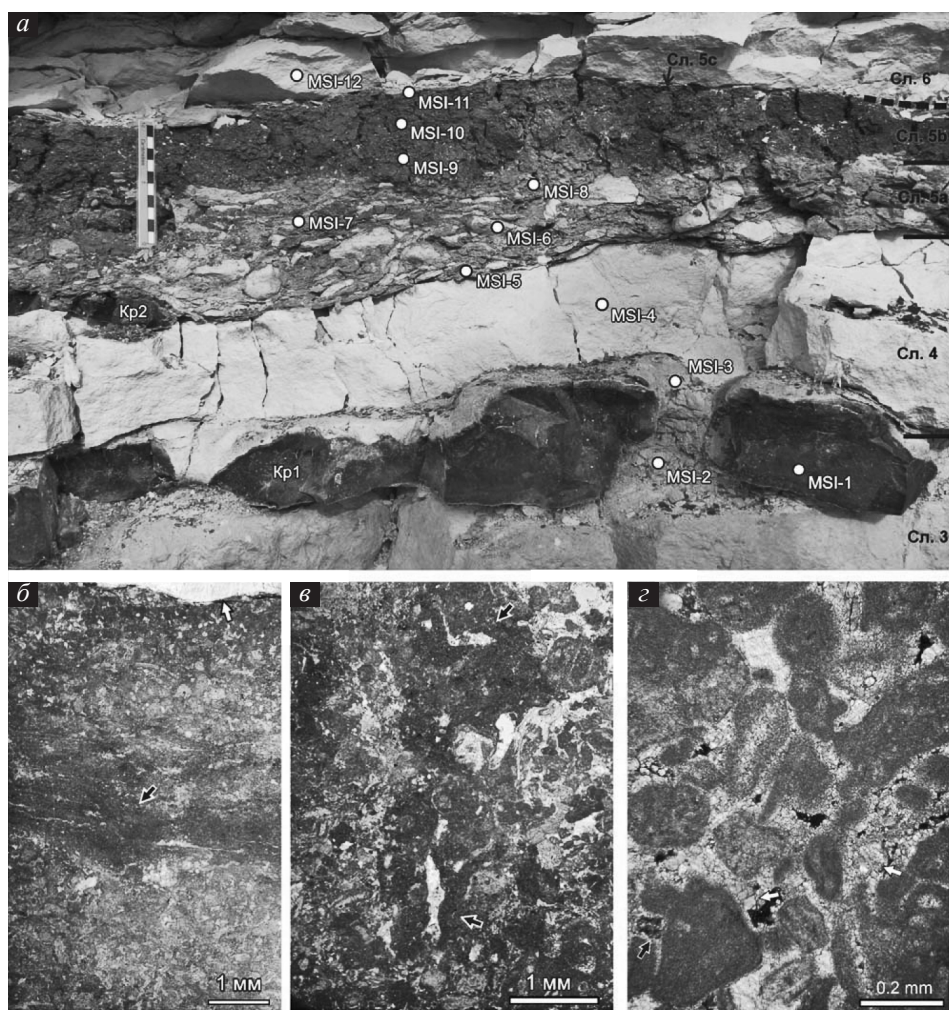


Рис. 3. Палеопедон MS1, Малый Студенец: *а* – общий вид и уровни отбора образцов, с правого края дана разбивка на стратиграфические слои, пунктир – поверхность смедвинской трансгрессии, Кр1 – нижний кремнистый горизонт, Кр2 – верхний кремнистый горизонт (линейка 10 см); *б–г* – субаэральные образования в слоях 3 и 4 в шлифах: *б* – прожилок коричневого микритового калькрета (черная стрелка) под кровлей слоя 4 (белая стрелка); *в* – ризокреция с толстыми микритовыми стенками (черные стрелки) в пакстоуне слоя 3, 0.25 м ниже кровли слоя 4; *г* – вадозный друзовый цемент (белые стрелки) в межзерновом пространстве грейнстоуна, 0.1 м ниже кровли слоя 4; тонкие каемки предшествующего мелководно-морского крустификационного цемента показаны черной стрелкой; николи скрещены.

Калькредовые прожилки проникают также и в слой 3. Наибольшее развитие калькредовых прожилков наблюдается в кровле слоя 4 (рис. 3б). Признаки вадозного растворения развиты крайне слабо, в виде мелких (<1 мм) и нечастых ваговых пор. Макроскопические полости растворения не наблюдались. В кровле слоя обнаруживается второй горизонт черных кремней, более мелких и более разреженных (рис. 3а). Мощность 0.1–0.2 м. Местами нижний горизонт кремней не прослеживается или сливается с верхним горизонтом кремней (рис. 3а), поэтому слой 4 не отделяется от слоя 3. Слой 5а: Остаточная брекчия известняка с обильным глинистым матриксом светло-коричневого, слегка оливкового цвета. Глина между фрагментами известняка спрессованная, листоватая. Обильные прожилки карбоната местами придают глинистому матриксу структуру опесчаненного суглинка. Верхняя граница слоя резкая, ровная. Мощность 0.04–0.1 м. Слой 5б: Глина серая с оливковым оттенком, зернистая, с угловатой отдельностью. В слое наблюдаются чередование выдержанных горизонтальных полос сизоватого (мощность около 1 см) и охристого (2–5 см) оттенков. На нижней границе глинистый материал включает крошку известняка гравийной размерности. Слой 5с: Линзы мергеля биокластового, сланцеватого, светлосалатового цвета мощностью до 0.04 м. Нижняя граница резкая, ровная. Слой 6: Известняк белый, слабоглинистый, с линзоидной отдельностью, с редкими желваками черного кремня. Мощность до 0.1 м. Выше залегают известняки доломитистые и доломиты смедвинской свиты каширского подъяруса.

Сенницеручейская палеопочва

Сенницеручейская палеопочва в кровле васькинской свиты московского яруса в разрезе Горы подробно описана в ряде работ (Демкин и др., 2007; Алексеева и др., 2009; Kabanov et al., 2010). В настоящей работе приводятся дополненная минералогическая и геохимическая характеристика, а также данные по органическому веществу палеопочв.

Так называемая «сенницеручейская палеопочва» из разреза «Горы», развитая в кровле васькинской свиты подольского горизонта московского яруса верхнего карбона. Данная ископаемая почва была также прослежена еще в двух разрезах – «Акатьево» и «Приокский».

Морфологически профиль субаэральной экспозиции представляет собой толщу раскарстованного известняка, перекрытую плотными зеленовато-серыми суглинками с включениями известняка – «глинистым чехлом». Он состоит в нижней части из глубоковыветрелой окаربоначенной палеопочвы (слой T_i), внешне напоминающей «рендзины» или «кальциевые литосоли». Слой T_i перекрыт глинистыми континентальными осадками (T_s). В свою очередь, T_s перекрыт трансгрессивными тихоходными микрозернистыми известняками горской свиты. Слой T_s , скорее всего, представляет собой осадок эфемерных континентальных озер.

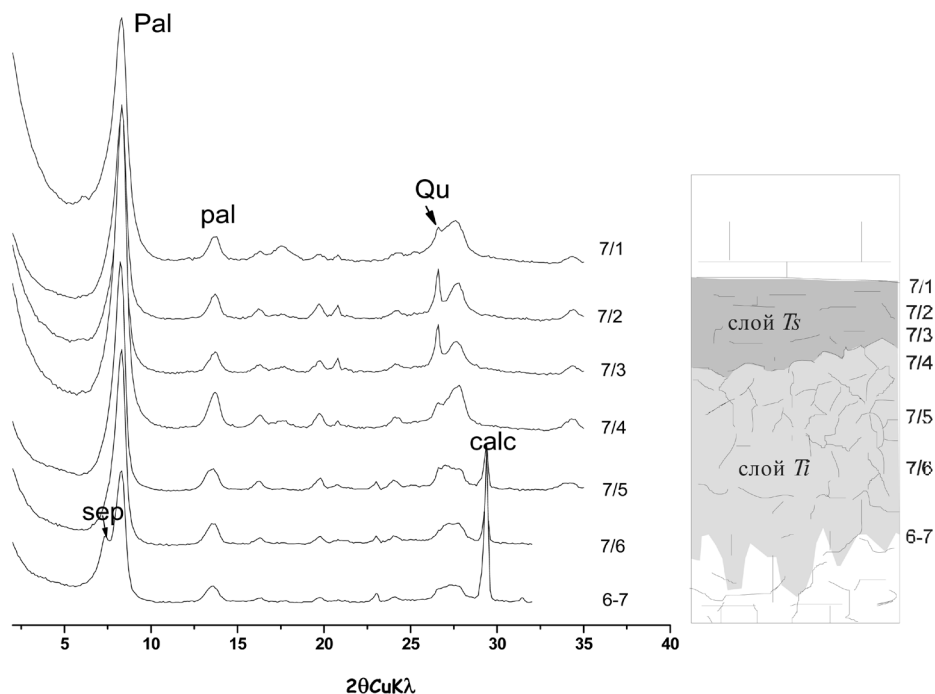


Рис. 4. Рентгендифрактограммы илистой фракции (<2 мкм) материала из разреза «Горы»; условные обозначения: Pal – палыгорскит; Sep – сепиолит, Qu – кварц; calc – кальцит.

Полученный нами комплекс экспериментальных данных позволил заключить, что нижняя часть профиля субэзральной экспозиции представляет собой глубоковыветрелую окарбоначенную палеопочву, внешне напоминающую «рендзины» или «кальцевые литосоли». Перекрывающие ее глинистые осадки имеют континентальное происхождение и, скорее всего, представляют собой отложения эфемерных континентальных озер. В минералогическом составе илистой фракции образцов из обеих частей профиля преобладающей фазой является магнезиальный ленточный силикат – палыгорскит $\text{Si}_8(\text{Mg}_2\text{Al}_2)\text{O}_{20}(\text{OH})_2(\text{OH}_2)_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$. Ископаемая палеопочва дополнительно содержит высокомагнезиальный ленточный силикат – сепиолит, тонкодисперсный вторичный кальцит (микрит) и гипс (рис. 4). Наличие сепиолита и отсутствие терригенных минералов в пределах данного слоя свидетельствуют в пользу аутигенного генезиса минералов, а наличие гипса – о гиперсолёных условиях синтеза. Изотопный состав микрита ($\delta^{13}\text{C} = 4.59 \pm 0.3 \text{ ‰}$) показал, что эти карбонаты сформировались при участии процессов фотосинтеза. Отложения глинистого чехла помимо палыгорскита, содержат кварц и небольшую примесь хлорита, что свидетельствует в пользу его терригенного происхождения. Палыгорскит – сепио-

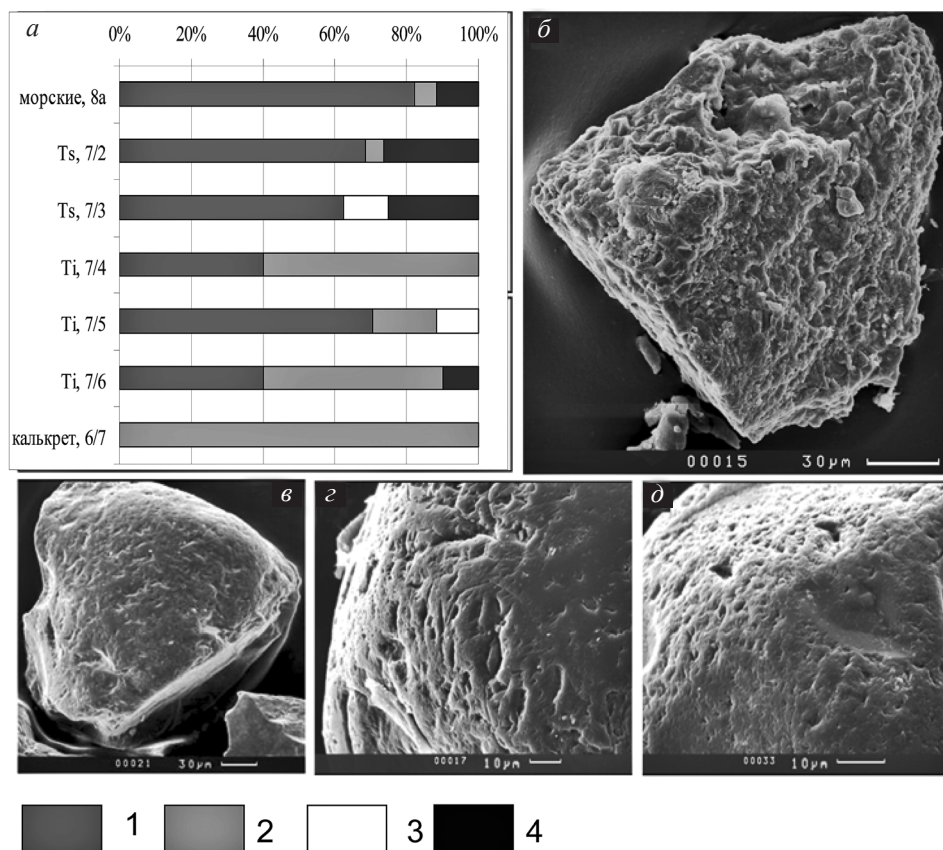


Рис. 5. Содержание кварцевых зерен различных микроморфологических групп в разрезе «Горы»: 1 – зерна, высвободившиеся из обломков коренных пород (в); 2 – зерна с чертами водного переноса (г); 3 – зерна с чертами ветрового переноса (д); 4 – зерна, сильно преобразованные процессами химического выветривания (б).

литовые глины – достаточно редкие отложения, встречающиеся начиная с девона, но шире распространенные в отложениях третичного времени. Эти глины представляют дополнительный интерес для исследователей, поскольку формируются в специфических условиях: щелочной pH, высокая активность Si и Mg. По сравнению с палыгорскитом, который синтезируется при pH 7.7–8.5 и достаточной концентрации подвижного Al, сепиолит осаждается при более щелочных pH (8.5–9.5). Данные минералы являются индикаторами аридного литогенеза. При повышении гумидности климата палыгорскит трансформируется в смектит.

Строение сенницеручейского профиля в разрезе «Горы» показало, что поверхность древней суши залегает над толщей известняков, практически не содержащих терригенного материала. В отложениях предположитель-

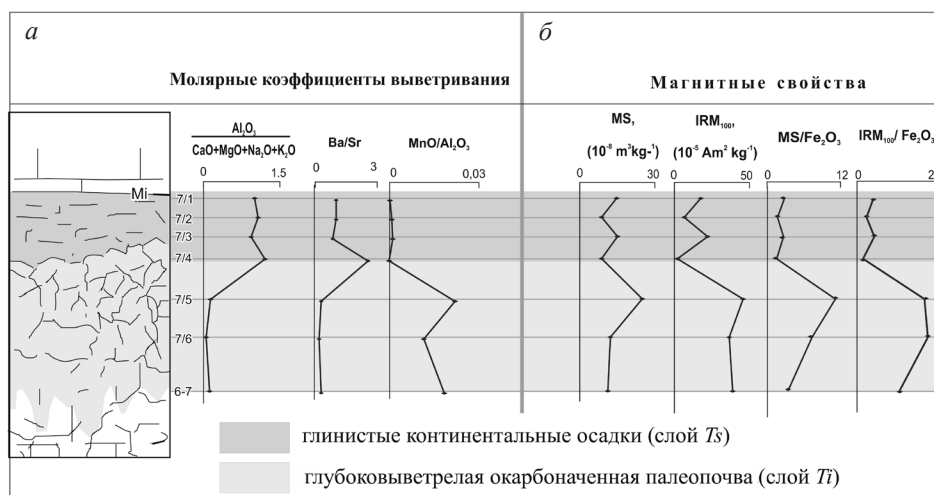


Рис. 6. *a* – распределение некоторых элементов по профилю (разрез «Горы»), фракция <2 мкм; *b* – магнитные характеристики, фракция <2 мкм.

но древней континентальной поверхности в том или ином количестве наблюдается присутствие терригенного материала, представленного зернами кварца четырех основных типов. Нами выделяются зерна кварца без следов транспортировки в водном потоке, со следами водного и эолового транспорта, сильно измененные процессами химического выветривания (рис. 5). На подавляющем большинстве зерен отмечаются следы интенсивного эпигенетического преобразования, представленного элементами растворения и осаждения кремнезема, а также осаждения палыгорскита, что свидетельствует о щелочных застойных условиях осадкообразования. Предполагается, что в континентальный этап развития данной территории происходил привнос терригенного материала, возможно, в лагунные обстановки.

По магнитным свойствам изученную толщу можно охарактеризовать как слабомагнитную (рис. 6). В илистой фракции толщи палеопочвы фиксируется обогащение соединениями железа, представленными ферромагнитной фазой (магнетитом или маггемитом), по магнитным параметрам близкой к «почвенным магнетитам» (Maher, Thompson, 1999). При этом следует отметить, что в горизонтах палеопочвы существенно ниже содержание Fe по сравнению с перекрывающим глинистым слоем. Однако в палеопочве отмечается максимум магнитной восприимчивости (MS) и намагниченности насыщения SIRM. Особенно ярко указанный факт выделяется при нормировании магнитных показателей по содержанию железа (MS/Fe_2O_3 ; IRM_{100}/Fe_2O_3 , где IRM_{100} – намагниченность насыщения в полях до 100 мТ, отражающая концентрацию ферромагнитного материала). Это может свидетельствовать о преобладании окислительных обста-

новок с периодами увлажнения. В то же время содержание гематита (гетита) изменяется незначительно. Наблюдается профильное распределение параметра $\text{HIRM}_{100} \text{ mT}$ (остаточная намагниченность), позволяющего оценить содержание гематита (гетита) в профиле палеопочвы. Аналогичное профильное распределение оксидов железа характерно для современных и погребенных четвертичных палеопочв аридных областей (Алексеев и др., 2003; Maher et al., 2003; Alekseeva et al., 2007).

Отмечается существенное различие в содержании CaO , Fe_2O_3 , MgO , S , MnO для толщи палеопочвы и вышележающих слоев глинистого чехла предположительно переотложенной толщи, что связано с различиями в минералогическом составе и возможными процессами почвообразования. Плавные профильные изменения показателей молярных коэффициентов выветривания характерны для палеопочвы, тогда как в слоях переотложенной толщи субэкральной экспозиции в связи с неоднородностью и наличием приноса терригенного материала наблюдается более резкие вариации в коэффициентах выветривания. В палеопочве отмечается существенное увеличение соотношения Mn/Al , используемого как индикатор почвообразования (Vlag et al., 2004). Увеличение концентрации MnO в этих горизонтах может объясняться активизацией биологической активности. Кроме того, Mn^{2+} становится подвижным в восстановительных условиях и выпадает в виде гидроксидов в окислительных условиях. Таким образом, обогащение толщи оксидами железа и марганца дает возможность предположить существование циклов растворения/осаждения, а в случае почв – периодического увлажнения/иссушения.

Литификация, диагенез и метаморфизм уничтожают большинство диагностических свойств ископаемых почв, в первую очередь это касается органического вещества. Известно, что для четвертичных палеопочв потери органического углерода (ОС) могут составлять до 70 % уже за первые сотни лет погребения (Демкин и др., 2007). В более древних ископаемых почвах ОС, как правило, полностью минерализуется. Его бывшее присутствие обычно фиксируется по микростроению, наличию карбонатных микро- и макроструктур (следы корней, копролиты и т. д.), педогенных карбонатов, а также характерной ассоциации минералов и пирита, образованного при гидроморфизме гумуса (Wright, 1994). В связи с этим обнаружение нами органо-минерального комплекса в палыгорскитовой ископаемой почве московского яруса карбона представляет особый интерес.

Впервые для дочетвертичных почв нами инструментально обнаружены и охарактеризованы ископаемые органо-минеральные соединения, сформированные в условиях наземной аридной экосистемы верхнего карбона. Они являются древнейшими из описанных в литературе (Алексеева и др., 2009). Беспрецедентная устойчивость ископаемых органо-минеральных комплексов, по нашему мнению, обусловлена формированием прочных

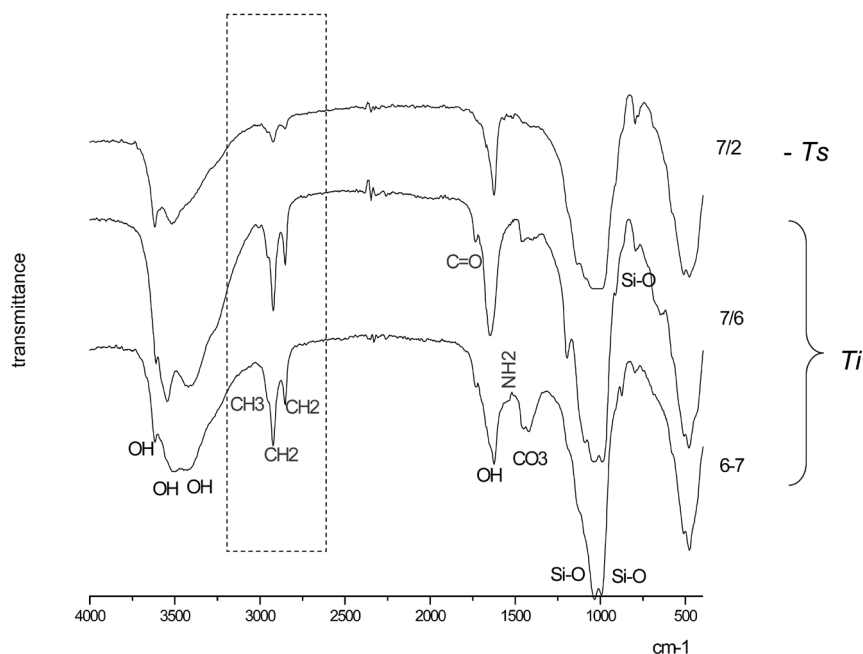


Рис. 7. ИК-спектры илистой фракции, выделенной из нерастворимого в ацетатном буфере остатка образцов 7/6 и 7/2, разрез «Горы».

ковалентных связей органических молекул с решеткой палыгорскита. Инструментальные параметры гумусовых веществ (ИК- и ЯМР-спектры) практически идентичны таковым для плейстоценовых, голоценовых почв и других современных экосистем (Орлов, Осипова, 1988; Дергачева и др., 2000; Sierra et al., 2005). Полученные спектры без сомнения несут черты происхождения из высших растений (Kogel-Knabner, 2002).

Содержание ОС в илистой фракции образцов ископаемой почвы составляет 1.1–1.5 %, что сравнимо с современными аридными почвами. Изучение фракционного состава гумусовых веществ показало, что почва характеризуется гуматно-фульватным типом гумуса (величина отношения гуминовые/фульвокислоты составляет 0.55–0.83). В органо-минеральном комплексе ископаемой почвы преобладают III фракции гуминовых веществ (прочносвязанный гумус). Содержание гуминовых кислот этой фракции составляет 21–22 % от ОС, фульвокислот 27–37 %. Вторая особенность гумуса – это отсутствие фракции II, связанной с обменным кальцием. 42–50 % от ОС находится в форме негидролизующего остатка (или гумина).

ИК-спектры илистых фракций образцов ископаемой почвы показали, что основные полосы поглощения на спектрах принадлежат палыгорскиту. Помимо этого спектры дополнительно содержат линии, которые принадлежат гуминовым веществам, а именно алифатическим группам CH_3 и CH_2 (рис. 7).

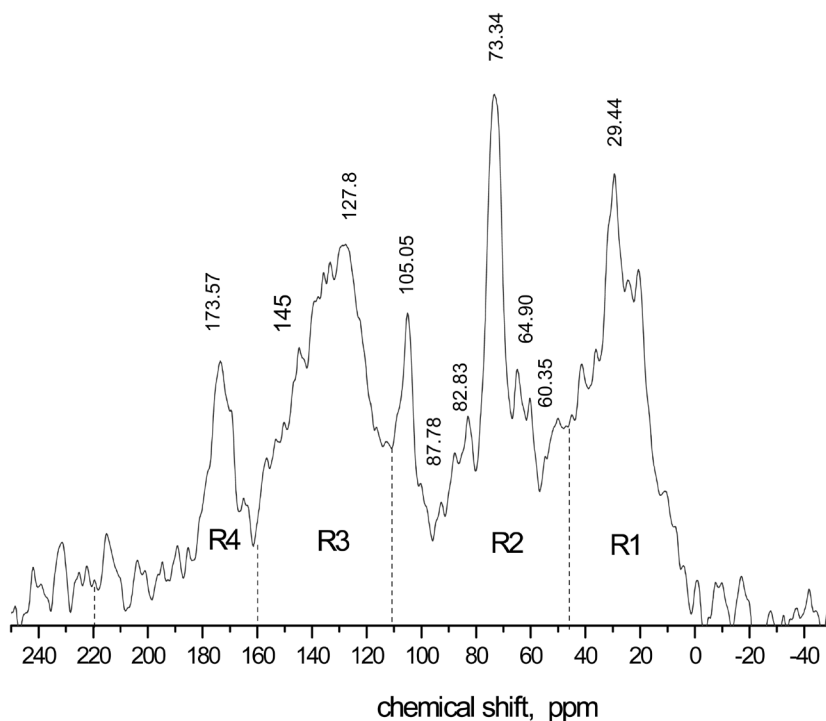


Рис. 8. ^{13}C ЯМР-спектры палеопочвы карбона из разреза «Горы» (илистая фракция, выделенная из нерастворимого в ацетатном буфере остатка).

ИК-спектры выделенных гуминовых кислот содержат множественные полосы поглощения, принадлежащие органическим компонентам: 3072 (C-H ароматический), 2941 (CH_2), 2861 (CH_2 , CH_3), 1717 (C=O), 1542 (амид II), 1463 (C-H), 1372-1395 (соли карбоксильных кислот), 1269 (C-O эфиров), 1115 (ОН спиртов), 1052 (C-O полисахаридов) cm^{-1} .

^{13}C -ЯМР спектр илистой фракции образца из ископаемой палеопочвы приведен на рис. 8. Для улучшения разрешения спектра парамагнитная составляющая образца была удалена трехкратной обработкой 10 % HF. Данная обработка существенно увеличивает концентрацию ОС (Kogel-Knabner, 1997). Полученный спектр характеризуется наличием 5 пиков хорошего разрешения: 29 ppm (алифатические цепи), 73 и 105 ppm (О-замещенные алкильные группы); 128 ppm (ароматический C); 174 ppm (карбонилы) (Malcolm, 1990). Очень интенсивные пики 73 и 105 ppm, а также слабые пики 65 и 80–90 ppm мы склонны отнести к полисахаридам (Kogel-Knabner, 1997, 2002). Можно сказать, что углерод ископаемого органо-минерального комплекса содержит ароматический, алифатический углерод и углерод полисахаридов в равных пропорциях (29: 29: 27 %); ароматичность: $\text{R3}/(\text{R1}+\text{R2})=34\%$ (рис. 8).

Аналогичный набор минералогических и спектроскопических данных получен нами и для других изученных палеопочв верхнего карбона. Детальное изучение гумусовой составляющей органо-минерального комплекса ископаемых почв наряду со спецификой их минералогического состава позволило осуществить реконструкцию палеоландшафтных условий формирования изученных палеопочв и высказать предположение о характере наземных экосистем верхнего карбона центральных районов Европейской России (Алексеева и др., 2009; Kabanov et al., 2010). Палыгорскитовый состав описываемой палеопочвы и наличие в ее нижней части гипса позволяет сделать вывод, что величина годовых осадков была ниже 300 мм/год, а величина pH находилась в интервале 6–9 (Перельман, 1950; Singer, 1989; Khormali, Abtahi, 2003). Гумус описываемой палеопочвы сходен с гумусом серо-бурых карбонатных пустынных почв (Лобова, 1960) по преобладанию фульвокислот, фракций, связанных с минералами (фракция III), глубокой минерализации растительных остатков и высокому содержанию гуминов. Эти черты позволяют высказать предположение, что данная территория была заселена пустынным типом растительности.

Характеристики органо-минеральных комплексов изученных палеопочв свидетельствуют, что содержание и состав сохранившегося органического вещества определяются в большей степени составом минеральной части органо-минерального комплекса. При смектитовом составе сохраняется до 0.5 % ОС, представленного в основном алифатическими группами (цепочками). При палыгорскитовом составе сохраняется до 1.5 % ОС и более, в составе которого наблюдается алифатическая, ароматическая составляющие, углеводы, амиды и другие структурные компоненты. Все изученные ископаемые почвы карбона Московской синеклизы щелочные, богатые Mg, карбонатные (с педогенными карбонатами или без них). Климат в карбоне на данной территории был теплый, сезонный, преимущественно полуаридный.

Исследования проводились при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» и грантов РФФИ 07-05-00737, 07-04-01302 и 08-04-01552.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т.В., Кabanов П.Б., Золотарева Б.Н., Алексеев А.О., Алексеева В.А. 2009. Гуминовые вещества в составе палыгорскитового органо-минерального комплекса из ископаемой почвы верхнего карбона Южного Подмосковья // ДАН. Т. 425. № 2. С. 265–270. 2003
- Алексеев А.О., Алексеева Т.В., Махер Б.А. 2003. Магнитные свойства и минералогия соединений железа степных почв // Почвоведение. № 1. С. 62–74.

- Демкин В.А., Гугалинская Л.А., Алексеев А.О. и др. 2007. Палеопочвы как индикаторы эволюции биосферы / Ред. В.Н. Кудеяров. М.: НИА. Природа, фонд «Инфосфера». 282 с.
- Дергачева, М.И., Вакушевич, Н.В., Гранина Н.И., 2000. Гумус и голоцен-плиоценовое почвообразование в Предбайкалье. Новосибирск: изд-во СО РАН. 204 с.
- Кабанов П.Б. 2004. Стратотип серпуховского яруса в карьере Заборье (Подмосковье). Ч. 2. Профили субаэральной экспозиции и цикличность // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 12. № 3. С. 253–261.
- Кабанов П.Б. 2005. Следы наземной биоты в палеопочвах верхнемосковского подъяруса центра и севера Европейской России // Палеонтол. журн. № 4. С. 33–45.
- Кузнецова А.М., Кузнецов П.В, Седов С.Н. и др. 2004. Погребенные палеопочвы нижнего и среднего карбона Подмосковья // Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвоведение. № 2. С. 22–30.
- Лобова Е. В. 1960. Почвы пустынной зоны СССР. М., АН. 362 с.
- Наугольных С.В. 2004. Палеопочвы перми и раннего триаса / Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Тр. ГИН РАН, вып 550. М.: Наука. С. 221–229.
- Орлов Д.С., Осипова Н.Н. 1988. Инфракрасные спектры почв и почвенных компонентов. М., МГУ. 1988. 90 с.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. 1965. О веневском горизонте южного крыла Подмосковского бассейна // Изв. ВУЗов. Геология и разведка. № 11. С. 33–44.
- Перельман А.И. 1950. ДАН СССР. Т. 71. № 3. С. 541–543.
- Пономарева В.В., Плотникова Т.А. 1980. Гумус и почвообразование. Л.: Наука, 221 с.
- Таргульян В.О., Горячкин С.В. 2008. Память почв: почва как память биосферно-геосферно-антропоферных взаимодействий / Таргульян В.О., Горячкин С.В. (ред.). М.: изд-во ЛКИ. С. 182–204.
- Чальшев В.И. 1978. Методика изучения ископаемых почв. М.: Недра. 72 с.
- Якименко Е.Ю., Таргульян В.О., Чумаков Н.М. и др. 2000. Палеопочвы в верхнепермских отложениях, река Сухона (бассейн Северной Двины) // Литология и полезные ископаемые. № 4. С. 376–390.
- Alekseeva T., Alekseev A., Maher B.A., Demkin V. 2007. Late Holocene climate reconstructions for the Russian steppe, based on mineralogical and magnetic properties of buried paleosols // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 249. P. 103–127.
- Alonso-Zarza A.M., Wright V.P. 2010. Calcretes // Alonso-Zarza A.M. and Tanner L.H. (eds.). Carbonates in Continental Settings / Developments in Sedimentology. V. 61. P. 225–268.
- Gibshman N.B., Kabanov P.B., Alekseev A.S. et al. 2009. Novogurovsky Quarry. Upper Visean and Serpukhovian / Alekseev A.S., Goreva N.V. (eds.). Type and reference Carboniferous sections in the south part of the Moscow Basin, Field trip guidebook, Moscow: Borissiak Paleontological Institute RAS. P. 13–44.
- DiMichele W.A., Hook R.W. (Rapporteurs). 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems /A.K. Behrensmeier, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, S.L. Wing (eds.). Terrestrial Ecosystems through Time. Univ. Chicago Press, Chicago. P. 204–325.

- Esteban M., Klappa C.F.* 1983. Subaerial Exposure environment / Scholle P.A., Bebout D.G., Moore C.H. (eds.). Carbonate Depositional Environments. Amer. Ass. Petrol. Geol. V. 33. P. 1–54.
- Kabanov P., Alekseeva T., Alekseev A., Alekseeva V., Gubin S.* 2010. Paleosols in Late Moscovian (Carboniferous) marine carbonates of East European Craton revealing «Great Calcimagnesian Plain» paleolandscapes // J. Sedimentary Res. V. 80. P. 195–215.
- Khormali F., Abtahi A.* 2003. Origin and distribution of clay minerals in calcareous arid and semi-arid soils of Fars Province, southern Iran // Clay Minerals. V. 38. P. 511–527.
- Kögel-Knabner I.* 1997. ^{13}C and ^{15}N NMR spectroscopy as a tool in soil organic matter research // Geoderma. V. 80. P. 243–270.
- Kögel-Knabner I.* 2002. A review on the macromolecular organic composition in plant and microbial residues as input to soil // Soil Biol. Biochem. V. 34. P. 139–162.
- Longman M.W.* 1980. Carbonate diagenetic textures from nearsurface diagenetic environments // Am. Ass. Petrol. Geol. Bull. V. 64. P. 461–487.
- Madejova J., Komadel P.* 2001. Baselines studies of clay minerals Society Source Clays: Infrared methods // Clays and Clay minerals. V. 49. P. 410–432.
- Maher B. A., Thompson R.* 1999. Quaternary Climates, Environments and Magnetism. Cambridge Univ. Press. 390 p.
- Maher B.A., Alekseev A., Alekseeva T.* 2003. Magnetic mineralogy of soils across the Russian steppe: climatic dependence of pedogenic magnetite formation // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 201. P. 321–341.
- Platt N.H., Wright V.P.* 1992. Palustrine carbonates and the Florida Everglades: Towards an exposure index for the fresh-water environment // J. Sedimentary Petrology. V. 62. P. 1058–1071.
- Retallack G.J.* 2001. Soils of the Past: an Introduction to Paleopedology. 2 ed., Blackwell, Oxford. 600 p.
- Sierra M.M.D., Giovanela M., Parlant E. et al.* 2005. Structural description of humic substances from subtropical coastal environments using elemental analysis, FT-IR and ^{13}C –solid state NMR data // J. Coastal Res., spec. Is. V. 42. P. 370–382.
- Singer A.* 1989. Palygorskite and sepiolite group minerals / Minerals in Soil Environment. J.B. Dixon, S.B. Weed (eds.). Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA. P. 829–872.
- Soil Survey Staff.* 1999. Soil Taxonomy: A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. 2 ed. Agriculture Handbook. № 436. 872 p.
- Vlag P. A., Kruiver P.P., Dekkers M.J.* 2004. Evaluating climate change by multivariate statistical techniques on magnetic and chemical properties of marine sediments (Azores region) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 212. P. 23–44.
- Wright V.P.* 1994. Paleosols in shallow marine carbonate sequences. Earth-Sci. Rev. V. 35. P. 367–395.

АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ГРИБОВ В СВЯЗИ С ОСВОЕНИЕМ НАЗЕМНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

И.Ю. Чернов, О.Е. Марфенина

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Факультет почвоведения

soilyeast@mail.ru

Эволюция грибов включала период освоения суши при переходе от водной среды к наземно-воздушной. В эволюции грибов выявлены 5 основных тенденций развития: от подвижных зооспор к неподвижным спорангиоспорам и конидиям; от эндогенного к экзогенному бесполому размножению; от обычных клеток к формированию покрытых толстыми оболочками, защищенных от воздействия окружающей среды структур; от простых перегородок в мицелии к сложным септам; от неразвитого мицелия к развитой системе мицелия, через формирование модульного строения колоний. В освоении наземной среды грибами прослеживаются три принципиально различных стратегии: активного приспособления, подчинения среде и избегания неблагоприятных условий.

Ключевые слова: грибы, адаптивные стратегии, освоение суши.

В современном понимании грибы – это довольно разнородная группа эукариотных организмов, отличающаяся от других эукариот, прежде всего, типом питания. Все грибы – гетеротрофы, что различает их с растениями, имеют осмотрофное питание, в отличие от голозойного питания животных и большинства протистов. Такой тип питания определяет важнейшие морфологические и физиологические особенности грибов: большинство грибов имеют мицелиальное строение таллома, многие способны питаться не только растворимыми низкомолекулярными соединениями, но и труднодоступными полимерами за счет выделения внеклеточных гидролитических ферментов.

Наряду с бактериями грибы являются основными редуцентами в современных наземных экосистемах, участвуя в процессах деструкции различных органических веществ. На вегетативной стадии развития мицелия, за счет роста гиф, колонизирующих твердые субстраты, выделения гифами различных экзометаболитов (органических кислот, ферментов и т. п.) и адсорбционного поглощения веществ из окружающей среды, грибами осуществляется разрушение минеральных и органических субстратов: горных пород, растительного опада, животных останков.

Особенно велика роль грибов, как деструкторов, в верхних горизонтах почв. Большинство современных грибов – наземные организмы, связанные с почвой, сухопутными растениями, растительными остатками. На долю грибов приходится большая часть микробной биомассы в почвах, где они имеют очень разнообразные функции. Они активно разлагают органические вещества: это основные деструкторы целлюлозы, почти единственные деструкторы лигнина. Грибы участвуют в трансформации минеральных элементов N, P, K, S и др., могут активно разрушать минералы. Велика роль грибов в гумусообразовании, за счет сходства строения грибных меланинов и гуминовых кислот. Таким образом, меланиновые пигменты могут быть структурными единицами гумусовых веществ. Грибы способствуют формированию и закреплению почвенной структуры за счет скрепления почвенных частиц гифами и выделения слизи. Итак, грибы играют важнейшую роль в формировании физико-химических свойств почв, а именно: в синтезе гумусовых веществ, в создании почвенной структуры, в процессах продукции физиологически активных веществ в почвах и т. д. В почвах грибы тесно взаимодействуют с растениями, образуя микоризу и участвуя в формировании ризосферы. Одновременно грибы могут влиять и на другие почвенные организмы – на бактерии, на беспозвоночных животных, для которых они могут быть важнейшими компонентами пищевых цепей и т. д.

Таким образом, грибные организмы – важнейший компонент современных наземных экосистем. Однако предки грибов, по-видимому, были водными организмами, также как и предки большинства крупных таксонов. Считается, что предки грибов были простыми водными формами с жгутиковыми (жгутиковыми) спорами, сходными с существующими в настоящее время представителями отдела Chytridiomycota (хитридиевыми). По современным представлениям хитридиевые представляют собой рано дивергирующую группу в царстве грибов, утрата наличия жгутика в которой, привела к разностороннему развитию наземных форм. Ключевыми моментами адаптации к наземным условиям было усовершенствование мицелиальных форм роста и формирование спор, распространяющихся воздушным путем. Предполагается, что могло быть, по крайней мере, четыре независимых пути потери жгутика в период ранней эволюции грибов. Эта потеря способности спор плавать приводила к выработке новых

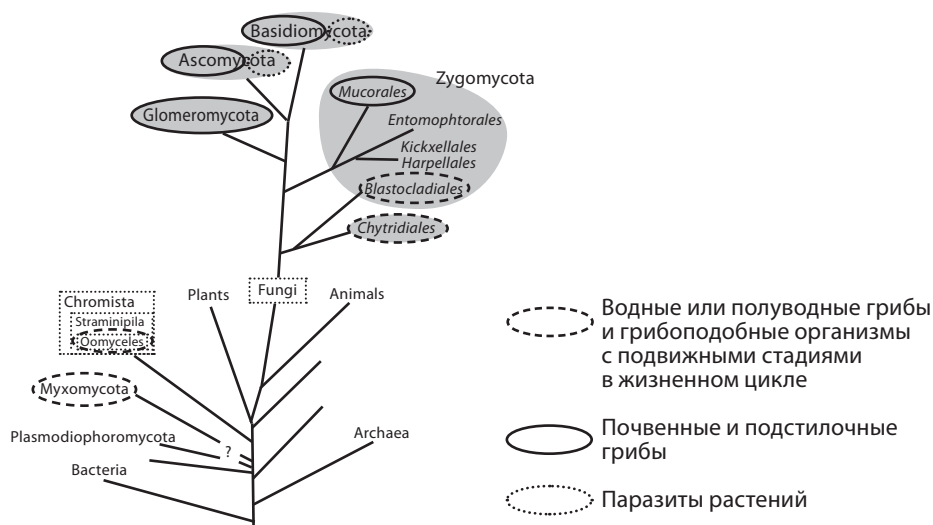


Рис. 1. Соотношение наземных и водных форм в различных филогенетических группах грибов и грибоподобных организмов.

механизмов распространения спор. Каждая потеря, вероятно, совпадает с новыми путями в образовании спор и их распространении: микроскопические переносимые ветром споры у наземных грибов; специально разбрасываемые конидии в Entomophthorales; безжгутиковые, митотические споры в планктонном *Hyaloraphidium curvatum* и сложное строение спор со стрекательными нитями у микроспоридий (James et al., 2006).

В любом случае, считается достаточно очевидным, что эволюция грибов, также как растений и животных, включала период освоения суши, переход от водной среды к наземно-воздушной. Косвенным подтверждением (так же как и в случае с растениями и животными) является то, что примитивные грибы – в основном, водные, а достигшие большего морфо-физиологического прогресса, в основном, наземные. Это хорошо иллюстрируется современными представлениями об эволюции грибов на основе нуклеотидных последовательностей рДНК (рис. 1). В современном понимании термин «грибы» обозначает сборную полифилетическую группу, включающую наряду с «настоящими» грибами, группу так называемых грибоподобных организмов – низших эукариот со сходным набором признаков (гетеротрофия, осмотрофия, наличие клеточной стенки). В настоящие грибы (царство Fungi) сейчас чаще всего включают четыре отдела Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota. Некоторые исследователи в качестве отдела выделяют и Glomeromycota (Deacon, 2006). Грибоподобные организмы – миксомицеты, оомицеты. В этой совокупности четко прослеживается закономерность: низшие – водные, или

с обязательной водной стадией, а чем выше по эволюционному дереву, тем более «сухопутные». Грибоподобные организмы – водные или с обязательной водной стадией (зооспоры). Подавляющее число высших грибов (аскомицеты, базидиомицеты) – только наземные или фитопаразитические.

Хитридиомицеты – преимущественно паразиты водорослей, а также паразиты высших растений в условиях повышенной влажности, имеющие подвижные споры и неразвитый мицелий. Среди зигомицетов появляются истинно почвенные формы, имеющие неподвижные эндогенные споры в спорангиях и развитый, но не клеточный мицелий. Аскомицеты – обладают развитым септированным мицелием и экзогенными спорами бесполого размножения (конидиями). Базидиомицеты имеют развитый септированный мицелий, экзогенные активно отстреливающиеся споры, крупные плодовые тела, т. е. в эволюции грибов можно проследить следующие тренды:

- от подвижных зооспор к неподвижным спорангиоспорам и конидиям;
- от эндогенного к экзогенному бесполому размножению, при котором формируются многочисленные легко распространяющиеся споры. Экзогенное спорообразование дает возможность выхода спор в окружающую среду по мере их созревания, в то время как массовый выход эндогенных спор происходит только после созревания целого спорангия;
- от обычных клеток к формированию покрытых толстыми оболочками, защищенных от воздействия окружающей среды структур, например, хламидоспор, покоящихся телиоспор у гетеробазидиальных грибов;
- от простых перегородок в мицелии к сложным септам, что увеличивает «защищенность» мицелия и дает большую возможность вегетативного размножения;
- от неразвитого мицелия к развитой системе мицелия, через формирование модульного строения колоний, что увеличивает способность колонизации почвы и других бедных субстратов.

Тенденция перехода грибов от водной среды, характерной для низших грибов, к наземной, в которой активно развиваются высшие грибы, хорошо выражена в изменениях системы мицелия. Так, грибоподобные организмы характеризуются отсутствием мицелия или имеют слабо развитый не клеточный (ценоцитный) мицелий. Chytridiomycota – ризиомицелий или более развитый не клеточный мицелий. Zygomycota – хорошо развитый ценоцитный мицелий, иногда с примитивными клеточными перегородками. Ascomycota – развитая система гиф с упорядоченными перегородками (септами), имеющими простое строение. Basidiomycota – развитая система гиф с септами, имеющими сложную структуру.

Еще одна явная тенденция в эволюции грибов – это увеличение разнообразия связей с растениями. Если большинство грибоподобных организмов и хитридиомицетов – свободноживущие организмы или паразиты растений, то у высших грибов наблюдается большое разнообразие форм

взаимодействий с растениями: от лишайниковых ассоциаций с водорослями, по-видимому, игравших важную роль в формировании первых почв, до широкого спектра взаимодействий, включающих все варианты паразитизма, комменсализма и мутуализма (фитопатогенные грибы, эндофиты, микориза, эккрисотрофные эпифиты и т. д.). В связи с этим популярна гипотеза о значительной роли растений в освоении грибами суши (Каратыгин, 1993). На изменение типов микориз во времени от арбускулярной, образующейся в клетках и в межклеточном пространстве, к эктотрофной, оказывающей наибольшее влияние на почвообразование, а также на значение взаимоотношений растений и грибов, симбиоз которых, видимо и обеспечил их выход на сушу указывается Ю.Т. Дьяковым (2003). Возможный сценарий – это совместное освоение суши растениями и грибами, в котором важную роль могли играть примитивные лишайниково-подобные ассоциации.

С экологической точки зрения освоение суши водными формами – это приобретение адаптаций к таким условиям среды, которые являются для них экстремальными. Осмотротрофный и одновременно гетеротрофный тип питания не позволяет грибам приобретать крупные размеры, поэтому, в отличие от растений и крупных животных – в качестве лимитирующего фактора не выступает сила тяжести. Основными лимитирующими факторами могут быть иссушение, бедность первичных почв органическим веществом, ультрафиолетовая радиация.

Однако существовал ли единый путь освоения суши грибами? Один из известных экологических принципов заключается в том, что в освоении среды организмами у разных видов могут проследиваться принципиально различные стратегии. Разные таксоны как бы «избирают» в ходе эволюции различные способы освоения тех условий, которые на данном этапе неблагоприятны. Наличие альтернативных экологических стратегий в освоении одной и той же среды разными видами – важнейший путь формирования экосистем.

Так, можно выделить три принципиально различных типа адаптивных стратегий, каждый из которых приводит к формированию адаптаций, позволяющих эффективно осваивать неблагоприятную среду, но совершенно различными путями: активная стратегия, подчинение среде и избегание неблагоприятных условий (Чернов, 1975).

Проиллюстрируем эти стратегии сначала на примере адаптаций разных организмов к существованию в местообитаниях, наиболее контрастных по отношению к водной среде, а именно, в условиях жарких пустынь.

Активная стратегия – приобретение адаптаций, позволяющих вести активный образ жизни, несмотря на наличие неблагоприятных условий. Яркий пример – глубокие, достигающие грунтовых вод корневые системы некоторых пустынных многолетних растений, которые, таким образом, продолжают вегетировать на протяжении всего года, включая наиболее засушливый период. Примером активной адаптации к недостатку воды у жи-

вотных может служить способность к образованию метаболической воды. Так, карликовая песчанка способна питаться только сухим кормом и не пить вообще: вся вода в организме образуется при окислении полимеров.

Совершенно иная стратегия освоения экстремально сухих местообитаний пустынь наблюдается у мха *Tortula desertorum*, дающего обильные разрастания на поверхности почв в глинистых пустынях Средней Азии. Этот мох активно вегетирует только во влажный период, а в засушливый – подвергается глубокой дегидратации, длительно сохраняясь в высушенном состоянии. Жизнедеятельность мха восстанавливается при увлажнении и, хотя доля отмерших особей при этом достаточно велика, вид вполне успешно выживает в условиях пустынь, демонстрируя совершенно иной тип стратегии выживания – пассивное подчинение среде, приобретение пассивных свойств.

Наконец, принципиально иную стратегию демонстрируют пустынные эфемеры и эфемероиды. Активная вегетация только во влажный период и переживание неблагоприятных засушливых периодов в особом, покоящемся состоянии – типичный пример избегания неблагоприятных факторов. Наиболее очевидную стратегию избегания демонстрируют мигрирующие животные.

В любой крупной группе организмов можно найти примеры таких альтернативных стратегий адаптации к основным лимитирующим факторам. По сути, это три логически возможных варианта того, как организм может приспособиться к среде: «научиться» в ней активно жить, пассивно выживать или уйти (в покой или другое местообитание).

Наличие таких стратегий можно увидеть и у современных грибов, освоивших наземно-воздушную среду обитания. Рассмотрим ряд таких примеров, особо используя данные для хорошо изученной нами группы дрожжевых грибов.

Одним из проявлений активной стратегии адаптации грибов к наземной среде, на наш взгляд, является совершенствование мицелиальной организации таллома, приобретение модульного строения. Преимущества модульной мицелиальной организации для осмотрофных организмов в наземной среде очевидны: быстрая колонизация субстрата при неподвижности, направленный рост, «поиск» питательных веществ, следовательно – возможность колонизации субстратов, бедных органическим веществом.

Мицелиальные структуры у водных и наземных грибов существенно отличаются. Если для влаголюбивых хитридиевых грибов характерен слабо развитый ризоидный мицелий, то у освоивших наземные местообитания сумчатых и базидиальных грибов – мицелиальные системы активно развиты. Для последних характерно наличие анастомозов – т. е. ветвей мицелия, которые внутри грибной колонии, контактируя, могут сливаться друг с другом. Эти гифальные анастомозы могут превращать грибную колонию, состоящую из радиальных гиф, в трехмерные сети.



Рис. 2. Эволюция таллома грибов в связи с выходом на сушу (по Prillinger, 1984).

Грибные анастомозы могут быть и важнейшим фактором, позволяющим некоторым сумчатым и базидиальным грибам, формировать большие плодовые тела (Carlile et al., 2001).

В эволюции грибов явно прослеживается увеличение сложности мицелиальных структур. Считается, что в ходе эволюции грибов организация их таллома менялась в следующей последовательности (рис. 2): монадная форма → ризоподидальная → коккоидная → псевдотрихимальная → трихимальная → плектенхима → псевдопаренхима (Prillenger, 1984).

Существенное значение для сохранения мицелия в окружающей среде, видимо, сыграло и усложнение строения перегородок. Если у водных хитридовых грибов мицелий неклоточный, а у зигомикетов отмечается возможность формирования только примитивных перегородок, то у сумчатых и базидиальных грибов, имеющих септированный мицелий, происходит усложнение строения септ.

В процессе освоения суши грибами, вероятно, происходило формирование морфологических структур, более устойчивых к нестабильности факторов среды, в первую очередь, к низкой влажности, перепадам температуры, низкой концентрации питательных веществ. Поэтому, наряду с индивидуальными гифами, в наземных экосистемах у грибов могут развиваться гифальные тяжи, ризоморфы и т. п., способные преодолевать неблагоприятные участки среды. Большое значение для сохранения грибов в этих неблагоприятных условиях приобретают и покоящиеся мицелиаль-

ные структуры, например, покрытые более плотными оболочками клетки мицелия – хламидоспоры или переплетения мицелия – склероции.

В освоении наземных местообитаний грибами важную роль могли сыграть специфические белки – гидрофобины, важнейшие структурные белки клеточной поверхности, защищающие мицелий от разрушительного действия биотических и абиотических факторов окружающей среды. Мантия из гидрофобинов, покрывающая наружный слой клеточной стенки, формируется только у воздушных гиф, обычно пересекающих неблагоприятные участки среды. Такое покрытие помогает преодолеть поверхностное натяжение жидкости и, таким образом, стимулирует вертикальный рост гиф. Важно отметить, что гидрофобины продуцируются именно «высшими» грибами – представителями *Zygomycota*, *Ascomycota* и *Basidiomycota* (Белозерская, 2001).

Другим проявлением активной адаптивной стратегии грибов к освоению наземных местообитаний может служить приобретение пигментов, в первую очередь, меланизация клеток. Меланины у так называемых темноцветных грибов, колонии которых обычно окрашены в черные или коричневые тона, откладываются в наружных частях клеточной стенки, составляя до 20 % от ее сухого веса. В клеточной стенке грибов меланины обычно присутствуют в связанном с белками состоянии, то есть представляют собой меланопротеиды. Частично меланин ассоциируется также с хитиновой фракцией во внутреннем слое, что придает большую устойчивость клеточной стенки к литическим ферментам. Однако главная функция меланинов – защита от повреждающего действия облучения, в первую очередь от УФ-радиации. Микологами многократно установлена связь между количеством солнечной радиации в различных местообитаниях и присутствием в них темноцветных грибов. Темноцветные грибы обычно доминируют в почвах высокогорий и пустынь, где они могут быть единственными представителями микромицетов. Наиболее часто встречаются в таких местообитаниях виды родов *Cladosporium*, *Ulocladium*, *Alternaria* и др. В северных широтах темноцветные грибы особенно часто встречаются на листьях растений, как эпифиты. Неоднократно показано, что мицелий и споры темноцветных грибов наиболее устойчивы к ультрафиолетовым лучам. Они выдерживают облучение при длине волны от 230 до 370 нм, имея высокий процент выживания (до 50 %) в течение нескольких часов, в то время как непигментированные формы обычно погибают через несколько минут облучения (Жданова, Васильевская, 1982).

По-видимому, приобретение грибами меланиновой пигментации сыграло важную роль не только в освоении ими наземных субстратов, но и в гумификации ранних почв. По крайней мере, роль грибных меланинов в современном гумусообразовании не вызывает сомнений. На возможность участия темноокрашенных продуктов метаболизма микробов

в образовании почвенного гумуса указывали еще П.А. Костычев и С.Н. Виноградский. Учитывая многократное поступление отмершего мицелия в почву в течение года и трудность разложения таких высокомолекулярных соединений, как меланины, можно считать, что последние, наряду с лигнином, занимают значительное место в образовании почвенного гумуса.

Кроме меланинов для многих типично наземных грибов характерно наличие каротиноидных пигментов, выполняющих ту же функцию защиты от солнечной инсоляции. Типичными представителями интенсивно пигментированных грибов с высоким содержанием каротиноидов являются многие широко распространенные эпифитные базидиомицетовые дрожжи из родов *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* и др.

Как меланины, так и каротиноиды, помимо защиты от ионизирующей радиации, имеют антиоксидантную функцию, защищая лабильные соединения от окисления, связывая синглетный кислород и ингибируя образование свободных радикалов. Последнее свойство является особенно значимым именно в наземно-воздушной среде.

Наконец, еще один яркий пример активного освоения наземной среды грибами – возникновение активно отстреливающихся пропативных спор. Активный отстрел спор встречается у многих наземных грибов. Наиболее известные примеры включают: спорангии зигомицетовых грибов рода *Pilobolus*, отлетающих после созревания за счет механизма, напоминающего действие реактивного двигателя; активное выбрасывание аскоспор из асков у некоторых аскомицетов; специальные «трамплины» для выбрасывания перидиолей с базидиоспорами у гастромицетов *Sphaerobolus*. Однако наиболее распространено активное высвобождение пропативных спор у базидиомицетов, как половых (базидиоспоры), так и бесполов (баллистоспоры). Это мелкие одиночные споры, расположенные на длинных выростах несущей клетки – стеригмах. В случае базидиоспор несущей клеткой является базидия, в случае баллистоспор – обычная вегетативная клетка. В месте прикрепления споры к стеригме выделяется небольшая капля жидкости, так называемая «капля Буллера». После созревания, такие споры с силой отстреливаются, что позволяет им пролетать расстояние до нескольких сантиметров (рис. 3).

Для объяснения механизма активного отстреливания базидиоспор и баллистоспор было предложено множество гипотез, например, резкий изгиб мембраны, разделяющей стеригму и спору, резкое высвобождение газового пузырька из стеригмы, электростатическое отталкивание. Однако большинство этих гипотез к настоящему времени были отвергнуты. Наиболее признанная в настоящее время модель отстреливания – резкое смещение центра масс споры, вызванное слиянием капли Буллера с жидкостью, покрывающей поверхность споры: по сути, спора отстреливается за счет сил поверхностного натяжения (Pringle et al., 2005).

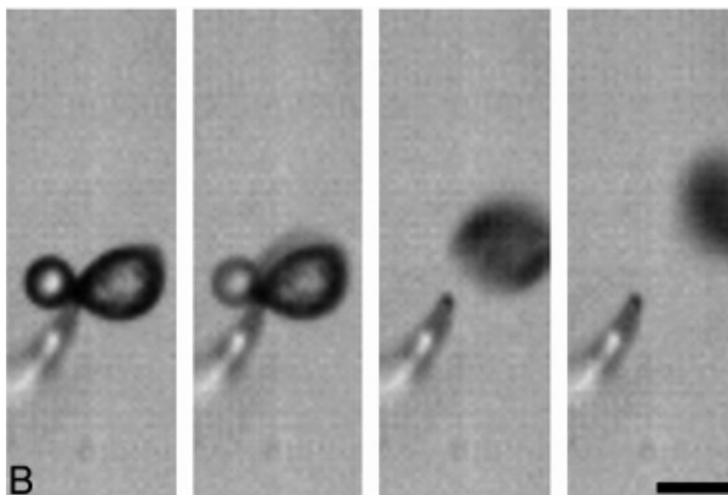


Рис. 3. Процесс отстреливания баллистоспоры от стеригмы (Pringle et al., 2005).

Судя по всему, такой механизм активного отстреливания спор имеет адаптивный смысл – это приспособление к более эффективному распространению в наземно-воздушной среде обитания. Действительно, базидиомицетовые грибы, образующие базидиоспоры и/или баллистоспоры – это либо типичные напочвенные или эпифитные виды. По нашим данным встречаемость диморфных базидиомицетов, образующих баллистоспоры, намного выше в наземных местообитаниях, особенно на поверхности листьев растений и в подстилках, чем в глубоких горизонтах почв и, особенно, в водной среде (рис. 4). Кстати, у диморфных базидиомицетов способность к образованию баллистоспор часто сочетается с интенсивной каротиноидной пигментацией, усиливая адаптацию таких грибов к наземно-воздушной среде.

Таким образом, мицелиально-модульная организация таллома, защитная пигментация, активный отстрел спор – все эти характеристики можно рассматривать как примеры активного пути освоения грибами наземно-воздушной среды обитания.

В то же время, среди грибов можно обнаружить и альтернативные стратегии приспособления к недостатку влаги. Хорошим примером могут служить филобазидиевые дрожжевые грибы *Cryptococcus albidus*. Это самый распространенный и наиболее эврибионтный вид дрожжей в природе. Особенно характерно высокое обилие *Cr. albidus* для филлосферы растений, где этот вид, вместе с имеющими красные пигменты представителями рода *Rhodotorula*, и тремелловыми криптококками составляют основную часть эпифитного дрожжевого населения. Причем *Cr. albidus* обилен

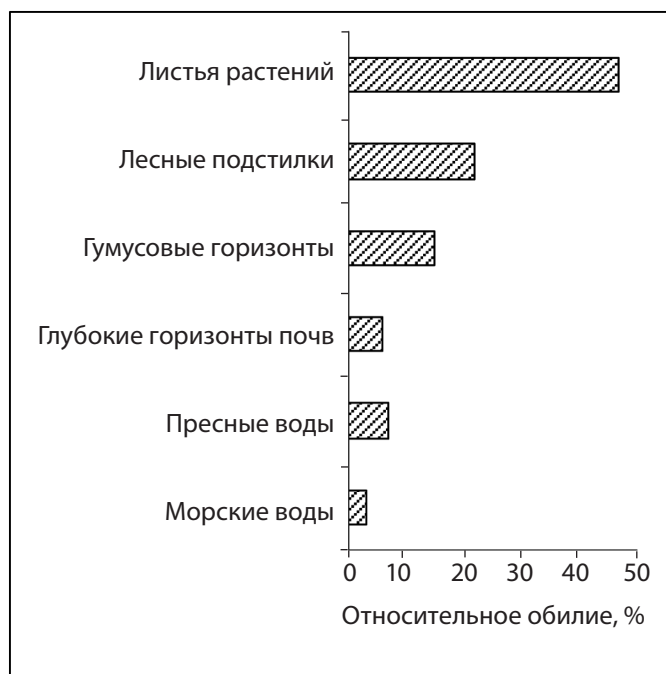


Рис. 4. Относительное обилие баллистоспоровых видов дрожжевых грибов в различных средах обитания.

как на листьях растений холодного и умеренного климата (Чернов, 1985; Глушакова, 2006), так и в пустынях (Чернов и др., 1997). При этом распространение его эвритопное и полизональное, так как встречаемость на листьях растений, в растительных остатках и в почве практически одинакова во всех природных зонах. Наряду с такими «фоновыми» местообитаниями *Cr. albidus* постоянно также встречается в самых разных субстратах, как природного, так и антропогенного происхождения, причем очень часто доминирует среди других дрожжевых грибов. Однако именно в наиболее засушливых местообитаниях *Cr. albidus* выходит на доминирующие позиции (рис. 5) за счет хорошей выживаемости при высушивании. Так, на долю этого вида приходится более 90 % численности дрожжевых грибов в почвах и на растительных остатках в субтропических пустынях (Чернов и др., 1997). Показано, что *Cr. albidus* является доминирующим видом дрожжей и в домашней пыли помещений (Глушакова и др., 2004), для которых также характерны условия пониженной влажности. При этом у вида не наблюдается никаких специфических морфологических структур адаптированных к высушиванию, например, покоящихся хламидоспор. Однако в экспериментальных исследованиях показано, что клетки одной из разновидностей *Cr. albidus* способны переносить длительное обезвоживание

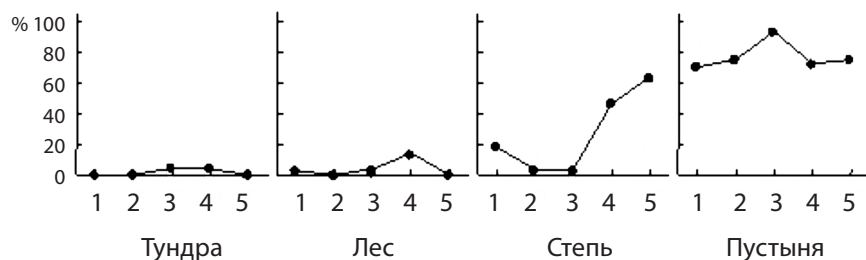


Рис. 5. Относительное обилие *Cr. albidus* в различных субстратах пространственно-сукцессионного ряда в разных природных зонах: 1 – живые части растений, 2 – мертвые части, 3 – подстилка, 4 – верхние горизонты почв, 5 – нижние горизонты почв.

в неактивном состоянии за счет сохранения связанной внутриклеточной воды (Аксенов и др., 1972). Гибель клеток при таком обезвоживании достаточно велика, но не абсолютна, что позволяет при увлажнении выжившим клеткам регидратироваться и продолжить размножение. В данном случае налицо пассивная адаптивная стратегия, очень напоминающая выживание в засушливых условиях пустынных мхов *Tortula desertorum*. В пустынных почвах *Cr. albidus* выступает в качестве типичного пациента, выходящего на доминирующие позиции не за счет способности к активному развитию в данных условиях, а за счет хорошей выживаемости.

Наконец, среди грибов, успешно освоивших наземно-воздушную среду обитания, прослеживается еще один стратегический тип: избегание неблагоприятных факторов, уход в микроместообитания с условиями, более напоминающими водную среду. Наиболее ярким примером такой стратегии освоения наземной среды может служить большинство дрожжевых грибов порядка *Saccharomycetales*, например представители таких родов, как *Saccharomyces*, *Zygosaccharomyces*, *Hanseniaspora* и др. Считается, что и отсутствие мицелия у таких грибов – следствие обитания в жидких и полужидких средах с относительно высокой концентрацией легкодоступных источников питания. В таких условиях мицелий, характеризующийся высоким отношением поверхности к объему, теряет адаптивное значение для осмотротфных организмов. С одноклеточной организацией этих дрожжей сопряжены многие их физиологические особенности, в частности узкий спектр усваиваемых соединений, отсутствие способности к гидролизу труднодоступных полимеров, особенно таких, как целлюлоза и лигнин, быстрый рост за счет потребления простых углеводов. Все это делает их более приспособленными к обитанию в жидких средах, богатых легкодоступными источниками углерода, в то время как мицелиальные грибы получают преимущество при росте на плотных поверхностях. Действительно, дрожжи – наиболее типичные обитатели природных субстратов,

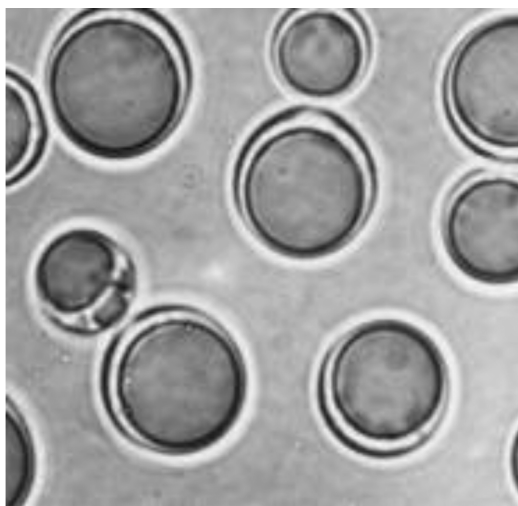


Рис. 6. *Lipomyces starkey* – автохтонные почвенные дрожжи. Клетки в semisolidной культуре на сусло-агаре.

характеризующихся высоким содержанием простых сахаров, таких как цветочный нектар, сокотечения деревьев, сочные плоды, кишечный тракт беспозвоночных-фитофагов. В таких субстратах популяции отдельных видов дрожжей могут достигать очень высоких значений численности и даже доминировать в микробном населении. По сути, формирование таких группировок – это уход от основных лимитирующих факторов наземно-воздушной среды обитания – периодического или постоянного иссушения, недостатка растворенных питательных веществ.

Интересно, что среди сахаромецетовых дрожжей имеются виды, вторично освоившие и принципиально другие местообитания, но без изменения копиотрофной стратегии. Таковы автохтонные почвенные дрожжи рода *Lipomyces*. Липомецеты распространены исключительно в почвах и не встречаются в других местообитаниях. Давно известна их способность к хорошему выживанию в минеральных горизонтах почв, бедных органическим веществом (Бабьева, Горин, 1987). Однако при этом липомецеты не являются олиготрофами, в лабораторных культурах они не способны к росту на разбавленных питательных средах. Отличительная черта этих дрожжей – очень крупные клетки, на богатых средах быстро накапливающие большое количество запасных липидов – до 80 % от общей массы клетки (рис. 6). Судя по всему, стратегия выживания липомецетов в почве – это быстрое накопление запасных веществ, при попадании легкодоступных субстратов, например свежего опада, а затем длительное их расходование в «ожидании» новых поступлений.

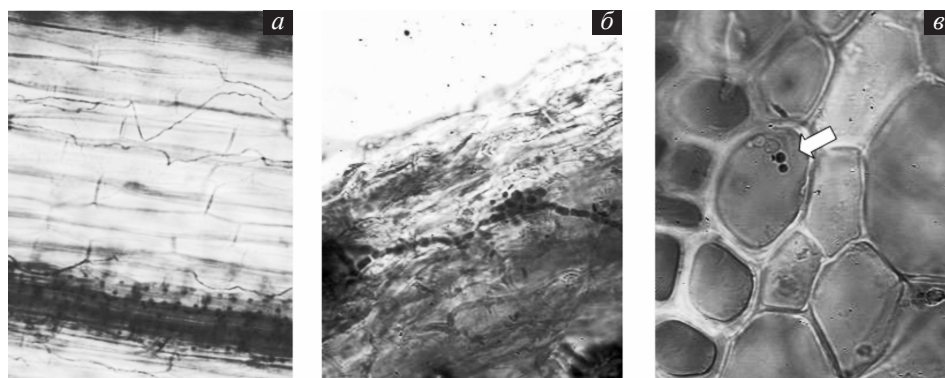


Рис. 7. Эндофитные грибы в тканях растений: *а* – *Neotyphodium lolii* в листьях рейграсса; *б* – *Cystofilobasidium capitatum* в плодах бересклета, *в* – аскомицетовые дрожжи в клетках корня недотроги.

Еще один хороший пример стратегии избегания среди грибов – переход к эндофитному образу жизни. Долгое время полагали, что ткани растений, особенно меристематические, абсолютно стерильны. Однако сравнительно недавно было выяснено, что проводящие ткани растений постоянно заселены микроорганизмами, в том числе микроскопическими грибами (рис. 7). В определении понятие «эндофитные грибы» пока нет однозначности. Есть мнение, что этим термином следует обозначать только виды, инициирующие патогенез и способные расти и сохраняться в межклеточном пространстве и внутри тканей растений. Такие грибы, как правило, характеризуются четкой приуроченностью к видам растений-хозяев, их физиолого-биохимическим и фенологическим ритмам. С другой точки зрения предлагается относить к эндофитным любые микроорганизмы, обнаруживаемые в растительных тканях, полагая, что временное эндофитное развитие представляет собой реализацию стратегии избегания неблагоприятных факторов и характерно также для сапротрофных видов (Hirano, Upper, 2000).

Тем не менее, для некоторых видов грибов внутренние ткани листа представляют собой основное местообитание (Благовещенская, 2006). Так, гриб *Neotyphodium lolii* растет в межклеточном пространстве листьев злаков, продуцируя вторичные метаболиты, так влияющие на организм растения-хозяина, что последний становится более резистентным к недостатку воды и воздействию насекомых-фитофагов. В свою очередь растение обеспечивает клетки гриба всеми необходимыми питательными веществами. Такого рода взаимоотношения вполне справедливо относить к мутуалистическим (Kogel et al., 2006).

Вероятнее всего, эндофитный образ жизни – гораздо более сложное и эволюционно древнее явление, чем казалось ранее. Его возникновение,

возможно, тесно связано с наземным образом жизни растений, когда избегание негативного влияния факторов окружающей среды, прежде всего, солнечной радиации и иссушения, привело к выработке у микроорганизмов оптимальной стратегии выживания. Постоянное или временное развитие микробных ассоциаций в относительно стабильных и богатых необходимыми питательными веществами условиях внутри тканей растения-хозяина можно рассматривать как следствие длительного коэволюционного процесса.

Особенно наглядно стратегия избегания проявляется в развитии эндوفитных дрожжевых грибов. Многие виды дрожжей, например, из рода *Saccharomyces*, обладают пектинолитическими ферментами, что позволяет им проникать в межклеточное пространство с поверхности в результате локального разрушения кутикулы. В отличие от мицелиальных грибов одноклеточные дрожжи не способны распространяться за счет апикального роста по межклеточному пространству. Кроме того, как уже отмечалось, дрожжи относятся к типичным копиотрофам, для роста и размножения которых требуется относительно высокая концентрация легкодоступных соединений. Учитывая эти особенности можно предположить, что эндوفитные дрожжи могут достаточно активно развиваться лишь в тех частях растений, которые характеризуются неплотным сложением и высокой концентрацией простых сахаров. К таким растительным субстратам относятся сочные сахаристые плоды. В проведенных нами исследованиях было установлено, что внутри неповрежденных плодов многих растений действительно постоянно присутствуют дрожжи, причем иногда в достаточно очень высокой численности, до 10^7 – 10^8 клеток/г (Исаева и др., 2009).

Все эти примеры показывают, что освоение современными грибами местообитаний с наиболее выраженными лимитирующими факторами наземно-воздушной среды идет совершенно разными путями. При этом могут проследиваться те же три адаптивных стратегии, что и при освоении экстремальных местообитаний любой крупной группой организмов: приобретение адаптаций, позволяющих активно функционировать, несмотря на наличие лимитирующих факторов; пассивное «подчинение» среде и выживание за счет приобретения патентных качеств, а также «уход» от неблагоприятных факторов в более комфортные местообитания. Нет оснований считать, что при освоении первыми грибами суши ситуация была иной, также как и в случае множества эволюционных выборов, совершенных предковыми системами в филогенетическом прошлом (Раутиан, Жерихин, 1997). Вряд ли существовал некий единый адаптационный путь. Судя по всему, он мог включать первоначальную сопряженную эволюцию с растениями через образование лишайниково-подобных ассоциаций к изменению плана строения наземных растений, образование корневых систем. Грибы, тесно ассоциированные с растениями, особенно в случае

«ухода» в растительные ткани (микориза, эндофиты) – это демонстрация избегания лимитирующих условий наземной среды. Наряду с этим нельзя исключить и самостоятельного «активного» освоения суши грибами, собственно и приведшего к выработке специфических адаптаций грибов – развитого мицелия, пигментации, активного отстрела спор. Наконец, оно могло идти и пассивным путем, за счет увеличения патентности и выживаемости грибов.

Судя по всему, не только за счет приобретения конкретных адаптаций, но за счет лабильности и многоканальности освоения суши, грибы стали одним из важнейших компонентов современных наземных экосистем, в значительной степени определяющих особенности их функционирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксенов С.И., Бабьева И.П., Голубев В.И. 1972. Исследование процессов увлажнения и высушивания у капсульных и бескапсульных форм *Cryptococcus albidus* var. *diffluens* методом ЯМР – спиновое эхо // Известия АН СССР, сер. биол. № 4. С. 545–558.
- Бабьева И.П., Горин С.Е. 1987. Почвенные дрожжи. М.: изд-во МГУ. 80 с.
- Белозерская Т.А. 2001. Гидрофобины грибов: структура и функции // Микология и фитопатология. Т. 35. № 1. С. 3–11.
- Благовецкая Е.Ю. 2006. Эндофитные грибы злаков. Дисс... канд. биол. наук. М.: МГУ. 124 с.
- Глушакова А.М. 2006. Экология эпифитных дрожжей. Дисс... канд. биол. наук. М.: МГУ. 145 с.
- Глушакова А.М., Желтикова Т.М., Чернов И.Ю. 2004. Группировки дрожжей в квартирной пыли и источники их формирования // Микробиология. Т. 73. № 1. С. 111–117.
- Дьяков Ю.Т. 2003. Грибы и растения // Природа. № 5. С. 73–78.
- Жданова Н.Н., Васильевская А.И. 1982. Экстремальная экология грибов в природе и эксперименте. Киев: Наукова Думка. 168 с.
- Исаева О.В., Глушакова А.М., Гарбуз С.А. и др. 2010. Эндофитные дрожжевые грибы в запасующих тканях растений // Известия РАН, сер. биол. (в печати).
- Каратыгин И.В. 1993. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат. 116 с.
- Раутиан А.С., Жерихин В.В. 1997. Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журн. общ. биол. Т. 58. № 4. С. 20–47.
- Чернов И.Ю. 1985. Синэкологический анализ группировок дрожжей таймырской тундры // Экология. № 1. С. 54–60.
- Чернов И.Ю., Бабьева И.П., Решетова И.С. 1997. Синэкология дрожжевых грибов в субтропических пустынях // Успехи современной биологии. Т. 117. № 5. С. 584–602.

- Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.
- Carlile M.J., Watkinson S.C., Gooday G.W. 2001. The Fungi. San Diego et al. Academic press. 588 p.
- Deacon J.W. 2006. Fungal Biology. Blackwell Publishing. 400 p.
- Hirano S.S., Upper C.D. 2000. Bacteria in the leaf ecosystem with emphasis on *Pseudomonas syringae* – a pathogen, ice nucleus, and epiphyte // Microbiol. Molecular Biol. Rew. V. 64. № 3. P. 624–653.
- James T.Y., Kauff F., Schoch C.L. et al. 2006. Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny // Nature. V. 443. P. 818–822.
- Kogel K.H., Franken P., Hückelhoven R. 2006. Endophyte or parasite – what decides? // Current Opinion in Plant Biology. V. 9. P. 358–363.
- Pringle A., Patek S.N., Fischer M. et al. 2005. The captured launch of a ballistospore // Mycologia. V. 97. № 4. P. 866–871.

ОПЫТ РЕКОНСТРУКЦИИ СООБЩЕСТВ ДРЕВНЕЙШИХ РАСТЕНИЙ-УГЛЕОБРАЗОВАТЕЛЕЙ НА ПРИМЕРЕ УЙБАТСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ (НИЖНИЙ ДЕВОН МИНУСИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ)

А.В. Броушкин, Н.В. Горденко

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
articulatae@mail.ru*

На основе тафономического и морфо-физиологического анализа восстанавливается характер сообществ растений-углеобразователей Уйбатского местонахождения (нижний девон, Минусинская котловина). Угли местонахождения сложены остатками сосудистых растений с очень толстой кутикулой, принадлежащих к группе зостерофилловых. Данные растения образовывали плотные моновидовые заросли на конусах выноса в условиях сухого семиаридного климата; такие условия ранее считались практически непригодными для заселения первыми наземными растениями.

Ключевые слова: нижний девон, Минусинская котловина, растения-углеобразователи, морфология, палеоэкология.

Стремительное развитие наземной флоры в силуре – раннем девоне привело к значительному увеличению биомассы растительных сообществ, и как следствие, началу угленакопления¹. Угли первой, девонской, эпохи углеобразования, широко распространены в средне-, реже нижнедевонских отложениях Западной Сибири, Европейской части России, Казахстана, Китая и Канады. Как правило, это линзы 10–20 см мощностью, хотя встречаются и значительно более крупные пласты большой протяженности, мощностью до нескольких метров (Наливкин, Слатвинская, 1962;

¹ Угли (сапропелиты) известны и в более древних отложениях, начиная с докембрия, но более или менее интенсивное угленакопление началось только в девоне, который считается обычно первой эпохой углеобразования.

Ищенко, Ищенко, 1981; Лапо и др., 1984; Han Dexin, 1989; Volkova, 1994 и др.). Из углей этой эпохи наиболее распространены так называемые барзасситы – разновидность кутикуловых липтобиолитов, сложенных остатками своеобразных растений с очень толстой кутикулой, иногда относимых к формальной группе Spongiophytales. Природа данных растений и характер образуемых ими сообществ являются предметом оживленной дискуссии палеоботаников. Разные исследователи относят эти растения к водорослям, высшим растениям или считают представителями особой промежуточной группы, осваивавшей девонскую сушу (Broushkin, Gordenko, 2009). В данной статье мы предприняли попытку реконструировать сообщества этих своеобразных растений-углеобразователей в свете новых данных по морфологии, анатомии и тафономии, полученных нами в результате изучения материалов, происходящих из местонахождения флоры раннедевонского возраста, расположенного на р. Уйбат вблизи г. Абакана (Республика Хакасия).

Нижедевонские отложения изученного местонахождения – красноцветная вулканогенно-осадочная толща мощностью в несколько сотен метров – представляют собой типичные континентальные красноцветы формировавшегося Минусинского межгорного прогиба. Угли встречаются в нижней алевроито-песчаной части разреза местонахождения, которая относится в настоящее время к уйбатской свите, условно датированной прагой–эмсом, порядка 410–400 млн. лет назад (Краснов, 2007; Страт. сл., 1991). Данная толща сложена преимущественно тонкозернистыми пойменными отложениями, часто со следами педогенных преобразований, с отдельными песчаными заполнениями слабоизвилистых русел и единичными тонкими линзами сероцветных разностей. По своему генезису данные отложения представляют собой, по всей видимости, осадки дистальной части конусов выноса, формировавшихся у подножия вулканических построек раннего девона в условиях засушливого семиаридного климата (Броушкин, Горденко, в печати). На общую сухость климата указывают красноцветность пород и наличие почвенных карбонатов. Такие характеристики почв как значительное развитие трещин усыхания и плоскостей скольжения в верхней части почвенного профиля, а также особенности распределения карбонатов, указывают на ярко выраженное чередование сезонов – преобладающего сухого, с резким недостатком, и влажного, с обилием воды (см., например, Collinson, 1996).

Угли Уйбатского местонахождения приурочены к единичным маломощным сероцветным линзам в красноцветной толще, по-видимому, соответствующим более обводненным пониженным участкам поверхности конуса выноса. Угли образуют протяженные линзы до 15 см мощностью, приуроченные к выдержанным тонким прослоям горизонтальнослоистых мелкозернистых песчаников (рис. 1а). Подошва и кровля линз угля



Рис. 1. *a* – выход угля в разрезе Уйбатского местонахождения, стрелками отмечены подошва и кровля угольной линзы; *б* – поверхность угля со скоплением осей углеобразующего растения.

нечеткие, с переслаиванием разностей; в самом угле имеются многочисленные линзочки песчаника. Угли представляют собой массовые моно-видовые скопления остатков осей своеобразного растения с толстой кутикулой (рис. 1б), сходного с растениями-углеобразователями других местонахождений – *Orestovia* Ergolskaya из среднего (?) девона Кузбасса и широко распространенной в среднедевонских отложениях на территории Восточно-Европейской платформы *Schuguria* Tschirkova-Zalesskaya. Фрагменты осей нового растения крупные (диаметром до 2 см, длиной до 50 см), сохранившиеся в виде уплощенных кутикулярных покровов с сильно сокращенными в объеме витренизированными тканями. Остатки растений в отдельных напластованиях обычно одинаково ориентированы и часто сортированы по размеру. Отсутствие так называемой «почвы пласта» (почвенного слоя с остатками базальных частей растений *in situ*) в подошве линз и общий характер скоплений свидетельствуют об аллохтонности данных углей, а характер вмещающих песчаников, сортировка и ориентированность остатков растений указывают на высокую динамику среды, в которой они откладывались. Вероятнее всего, речь идет об отложениях потоков поверхностного смыва или небольших пойменных дельт, формировавшихся в межрусловых пространствах при прорывах прирусловых валов в половодье.

Хорошая, относительно полная сохранность остатков растений указывает на незначительную дальность переноса от мест произрастания. По всей видимости, первоначально эти растения образовывали плотные заросли на понижениях поверхности конуса, возможно по берегам эфемерных водоемов, откуда они могли смываться водными потоками во время влажного сезона.

Растение, остатками которого сложены угли Уйбатского местонахождения, характеризуется относительно редким, нерегулярным, псевдомоноподиальным ветвлением осей. Оси часто несут короткие выросты – основания неразвившихся ветвей. Значительная часть осей фертильные; спорангии расположены латерально на коротких ножках, несколькими вертикальными рядами, рассредоточены по длине осей. Спорангии небольшие, круглые или почковидные, дорсовентрально уплощенные, вскрывались поперечной щелью на две более или менее равные створки вдоль утолщенного дистального края. Трахеиды проводящего пучка преимущественно с лестничными утолщениями; стенки трахеид между утолщениями несут многочисленные мелкие поры (трахеиды G-типа). Кутикула осей толщиной до 250 мкм; устьица распределены по поверхности осей более или менее равномерно, аномоцитные. Устьичная апертура с околоапертурным гребнем (рис. 2а–г).

Расположение, форма и характер вскрывания спорангиев данного растения, а также наличие у него трахеид G-типа определенно указывают

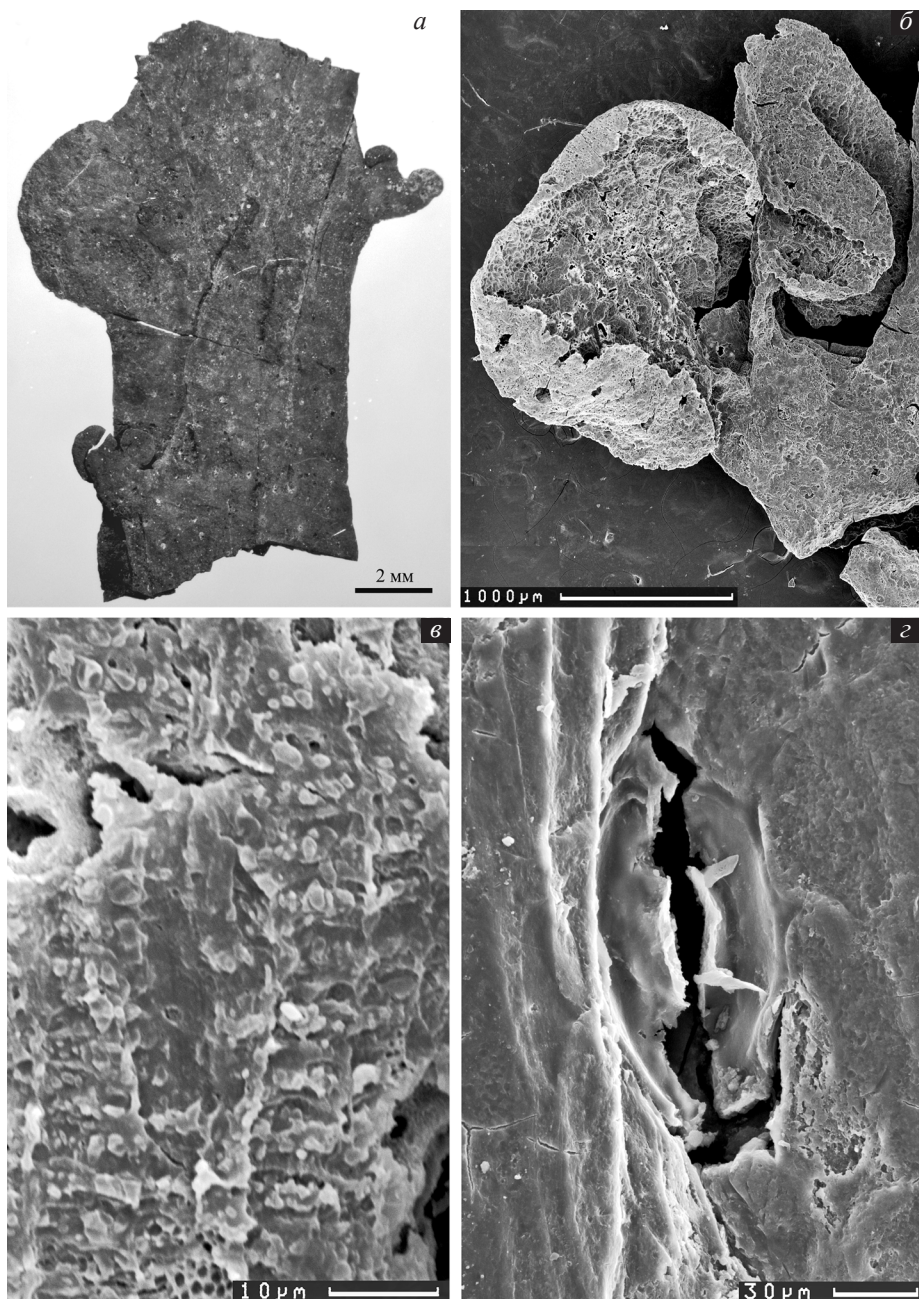


Рис. 2. Углеобразующее растение Уйбатского местонахождения: *а* – фрагмент оси с латерально расположенными спорангиями; *б* – вскрывшийся пустой двустворчатый спорангий, СЭМ; *в* – трахеиды G-типа с мелкими порами на участках стенки между лестничными утолщениями (контррельеф), СЭМ; *г* – устьице, вид с внутренней поверхности кутикулы, СЭМ.

на его принадлежность зостерофилловым – одной из древнейших групп наземных сосудистых растений (Броушкин, Горденко, 2009).

Общими чертами, сближающими новое растение с *Orestovia* и *Schuguria*, являются очень толстая кутикула, извилисто-лентовидный «водорослеподобный» облик остатков осей, наличие неразвившихся ветвей, относительно большой диаметр осей при тонком проводящем пучке и т. д. В то же время очень важным отличием уйбатского растения от остальных растений, образующих барзасситы, является находка у него спороношений (у остальных углеобразующих растений они до сих пор не известны).

С экологической точки зрения, новое растение демонстрирует ярко выраженный ксероморфизм (очень толстая кутикула, массивная кутинизация апертуры и наружных периклиальных стенок замыкающих клеток устьиц, хорошо развитые околоапертурные гребни). В сочетании с этими особенностями, относительно большой диаметр осей при слабо развитых проводящих тканях и вероятном доминировании тонкостенной паренхимы (на что указывает их форма сохранности), может указывать на суккулентность данного растения. Перечисленные признаки в контексте восстанавливаемых условий среды местонахождения несомненно являются адаптацией к временному пересыханию местообитаний, возможно также к их засолению (часто наблюдающемуся в водоемах в таких климатических условиях). На возможную галосуккулентность *Orestovia* ранее указывала Н.С. Снегиревская (1993).

Тонкий проводящий пучок и отсутствие механических тканей во внешней коре свидетельствуют об отсутствии у нового растения надежной опорной системы. При относительно крупных размерах, неравномерном ветвлении, извилистом характере осей, они едва ли могли удерживаться в вертикальном положении самостоятельно. Устойчивости ортотропные оси растения могли достигать, только опираясь друг на друга в густых зарослях, что может служить косвенным свидетельством сомкнутости образуемых ими сообществ. В то же время, это может свидетельствовать о лежащем габитусе растения, при котором оно разрастается и захватывает пространство не с помощью специализированных плагиотропных осей – столонов или ризомов, а за счет полегания и укоренения ортотропных осей (что хорошо известно, например, у современных плауновидных рода *Huperzia* Bernh.). В пользу такого габитуса у данного растения может свидетельствовать также отсутствие на фертильных осях терминальных спороношений (это также характерно для *Huperzia*), что позволяет продолжение вегетативного роста оси после спороношения, а также наличие большого количества неразвившихся ветвей, по-видимому, функционирующих как спящие почки, в том числе в дистальных частях осей.

Среда обитания уйбатского растения с одной стороны характеризовалась ярко выраженными стрессовыми условиями среды, с другой – ее не-

стабильностью. Его приспособления к сухости и возможному засолению являются указанием на то, что в целом оно придерживалось s-стратегии, тогда как обилие спороношений (элемент r-стратегии) является реакцией на общую нестабильность поверхности конуса выноса. Вероятное накопление остатков отмерших осей *in situ*, благодаря их устойчивости к разложению из-за толстой кутикулы, могло защищать почки растения от высыхания и неблагоприятного воздействия высоких температур в засушливый период, что известно у некоторых современных растений засушливых местообитаний. Такой покров отмерших остатков должен быть благоприятен также для развития сапротрофов (в частности, грибов) и беспозвоночных, в первую очередь детритофагов. Важен тот факт, что такие сообщества существовали и продуцировали значительную биомассу в условиях, ранее считавшихся практически непригодными для заселения девонскими растениями.

Авторы благодарны Д.А. Мамонтову (МГУ) за помощь при сборе материала и В.И. Краснову (СНИИГГиМС) за обсуждение вопросов геологии региона.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» и гранта РФФИ № 09-04-01213-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Броушкин А.В., Горденко Н.В. 2009. Новое растение с толстой кутикулой из девона Минусинской котловины // Палеострат-2009. М.: С. 7–8.
- Броушкин А.В., Горденко Н.В. Древнейшие сосудистые растения засушливых местообитаний: пример из нижнего девона Минусинской котловины // Доклады АН (в печати).
- Ищенко Т.А., Ищенко А.А. 1981. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. Киев: Наукова думка. 112 с.
- Лапо А.В., Кузнецова А.А., Слатвинская Е.А. 1984. Новая находка барзасситов и характер углеобразования в среднем девоне // Изв. АН СССР. Сер. геол., № 4. С. 133–136.
- Снигиревская Н.С. 1993. О принадлежности *Orestovia voronejiensis* T. Istchenko et A. Istchenko (средний девон, Воронежская антеклиза) к высшим растениям // Палеонтол. журн. № 4. С. 133–137.
- Стратиграфический словарь СССР. 1991. Новые стратиграфические подразделения палеозоя СССР. Л.: Недра. 555 с.
- Наливкин Д.В., Слатвинская Е.А. 1962. Краткие выводы по девонскому угленакоплению. Атлас карт угленакопления на территории СССР. Объяснительная записка. М.-Л.: изд-во АН СССР. С. 44–46.

- Краснов В.И.* 2007. Проблемы теории стратиграфии, средний палеозой Сибири: избранные труды. Новосибирск: СНИИГГиМС. 478 с.
- Broushkin A.V., Gordenko N.V.* 2009. *Istchenkophyton filiciforme* gen. et sp. nov., a new small vascular plant with thick cuticle from the Devonian of Voronezh Region (European Russia) // *Paleontol. J.* V. 43. № 10. P. 1202–1216.
- Collinson J.D.* 1996. Alluvial sediments / Reading H.G. (ed.) *Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy*. Blackwell Science, Oxford. P. 37–82.
- Han D.* 1989. The features of Devonian coal-bearing deposits in South China, the People's Republic of China // (in *Peat and coal; origin, facies, and depositional models*) // *Int. J. Coal Geol.* V. 12. № 1–4. P. 209–223.
- Volkova I.B.* 1994. Nature and composition of the Devonian coals of Russia // *Energy and Fuels*. V. 8. № 6. P. 1489–1493.

ЗООИНДИКАЦИЯ ЭВОЛЮЦИИ ТРАВЯНЫХ БИОМОВ

А.Г. Пономаренко

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

Травянистые растения, в том числе и злаковые, появляются уже в позднем мелу, но травяные биомы широко распространяются только в конце палеогена – начале неогена. Они характеризуются весьма высоким биотическим разнообразием, при этом разнообразие консументов растет особенно быстро. Часто об изменении разнообразия растений удобнее судить по разнообразию насекомых. Свидетельством обилия травоядных служит совпадающее с распространением травяных биомов появление и обилие ископаемых шаров навозников и других пастбищных насекомых – падальщиков, паразитов позвоночных, таких как слепни, мухи це-це и других. Пастбищные экосистемы характеризуются очень высоким уровнем продуктивности и совершенной способностью к саморегуляции, в первую очередь за счет очень высокого уровня переработки продукции растений, экскрементов и трупов.

Ключевые слова: травяные экосистемы, эволюция.

All flesh is grass

Важнейший процесс в эволюции экосистем это создание все более совершенного круговорота вещества и энергии, уменьшение их потерь за пределы экосистемы. Путь этих перестроек два – повышение разнообразия экосистемы, все более плотная упаковка экологических ниш, и повышение способностей экосистемы препятствовать внешним воздействиям, нарушающим круговорот. Однозначная связь разнообразия и устойчивости известна и общепринята со времен Уоллеса, второй путь повышения устойчивости – сокращение эрозии и стабилизация ландшафта экосисте-

мами — привлекал меньше внимания. Важнейшим шагом в повышении противозрозийных свойств растительности было появление и распространение вверх по катене травяных, особенно злаковых биомов.

Отсутствие растительного покрова ведет к усилению водной эрозии. Ныне эрозия тем меньше, чем богаче растительность, пустыни возникают при дефиците осадков по сравнению с радиационным индексом. В геологическом прошлом при отсутствии растений или существенно меньшей их противозрозийной способности, эрозия и вероятность возникновения «бедлендов» была тем больше, чем больше был объем осадков. При этом обнаженность материнских пород увеличивалась, что усиливало физическое выветривание. Усиление эрозии увеличивает вероятность появления пейзажей, которые мы видим на китайских картинах.

Сильная эрозия препятствует возникновению постоянной озерно-речной сети, разгрузка континентального стока происходит на уровне моря, транспорт продуктов выветривания увеличивается, возникают обширные плоские образования, покрытые так называемым «равнинным пролювием». Усиление эрозии не увеличивает мощности осадков, возможно даже уменьшает интенсивность осадконакопления из-за «размазывания» осадков по большей площади. Равномерное распределение осадков осуществляется системой «блуждающих рек», вместо речных осадков можно видеть сплошные дельты, покрывающие значительную часть площади континентов. Сток был преимущественно плащевым, вода в водоемы поступает более мутной, чем ныне, растворы не отделяются от взвесей, мутность воды увеличивает нагрев поверхностных слоев и подтягивает термоклин к поверхности, сокращая глубину фотической зоны. Чем больше эрозия на континентах, тем больше вероятность существования аноксных бассейнов, захороненной дисперсной органики и черносланцевых формаций. Значительное количество мелкодисперсной взвеси в стоке способствует удельной продуктивности (на объем) за счет лучшего снабжения фосфором и железом для азотфиксаторов, но снижает общую продуктивность (на площадь) из-за снижения освещенности. Представляется, что обсуждая любые биоценотические перестройки мы обязательно должны уделять существенное внимание изменениям влияния биоты на процессы выветривания и эрозии.

Влияние изменения растительности на выветривание может отражаться на содержании атмосферного CO_2 , которое было очень высоким в раннем палеозое, падает с распространением наземных растений в девоне, повышается в триасе и юре, затем падает до современного уровня (Bernier, 1997). Экосистемы, особенно травяные, способны снижать содержание атмосферного CO_2 . Было показано, что при повышении его содержания не столько нарастает биомасса, сколько увеличивается скорость оборота углерода и его накопление в почве (Hungate et al., 1997).

Предмет настоящей работы – изменения биоразнообразия континентальных экосистем и характера и биогеохимических круговоротов в результате появления на Земле травянистых, преимущественно злаковых, биомов. Появление и ранние этапы развития злаковых биомов, учитывая их важнейшую роль в эволюции континентальной биоты и современной биоте Земли, привлекало весьма большое внимание палеоботаников и палеоэкологов, но особенно следует подчеркнуть значение работ В.В. Жерихина (1993, 1994). Однако эта проблема не может считаться окончательно исчерпанной. В настоящей работе предполагалось оценить изменение разнообразия по изменению конечных консументов, образующих вершину трофической пирамиды. Представляется, что такой подход позволяет получить более интегративное представление о биоразнообразии. Основное внимание в соответствии со специализацией автора будет уделено хищным и паразитическим наземным и пресноводным насекомым. Основные положения биоценологии в применении к эволюции травяных биомов достаточно подробно рассмотрены в цитированных работах Жерихина и ниже не рассматриваются, тем более что взгляды автора отличаются от них лишь несущественно.

Травянистые биомы – относительно позднее приобретение биосферы. Как травянистые растения часто рассматриваются позднепалеозойские и мезозойские папоротники, однако по биоценотической роли большинство из них это скорее небольшие деревья с необыкновенно коротким стволом. Их обширная крона занимает значительную площадь, но выходит, практически, из одной точки, так что эти растения создают очень мало препятствий поверхностному смыву. Слабая корневая система папоротников, кроме того, поставляет мало органики для почвообразования. Зеленая масса папоротников содержит мало белка и много скелетных элементов, она мало поедается и позвоночными и беспозвоночными. Как ни странно, даже первичные девонские «псилофитовые» сообщества по противозероэрозийным и почвообразующим свойствам превосходили папоротниковые. Густые щетки стволиков «псилофитов» были действенным препятствием на пути поверхностного стока, и широкая плоская зона перехода от суши к воде, в которой «псилофиты» сменяли ранее распространенные здесь водорослево-бактериальные маты, была областью разгрузки потоков от твердого стока. Жизнь в зонах денудации была крайне скудна, потреблять биогены было некому, и продукты выветривания доходили до зон осадконакопления, сохраняя исходный состав и хорошо снабжая «псилофитовые» сообщества и микро- и макроэлементами. Крупнозернистые фракции твердого стока разгружались в первую очередь, образуя достаточно хорошо аэрированные осадки, благоприятные для корней «псилофитов», а глинистые частицы, осаждаясь в более глубоких зонах, благоприятных для строматолитов и водорослево-бактериальных матов, изолируют их от света и вызывают их гибель.

Зеленые органы позднепалеозойских и мезозойских растений относительно мало повреждались листогрызущими насекомыми. Насекомые предпочитали высасывать содержимое сосудов растений, в мезозое число семейств сосущих насекомых почти на порядок превышало число семейств листогрызущих. Ныне число тех и других практически одинаково. Немногочисленные мезозойские листогрызущие насекомые явно предпочитали проангиоспермы растения с отдельными признаками покрытосеменных, или питались генеративными органами. Они предпочитали пищу более богатую белком. Известно только два случая, когда пережеванные зеленые органы были найдены в пищеварительном тракте мезозойских насекомых, и оба раза это были остатки хейролепидиевых, которых В.А. Красилов (Расницын, Красилов, 2000) считает проангиоспермами близкими к гнетовым. Вероятно, по своим физиологическим свойствам вегетативные органы хейролепидиевых, внешне похожие на брахифильных хвойных, были, как и у гнетовых, ближе к покрытосеменным, чем к другим голосеменным. Состав насекомых-фитофагов юры и раннего мела хорошо подтверждает описанную закономерность. На фоне многочисленных сосущих насекомых, ксилофагов, палинофагов и спермафагов список филлофагов поражает немногочисленностью. В сущности это немногие бабочки-минеры и палочники. Даже жуки семейства листоедов в это время представлены лишь протосцелинами, ближайшие современные родственники которых не объедают листьев, а обитают в пахикаульных стволах саговников. Среди многочисленных в раннем мелу скарабейд почти нет настоящих навозников, по мнению изучавшего их энтомолога Г.В. Николаева, это почти исключительно обитатели гниющей древесины. Известно, что обилие навозников хорошо коррелирует с обилием позвоночных-фитофагов. Из повреждений листьев чаще всего встречались мины, тоннели проложенные личинками насекомых в толще листа. Обитавшие в них личинки могли выбирать наиболее богатые белком ткани и избегать попадания в пищу скелетных элементов. Позвоночные этого времени, вопреки широко распространенным мнениям, также не обнаруживают приспособлений к питанию зелеными частями растений. Например, динозавр игуанодон назван так за сходство в строении его зубов с зубами растительноядных ящериц игуан. Однако и игуанодон, и его зубы были громадными и, конечно, игуанодон не мог питаться подобно игуане, откусывая маленькие кусочки мягких листьев. Чтобы получить достаточно пищи, игуанодон должен был бы, подобно слону, объедать крупные ветки, причем должен был пережевывать их, для чего его зубы совершенно не были приспособлены. Еще менее были приспособлены для питания ветвями деревьев зубы завропод. Не годились они и для собирания и переработки жесткой папоротниковой листвы. Представляется, что и те, и другие все же питались водной растительностью.

Как только в конце раннего мела распространились покрытосеменные, процент поврежденных насекомыми листьев резко возрос, хотя все это были листья древесных растений. Большинство повреждений по-прежнему составляли мины, краевых объеданий было относительно немного. Разнообразие листогрызущих насекомых увеличивалось очень медленно и, по-прежнему, его рост сильно отставал и от роста доли поврежденных листьев и от разнообразия сосущих насекомых. Положение меняется во второй половине позднего мела. В ориктоценозах местонахождений насекомых в значительном количестве появляются настоящие листоеды. Это, в первую очередь, листоеды-донациины, современные представители которых обитают на водной прибрежной растительности – тростниках и камышах. Одновременно, судя по изменению строения зубов, меняется и пищевой режим части динозавров. Они обзаводятся мощными зубными батареями, которые хорошо могли сопротивляться истиранию и измельчать пищу. Зубные батареи гадрозавров и рогатых динозавров состоят из сотен плотно пригнанных друг к другу зубов, их наружная эмаль образует гребешки, похожие на пластинки слоновьих зубов. Эти образования уже вполне пригодны для переработки высокоабразивной пищи, что мы и видим по копролитам, фоссилизированным навозным кучам, приписываемые утконосым динозаврам (Chin, Gill, 1996). Они состоят из измельченных кусочков древесины болотных кипарисов. Однако было бы преждевременным думать, что это и была основная пища гадрозавров. Клеточная структура древесины практически не изменена, то есть она не переваривалась. Скорее, основной пищей этих динозавров были травянистые водные и приводные покрытосеменные, которые переварились, а сохранились попавшие вместе с ними ветки деревьев. Именно для болотных кипарисов весьма высока вероятность попадания вместе с другой болотной растительностью в пищеварительный тракт динозавров. Характерно, что в копролитах нет остатков древесины покрытосеменных. Если бы гадрозавры питались в основном ветвями деревьев, они бы, конечно, не пренебрегали и покрытосеменными. Если допустить, что гадрозавры питались гелофитами, то неизбежно часть из них выдергивалась с корнями, с которыми в рот попадали высокоабразивные частицы грунта. Мягкая водная растительность истирала зубы сильнее, чем ветки деревьев. Под копролитами этих динозавров найдены норки навозников, заполненные более мелкими кусочками древесины, чем в основной массе копролита. Интересно, взрослые навозники отбирали для своих личинок более мелкие кусочки или дожевывали их? Ни то, ни другое не делают современные жуки-навозники.

Разнообразие консументов постоянно повышалось и скорость оборота фауны была весьма высокой. Это особенно заметно среди динозавров. Из местонахождений верхнего мела известно больше видов динозавров, чем за всю их предшествующую историю, хотя поздний мел составляет

лишь ее пятую часть. Увеличение шло в первую очередь за счет форм, которых предлагается считать травоядными. В то же время и динозавры, сохранившие прежний образ жизни, такие как завроподы, сохраняются в той мере, в которой сохраняются их местообитания. Среди насекомых мы также видим увеличение разнообразия за счет групп современного типа. Это можно видеть среди жужилиц, где распространяются представители Carabinae и Harpalinae, среди Scarabaeidea, где на фоне сохраняющихся детритофагов распространяются настоящие навозники и хрущи, в Северной Америке описаны первые ископаемые остатки навозных шаров (Roselli, 1939), частью описанных в ихнороде Coprinisphaera Sauer, 1956, частью оставшихся незадавленными (Genise et al., 2000), появляются многие подсемейства листоедов, а Rhynchophora представлены почти исключительно Curculionidae, ныне самым большим по числу видов семейством на Земле.

Потребление листьев насекомыми еще более возросло в начале палеогена (Д. Василенко, личное сообщение), вопреки утверждению К. Лабандейры (Labandeira, 2000) о его резком падении в ходе мел-палеогенового биотического кризиса. На это же указывает и обилие донациии в раннепалеоценовых экосистемах Дальнего Востока. В течение палеогена и у насекомых и у позвоночных шло в основном «качественное» развитие фитофагии – появлялись все новые группы фитофагов, но их общее обилие росло относительно мало. Среди насекомых листогрызущие еще заметно отставали по семейственному обилию от сосущих. Млекопитающие, судя по уровню специализации их зубов, были скорее филлофагами, чем потребителями травянистых растений. Низкий уровень фитофагии можно почувствовать по низким обилию и разнообразию высших трофических уровней. Для позвоночных было сформулировано представление о «дефиците хищников», в качестве которых выступали неспециализированные млекопитающие и нелетающие птицы (Раутиан, Каландадзе, 1995). «Дефицит» связывался с трудностью создания совершенного хищника. Более вероятным представляется ситуация, когда доступная продукция растительности и, соответственно, консументов первого порядка просто недостаточна для поддержания существования специализированных высокопродвинутых хищников, для таких экосистем лучше подходят малоспециализированные формы. Насекомые большей части эоцена не дают свидетельств широкого развития открытых ландшафтов с травянистой растительностью, в том числе и прибрежно-водной. Так в гигантской среднеэоценовой экосистеме Грин-Ривер на западе Северной Америки мелководья занимали не тростниковые заросли, а водорослево-бактериальные маты. Однако уже к концу эоцена положение меняется. Достаточно подробно изученная экосистема местонахождения Бембридж на острове Уайт, Англия не дает возможности однозначного истолкования. С одной стороны, доминант ориктоценоза местонахождения – муравьи рода *Oecophilla*, современные представители

которого строят гнезда из листьев деревьев, с другой, во многих группах, например в жуках, почти совсем нет ксилофагов, даже столь обильных в эоцене златок, зато часто встречаются хортобионты. Среди прямокрылых необыкновенно обильны медведки, тяготеющие к луговым местообитаниям. Необыкновенно много в ориктоценозе остатков жуков из рода *Scirtes*, обитающих на болотной растительности, довольно обильны и донациины. Среди макроостатков растений доминируют остатки тростников.

Значительный подъем фитофагии произошел в конце палеогена-начале неогена с распространением открытых ландшафтов и злаковников на всех континентах, хотя это распространение проходило не одновременно и в основном независимо. При этом, в образовании коадаптационных комплексов пастбищных растений и их консументов могли участвовать, особенно среди последних, совершенно разные компоненты. Тем не менее, у этого этапа развития травяных экосистем везде были важнейшие общие черты. Во-первых, везде травяные экосистемы впервые вышли на плакор и стали основным компонентом ландшафта. До этого травяные экосистемы занимали начальные стадии гидросерии и существовали в виде зарослей водных прибрежных гелофитов или лугов. Во-вторых, везде, даже в тропической зоне, они занимали области с сезонным климатом, где травянистые растения имели определенные преимущества. В-третьих, основная организация экосистемы была одной и той же: основные продуценты злаки, консументы первого порядка – крупные травоядные (копытные), мелкие травоядные позвоночные (чаще всего грызуны) и листогрызущие насекомые (саранчевые, бабочки, термиты). Важно, что многие из них (копытные, саранчевые и особенно термиты) способны потреблять сухие растения и уничтожать ветошь. В переработке ветоши активно участвуют и жуки, например, чернотелки (Мордкович, 1982), антициды и многие другие.

Главное экологическое достоинство травянистых растений – способность их быстрого восстановления после любых неблагоприятных воздействий, как биотических, так и абиотических. Особенно устойчивы многолетние злаки: огромная корневая система, биомасса которой может в несколько раз превышать биомассу надземных частей растений. За счет запасенных в корнях питательных веществ они могут очень быстро восстанавливаться и после морозов, и после засухи, и после объедания надземной части растения фитофагами, и позвоночными и беспозвоночными. Однако, будучи хорошо приспособленными к существованию при смене благоприятных и неблагоприятных условий, в стабильных условиях они проигрывают конкурентную борьбу за свет древесным формам. Поэтому травянистые растения наиболее распространены в зонах сезонного климата, в стабильных условиях тропической зоны они редки, а в дождевом тропическом лесу вообще почти не встречаются. Тем самым, распространение

злаковых биомов может маркировать переход от эквабиальной «теплой» биосферы к «холодной», зональной и сезонной.

Легко восстанавливаясь при объедании, злаковники способны поддерживать высокую биомассу и высокое разнообразие фитофагов, их хищников и паразитов. Стабильность биомассы продуцентов и консументов первых порядков создает преимущество специалистам перед генералистами, нарезанию экологического пространства на многочисленные экологические ниши, увеличивает обилие К-отобранных форм и обеспечивает прогрессивный характер эволюции и ее высокую скорость. Известно, что каждый из многочисленных видов африканских антилоп предпочитает определенные виды травы. Однако речь действительно должна идти о предпочтении, в случае необходимости любой вид травоядных может потреблять значительный спектр трав. Злаки не вырабатывают специфических защитных свойств, ни колючек, ни ядовитых веществ, потребители могут и не становиться олигофагами для преодоления защитных барьеров растений. Злаки, способные быстро отрастать после засыхания надземной части в неблагоприятных условиях, особенно «подходят» для потребления и насекомыми и позвоночными, в данном случае млекопитающими. Более того, злаковники формируются под постоянным воздействием пастбищных консументов, и, в конце концов, делаются зависимыми от них. Давно известно, что именно сбраживание стабилизирует злаковые биомы, иначе злаковники покрываются ветошью, превращаются в кочкарник и зарастают кустарником (Пачосский, 1917; Проханов, 1965; McNaughton, 1985; Knapp, Seastedt, 1986).

Распространение злаковников устанавливается по распространению семян злаков в семенных тафофлорах, а высокую продукцию можно оценить для насекомых по распространению саранчевых, бабочек и их хищников и паразитов. Среди позвоночных распространяются продвинутые копытные и лучшие за всю историю земли хищники – собаки и кошки. На то же указывают многочисленные находки навозников и их шаров. Интересно, что в Южной Америке, где, как считают, злаковники распространились раньше, существенно раньше распространяются и окаменевшие навозные шары. Неоген – время достижения наземными позвоночными наибольшего разнообразия в истории Земли. Наиболее выражен этот процесс был на северных континентах. Здесь возникают главные компоненты пастбищных экосистем – Bovidae в Азии и Equidae в Северной Америке (Жегалло, 2009).

Древнейшие значительные массивы открытых пространств саванново-го типа появились уже в среднем эоцене Южной Америки, о чем свидетельствуют результаты палинологических исследований и изучения палеопочв (Andreis, 1972). Одновременно появляются и многочисленные ископаемые остатки шаров навозных жуков (Genize, 1993), что может свидетельство-

вать об обилии травоядных копытных. В эоцене среди млекопитающих уже известны формы, считающиеся травоядными – нотоунгуляты и неполнозубые – глиптодонты (Simpson, 1983). Позднее к ним присоединяются литоптерны и своеобразные крупные грызуны. Вместе с сумчатыми хищниками этот комплекс образовывал хорошо сбалансированное сообщество и был разрушен только вторжением из Северной Америки арктогейных млекопитающих по Панамскому мосту

На территории Арктогеи (Евразия, Северная Америка и Африка) первые травоядные млекопитающие зарегистрированы уже в олигоцене Северной Америки, в раннем олигоцене, а, возможно, в позднем эоцене здесь найдены такие типично пастбищные насекомые, как мухи це-це, впоследствии сохранившиеся только в Африке, найдены и такие индикаторы открытых пространств как сетчатокрылые-немоптериды, также не сохранившиеся в Америке. В миоцене за счет обмена через Берингию на колоссальных просторах Арктогеи формируется единая пастбищная биота. Основу ее создавали злаки, известные по находкам семян с олигоцена, но давшие обширные злаковники только в миоцене. Анализ морфологии злаков позволяет рассматривать некоторые черты их эволюции, как прямое приспособление к стравливанию копытными. Распространение злаковников маркируется по характерным почвам в Северной Америке (Retallack, 1997), Африке (Retallack, 1992) и Азии (Касимов, 1988). Блок первичных консументов состоял прежде всего из бовид и лошадиных, среди насекомых это были саранчевые, бабочки, термиты, некоторые жуки. Впервые биомасса копытных стала достаточно велика, чтобы поддерживать таких совершенных хищников как собаки и кошки, по большей части саблезубые. Интересно, что в Южной Америке на совсем другой основе были созданы аналоги арктогейных копытных и сумчатые хищники, сходные с собакам и кошками, в том числе и сумчатый саблезуб. Среди насекомых возникает мощный комплекс копробионтов и падальщиков, способных переработать массу экскрементов и трупов за считанные дни (Genise, 2005). Все эти насекомые имеют многочисленных специализированных хищников и паразитов. Кроме прямых членов пастбищного консорциума среди насекомых есть значительное число форм, связанных с открытыми ландшафтами, такие как мухи-ктыри, жужжала и неместриниды, жуки-нарывники, роющие и песчаные осы, мирмелеонтидные сетчатокрылые и многие другие. Распространение пастбищных биомов кульминирует к концу миоцена, в мессинии, когда одновременно распространяются более продуктивные травы, способные к фотосинтезу C4-типа и значительно возрастает гипсодонтность зубов лошадиных (Retallack, 1997).

Позднее всего сформировался травяной пастбищный комплекс в Австралии. Пастбищные млекопитающие, и травоядные и хищные здесь состояли из сумчатых. Этот комплекс также обладал отдельными чертами

предыдущих, но не был столь продуктивным, что было показано впоследствии, когда местные навозники не смогли справиться с переработкой навоза ввезенного в Австралию скота.

Присутствие огромной биомассы корней подстегнуло почвообразовательный процесс и резко усилило депонирование в почве биогенов при сокращении объема поверхностного стока и увеличении подземного. Биогены стали поступать в озера постепенно и равномерно, вероятность их ударного поступления с цветением воды и заморами уменьшилась. Озера стали макрофитными и более олиготрофными. Увеличилось разнообразие долгоживущих консументов, особенно это заметно на разнообразии хищных жуков-плавунцов.

Проведенный анализ показал, что:

1. Травянистые растения, в том числе и злаковые, появляются уже в позднем мелу, но сначала имели ограниченное распространение и травяные биомы широко распространяются только в конце палеогена – начале неогена не одновременно и за счет разных компонентов, но по принципиально единой схеме на разных континентах.

2. Травяные биомы характеризуются весьма высоким биотическим разнообразием. С распространением травяных биомов разнообразие насекомых возрастает в большей степени, чем разнообразие растений.

3. Группы, процветающие на травяных биомах, появляются ранее как немногочисленные лесные формы. Так ведут себя млекопитающие, хищные жуки жужелицы и паразитические наездники.

4. У насекомых таксоны группы семейства дифференцируются в гораздо меньшей степени, чем таксоны группы вида (тысячи видов на род и десятки тысяч на семейство).

5. Хотя биомасса падает на порядок с каждой ступенью трофической пирамиды, разнообразие консументов растет.

6. Часто об изменении разнообразия травоядных насекомых удобнее судить по росту разнообразия их специализированных паразитов. Так остатки бабочек остаются весьма редкими и в неогеновых ориктоценозах, но сильное возрастание обилия их паразитов наездников свидетельствует о гораздо большей роли бабочек в экосистемах, чем может показаться на основе изучения их ископаемых остатков.

7. Свидетельством обилия травоядных служит совпадающее с распространением травяных биомов появление и обилие ископаемых шаров навозников и других пастбищных насекомых – падальщиков, паразитов позвоночных, таких как слепни, мухи це-це и других.

8. Пастбищные экосистемы характеризуются очень высоким уровнем продуктивности и совершенной способностью к саморегуляции, в первую очередь за счет очень высокого уровня переработки продукции растений, экскрементов и тропов. Навозники и падальщики – важнейший компонент

травяных экосистем, минимизирующий потери биогенов, особенно азота, в круговороте. Животные, охотно поглощающие веточный корм, способны препятствовать зарастанию пастбищ кустарником.

9. В озерных экосистемах сильнее всего возрастает разнообразие макрофитов и, в еще большей степени, консументов высших порядков, что может объясняться ростом степени олиготрофикации водоемов и ростом устойчивости их экосистем.

10. Если действительно в настоящее время имеет место перераспределение тепла по поверхности Земли, называемое «глобальным потеплением», имеет смысл переходить в зонах недостаточного и нерегулярного осадко-накопления от распашки к пастбищному скотоводству с перенесением производства зерна в зоны регулярных осадков. Низкое качество зерна, производимого в этих зонах, может, компенсироваться добавлением белковых присадок, а экономическая неэффективность покрываться за счет высоких цен на экологически чистые продукты пастбищного животноводства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д.* 1979. Особенности трофических взаимодействий типа «фитофаги-растения» в экосистемах пастбищ. Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука. С. 31–42.
- Жегалло В.И.* 2009. Исследования неогеновой биоты Монголии: некоторые результаты. Палеонтология Центральной Азии. Международная конференция к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ). М.: Палеонтологический ин-т. С. 43–45.
- Касимов Н.С.* 1988. Геохимия степных и пустынных ландшафтов. М.: изд-во МГУ, 254 с.
- Мордкович В.Г.* 1982. Роль жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) в степных экосистемах // Изв. СО АН СССР, сер. биол. Вып. 15. № 3. С. 103–109.
- Жерихин В.В.* 1993. Природа и история травяных биомов / З.В. Карамышева (ред). Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб-М.: Ин-т Географии РАН, Ботанический ин-т РАН, Российское Ботаническое об-во. С. 29–49.
- Жерихин В.В.* 1994. Генезис травяных биомов / А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. С. 132–137.
- Пачосский И.К.* 1917. Описание растительности Херсонской губернии. 2. Степи // Мат-лы по исследованию почв и грунтов Херсонской губ. Вып. 13. С. 1–278.
- Проханов Я.И.* 1965. Травяные равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение // Проблемы филогении растений. Тр. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 13. С. 124–154.
- Расницын А.П., Красилов В.А.* 2000. Первое подтверждение филлофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Каратау (Казахстан) // Палеонтол. журн. № 3. С. 73–81.

- Andreils R.R.* 1972. Paleosuelos de la formacion Musters (Eoceno medio), Laguna del MateProv. Dr Chubut, Rep, Argentina // *Rev. Asoc. Mineral., Petrol., Sedementol. Argentina*. V. 3. P. 91–97.
- Archer M.A.* 1981. A review of the origin and radiation of Australian mammals // *Ecol. biogeogr. Australia*. V. 3. P. 14365–1488.
- Berner R.A.* 1997. The Rise of Plants and their effect on weathering and atmospheric CO₂ // *Science*. V. 276. P. 544–545.
- Chin K., Gill B.D.* 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: Participants in a Cretaceous food web // *Palaaios*. V. 11. № 3. P. 280–285.
- Hungate B.A., Holland E.A., Jackson R.B. et al.* 1997. The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment // *Nature*. V. 388. P. 517–518.
- Hairston N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B.* 1960. Community structure, population control, and competition // *Amer. Naturalist*. V. 94. P. 421–425.
- Harper J.L.* 1969. The role of predation in vegetational diversity // *Brookhaven Symp. Biol.* V. 22. P. 48–62.
- Genize J.F.* 1993. Paleoi cnologia de insectos // *Rev. Soc. Entomol. Argentina*. V. 58. P. 104–116.
- Genize J.F.* 2005. The palaeontological significance of insect trace fossils in palaeosols. 3 Intern. Congress of Palaeoentomology / Programme and Abstracts. 7 - 11 February. 2005. Pretoria, 18.
- Genize J.F., Mangano M.G., Buatois L.A. et al.* 2000. Insect Trace fossil association in Paleosols: the Coprinisphaera Ichnofacies // *Palaaios*. V. 15. P. 49–64.
- McNaughton S.J.* 1985. Ecology of a grazing ecosystem: Serengety // *Ecol. Monogr.* V. 55. № 3. P. 259–294.
- Knapp A.K., Seastedt T.R.* 1986. Detritus accumulation limits productivity of tallgrass prairie // *Bio Science*. V. 36. № 10. P. 662–668.
- Retallack G.J.* 1992. Middle Miocene fossil plants from Fort Ternan (Kenya) and evolution of African grassland // *Paleobiology*. V. 18. P. 383–400.
- Retallack G.J.* 1997. Neogene expansion of the North American Prairie // *Palaaios*. V. 12. P. 380–390.
- Simpson G.G.* 1983. Splendid Isolation: Curious History of South American Mammals // *Yale Univ. Press*. 275 p.

СТЕПНЫЕ ПИРАМИДЫ ЕВРАЗИИ: УНИКАЛЬНЫЙ АРХИВ ГОЛОЦЕНОВЫХ ПАЛЕОПОЧВ

**В.А. Демкин¹, А.В. Борисов¹, Т.С. Демкина¹, Т.Э. Хомутова¹,
Б.Н. Золотарева¹, Н.Н. Каширская¹, Е.В. Демкина¹**

*¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН
demkin@issp.serpukhov.su*

На основе изучения подкурганных педохронорядов в сухих и пустынных степях юга России разработана концепция эволюции почв во второй половине голоцена. Предложен комплекс диагностических палеопочвенных показателей, отражающих природные условия в эпохи энеолита, бронзы, раннего железа и средневековья (IV тыс. до н.э. – XIV в. н.э.). Дана характеристика органического вещества и состояния микробных сообществ разновозрастных палеопочв и выявлены закономерности их вековой изменчивости. С использованием палеопочвенных и микробиологических данных реконструирована динамика климата в южнорусских степях за последние 6 000 лет, выявлены кризисные и оптимальные этапы в развитии природной среды за историческое время.

Ключевые слова: голоцен, степь, палеопочвы, эволюция, климат, археологические памятники, органическое вещество, микробные сообщества

ВВЕДЕНИЕ

В эпоху энеолита около 6 000 лет назад в евразийских степях появляется новый тип погребального обряда. Над могильной ямой стали сооружаться почвенно-грунтовые насыпи в виде полусферической или ступенчатой формы, вошедшие в отечественную научную литературу под названием курганы (рис. 1). Нередко их именуют степными пирамидами. Однако следует отметить, что известные всем египетские циклопические сооружения появились почти на 1 500 лет позже во время Древнего царства около 2 650 г.



Рис. 1. Степные пирамиды Евразии на Великом шелковом пути.

до н.э. (пирамида фараона Джосера). Размеры степных пирамид вполне сравнимы с их египетскими сородичами. Первоначальная высота некоторых курганов (Чертомлык, Солоха и др. на юге Украины) превышала 20 м, диаметр достигал 300–350 м. Наиболее крупная пирамида Хеопса имела высоту почти 147 м (сейчас 137 м), длину в основании – около 230 м. Курганный погребальный обряд просуществовал более 50 веков и исчез лишь в XV в. нашей эры. За это время археологические памятники подобного рода стали неотъемлемой частью степного ландшафта. Обычно они считаются объектами изучения археологии, этнологии и других гуманитарных наук и содержат информацию о духовной и материальной культуре народов, населявших степи в древности и средневековье. Исследования древних курганов южнорусских степей в последние десятилетия 20-го века особо примечательно все возрастающей волной интеграции археологии и естественных наук (Демкин, 1997). Нарастая как снежный ком, эти комплексные работы вовлекли в сферу общих интересов, с одной стороны, специалистов в области археологии, этнологии, истории, а с другой – почвоведения, палеоэкологии, микробиологии, минералогии, ботаники, зоологии и многих других дисциплин. Столь тесная интеграция упомянутых наук имеет свои причины. Во-первых, уже не вызывает сомнений, что грунтовые погребальные памятники древней и средневековой истории одновременно являются и памятниками природы. Под разновозрастными курганными насыпями

до наших дней сохранились почвы прошлых эпох, по стратиграфии и различным свойствам которых можно реконструировать историю развития природной среды и ее отдельных компонентов. Во-вторых, в курганных захоронениях в качестве атрибутов погребального обряда нередко встречаются растительные и животные остатки (древесина, кора, семена, кости и др.), которые дают возможность судить об особенностях древней флоры и фауны. И, наконец, в-третьих, использование разнообразных методов естественных наук в исследовании стратиграфии курганов, погребального инвентаря, минеральных и органических веществ из могильных ям позволяет уточнить и расширить существующие представления об истории степных племен, а зачастую и получить принципиально новые данные для решения тех или иных этноархеологических проблем. Поэтому погребальные археологические памятники (курганы) евразийских степей, на наш взгляд, являются уникальным историко-природным и палеопочвенным архивом (Демкин и др., 2005, 2008). Созданный руками древнего человека, он дает возможность получить достоверную и весьма разнообразную информацию о голоценовой истории развития природной среды и ее роли в жизни степных народов прошлых эпох.

В данной статье речь главным образом пойдет о древних палеопочвах степных пирамид Евразии – свидетелях и участниках прошедших бурных природных и исторических событий. Почвы служили основой палеоэкономике степных первобытных скотоводов и земледельцев эпохи бронзы, кочевников раннежелезного века и средневековья. Они поглотили пепел Санторина, впитали кровь сражений скифов с персами Дария I и с сарматами. В памяти почв сохранились колеи повозок древних ариев и караванов Великого шелкового пути. Клубы почвенной пыли, закрывающие степь до горизонта, поднимались под копытами лошадей воинов с «раскосыми очами» Атиллы, Чингис-хана и Тимура. Древние почвы евразийских степей не раз испытывали природные катаклизмы: засухи, пожары, пыльные и соляные бури. Однако периодически наступали времена благоденствия, когда степь расцветала всеми красками, в ковыле терялись всадники, бродили бесчисленные стада диких и домашних животных...

ОТРАЖЕНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В СВОЙСТВАХ ПАЛЕОПОЧВ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ ПАМЯТНИКОВ

На основе изучения подкурганных педохронорядов в степной зоне юга России нами выявлены основные диагностические палеопочвенные признаки, отражающие состояние и вековую динамику степени увлажнения климата во второй половине голоцена. К их числу относятся глубина залегания в почвенном профиле аккумуляции карбонатов, гипса и легкорастворимых солей, их запасы в слоях 0–50, 0–100 и 0–200 см соответ-

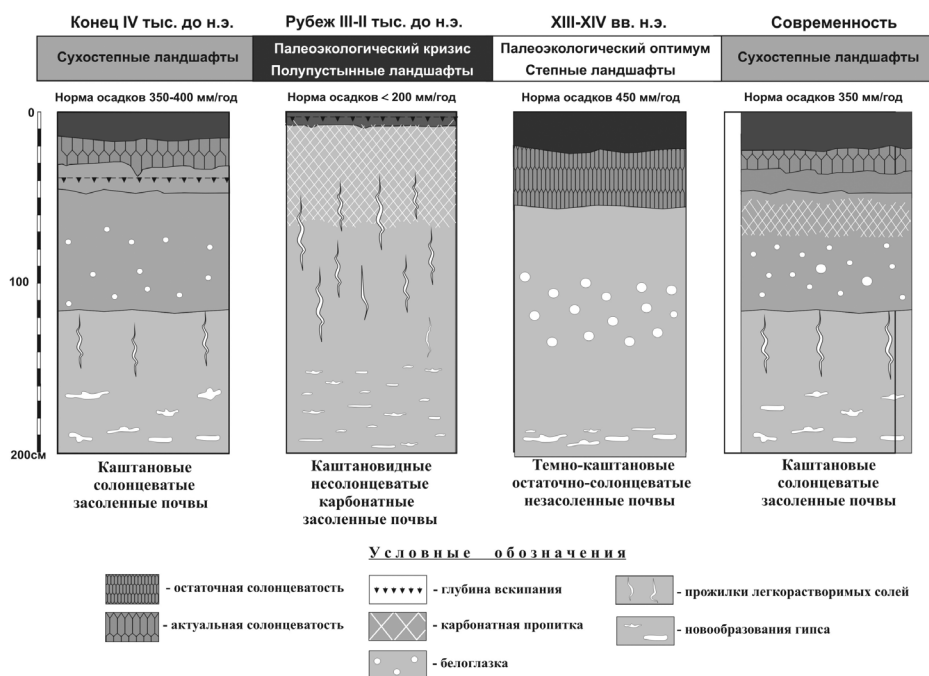


Рис. 2. Динамика почвенных свойств в связи с изменчивостью климата в голоцене.

ственно; формы новообразований карбонатов; степень выраженности признаков солонцеватости, цвет и структура солонцового гор.В1 и наличие/отсутствие в нем новообразований оксидов марганца; окраска и мощность гумусового гор.А1+В1; содержание и состав гумуса; величина магнитной восприимчивости в гор.А1. В аридные климатические эпохи (рис. 2) в почвенном профиле возрастали запасы легкорастворимых солей, гипса, карбонатов, зоны их аккумуляции перемещались ближе к поверхности; трансформировались формы новообразований карбонатов; уменьшались мощность гумусового слоя и содержание гумуса; интенсифицировались процессы ветровой эрозии и импульверизации солей с солончаков и акватории Каспийского моря. Напротив, при гумидизации климата происходило рассоление почвенно-грунтовой толщи, увеличивались содержание гумуса и величина магнитной восприимчивости в гор.А1, происходило рассолонцевание почв, в гор.В1 формировались обильные новообразования оксидов марганца. Кроме того, нами установлены микробиологические параметры, дающие контрастную характеристику микробного сообщества в степных палеопочвах в аридные и гумидные климатические периоды. К их числу относятся активная биомасса микроорганизмов и ее доля от суммарной микробной биомассы (C_{MB}) и $C_{орг}$ почвы; эколого-трофическая структура микробного сообщества; соотношение численности микроорганизмов,

использующих легкодоступное органическое вещество – растительные остатки и труднодоступное – гумус; индекс олиготрофности. Если, например, для палеопочв были характерны значительная биомасса активных микроорганизмов и их высокая доля от $C_{\text{МБ}}$ и $C_{\text{орг}}$ почвы, преобладание в эколого-трофической структуре микроорганизмов, использующих легкодоступные органические вещества, высокие значения отношения численности микробов, использующих растительные остатки и гумус, низкие величины индекса олиготрофности, то это свидетельствует о гумидизации климата, обусловившей в засушливой степной зоне увеличение продуктивности фитоценозов, а следовательно, большую биомассу поступающего в почву травяного растительного опада. Сравнительный анализ количественных и качественных показателей морфолого-химических и микробиологических свойств палеопочв подкурганных хронорядов дает возможность реконструировать направленность и масштабы вековой изменчивости атмосферной увлажненности, определить хронологическую позицию гумидных и аридных периодов в развитии климата за последние 6 000 лет. Выявляемые при этом закономерности эволюции почв в связи с динамикой климата являются основой для прогнозной оценки состояния почвенного покрова в условиях глобального изменения природной среды.

ПАЛЕОПОЧВЫ И КЛИМАТ ВОЛГО-УРАЛЬСКИХ СТЕПЕЙ В ГОЛОЦЕНЕ

Нами разработана концепция эволюции каштановых почв и динамики климата волго-уральских степей во второй половине голоцена, которая базируется на изучении подкурганных педохронорядов, приуроченных к различным природным районам. Исследовано свыше 500 археологических памятников (курганов), время сооружения которых относится к эпохам позднего энеолита, бронзы, раннего железа, средневековья и нового времени и охватывает хроноинтервал 6 000–300 лет назад. Ключевые объекты расположены в пределах сухих и пустынных степей Нижнего Поволжья и Южного Приуралья в ареалах современных темно-каштановых, каштановых и светло-каштановых почв (рис. 3). В концепции отражены закономерности пространственно-временной изменчивости каштанового почвообразования на региональном и фациальном уровнях, выявлена роль вековой динамики увлажненности климата в эволюции почв и изменчивости их свойств за последние 6 000 лет.

ПРИВОЛЖСКАЯ ВОЗВЫШЕННОСТЬ, подзоны темно-каштановых и каштановых почв. Исследования курганов проводились на девяти ключевых объектах, расположенных в различных природных районах возвышенности (Волгоградская область). Установлено, что в эпоху ранней бронзы (5 000–4 500 лет назад) доминировали темно-каштановые и каштановые



Рис. 3. Схема района исследований.

почвы различной степени засоленности и солонцеватости. По своим свойствам почвы в целом были близки современным. Во второй половине 3 тыс. до н.э. резко активизировались процессы соленакопления, дегумификации, окарбоначивания, эрозии почв, что привело к опустыниванию ландшафтов и развитию около 4 000 лет назад эродированных, засоленных, карбонатных каштановидных палеопочв. По организации профиля и морфолого-химическим свойствам они были весьма близки современным бурым почвам, развитым в настоящее время на буграх Бэра в низовьях Волги в полупустынной зоне. Следует отметить, что подобного облика палеопочвы, названные автором «лессовидными», были обнаружены под курганами возрастом около 4 000 лет в сухостепной зоне Северного Причерноморья (Герасименко, 2009). Во 2 тыс. до н.э. каштановидные палеопочвы эволюционировали в зональные каштановые почвы и солонцы, которые на протяжении последующих 30 веков изменялись преимущественно на уровне родовых признаков. Во второй половине 2 тыс. до н.э. (3 300–2 500 лет назад) в ряде районов Приволжской возвышенности выявлена эволюция каштановых почв в темно-каштановые со смещением природных границ к югу (юго-востоку). В целом же палеопочвы финала эпохи бронзы (15–13 вв. до н.э.) характеризовались большей гумусированностью и мень-

шей засоленностью по сравнению с предшествующим и последующим периодами. На протяжении эпохи раннего железа (3 500–1 600 лет назад) в составе почвенного покрова доминировали солонцеватые солончаковатые темно-каштановые и каштановые почвы, зачастую в комплексе с солонцами. Вместе с тем, в хроноинтервале 2 500–1 600 лет назад имела место динамика почвенных свойств на уровне родовых признаков. В частности, в 5 в. до н.э. и в 1 в. н.э. происходило некоторое рассоление почв, повышалась их гумусированность. Существенные преобразования палеопочвы претерпели в золотоордынское время (13–14 вв. н.э.). По сравнению с раннежелезным веком, в них резко снизились глубина залегания и содержание солей и гипса, произошла перестройка карбонатного профиля, увеличилось содержание гумуса, признаки солонцеватости приобрели остаточный характер. Палеопочвенные исследования вала Анны Иоанновны (сооружен в 1718–1720 гг.) показали, что за последние 300 лет произошло заметное увеличение засоленности фоновых каштановых почв с эволюционными преобразованиями на уровне родовых признаков. Сравнительный анализ свойств современных и погребенных почв дает основание полагать, что климат первой половины 18 в. был сравнительно влажным и холодным, что связано с влиянием Малого ледникового периода (Маундеровского минимума).

Около 5 000 лет назад количество атмосферных осадков было близко к их современному значению. В начале 3 тыс. до н.э. началась постепенная аридизация климата, продолжавшаяся на протяжении тысячелетия и достигшая максимума на рубеже 3–2 тыс. до н.э., когда норма осадков не превышала 150–200 мм/год. В конечном счете это привело к масштабному палеоэкологическому кризису в степях Восточной Европы, который характеризовался активизацией процессов соленакопления, дегумификации, окарбоначивания, эрозии палеопочв. Следует сказать, что в этот же период зафиксированы упадок и даже гибель древних цивилизаций Передней Азии в связи с опустыниванием ландшафтов и засолением земель. Однако уже в 18–17 вв. до н.э. началось смягчение климатических условий с увеличением степени атмосферной увлажненности. Пик этой гумидизации пришелся на вторую половину 2 тыс. до н.э. Очередной засушливый этап приходился на хроноинтервал конец 2 – первая треть 1 тыс. до н.э. Савромато-сарматская эпоха раннежелезного века (2 600–1 600 лет назад) характеризовалась чередованием влажных и засушливых периодов длительностью не более 200–300 лет. Повышение атмосферной увлажненности наблюдалось в 6–5 вв. до н.э., 1 и 4 вв. н.э., снижение – в 4–2 вв. до н.э. и во 2–3 вв. н.э. На наш взгляд, наиболее значительное увлажнение климата за историческое время имело место в 12–14 вв. н.э., когда среднегодовое количество атмосферных осадков превышало современную норму на 80–100 мм. В природном отношении этот период можно характеризовать как средневековый климатический оптимум.

СРЕДНЕРУССКАЯ ВОЗВЫШЕННОСТЬ, подзона каштановых почв. Исследования проводились на территории Донской гряды (юго-восточная оконечность Среднерусской возвышенности) в Волгоградской области. В природном отношении данный участок приурочен к зоне сухих степей с каштановыми почвами.

Сравнительный анализ морфологических и химических свойств палеопочв археологических памятников, сооруженных в середине 3 тыс. до н.э. (курганы) и на рубеже 13–12 вв. до н.э. («святилище»), а также современных фоновых почв дали возможность судить о закономерностях почвообразования и динамики климатических условий на юго-востоке Среднерусской возвышенности на протяжении 3–2 тыс. до н.э. Подкурганные палеопочвы весьма существенно отличаются от палеопочвы, погребенной под насыпью «святилища». На рубеже 13–12 вв. до н.э. на исследуемом участке были развиты не каштановые (как под курганами и в настоящее время), а темно-каштановые почвы. Они характеризовались мощным гумусовым профилем черной окраски, высокими гумусированностью и микробной активностью, отсутствием солонцеватости, выщелоченностью от легкорастворимых солей и гипса, глубоким залеганием карбонатного горизонта, величиной магнитной восприимчивости в гор. А1 около 100×10^{-5} единиц СИ. Перечисленные почвенные свойства свидетельствуют о повышенной атмосферной увлажненности в период создания и функционирования памятника. Полученные палеопочвенные данные свидетельствуют о существенной динамике природных условий в сухих степях Среднерусской возвышенности на протяжении бронзового века. 3 тыс. до н.э. характеризовалось нарастанием засушливости климата, которая достигла максимума скорее всего в конце данного хроноинтервала. В первой четверти 2 тыс. до н.э. началось смягчение климатических условий. В результате повышения атмосферной увлажненности в хроноинтервале 4 000–3 300 лет назад произошла эволюция каштановидных эродированных почв в каштановые и затем в темно-каштановые. Это привело к миграции границ почвенно-географических подзон к юго-востоку (югу). В дальнейшем (конец 2 – первая четверть 1 тыс. до н.э.) вновь наступил засушливый период, обусловивший очередной сдвиг природных рубежей, но к северо-западу (северу), и эволюционные преобразования почв, теперь уже темно-каштановых в каштановые, которые занимают доминирующее положение в почвенном покрове последние 2 500 лет. Сравнительный анализ свойств современных и погребенных почв, масштабы изменчивости их таксономической принадлежности (род, подтип) позволяют считать, что количество атмосферных осадков в исследуемом регионе в середине 3 тыс. до н.э. на 40–50 мм было меньше по сравнению с современностью (360 мм/год). Во второй половине 2 тыс. до н.э. оно превышало современные среднегодовые показатели не менее чем на 50–60 мм.

СЕВЕРНЫЕ ЕРГЕНИ, подзона каштановых почв. Территорию Северных Ергеней, протяженность которых между долинами Волги и Дона составляет около 100 км, занимают пустынные и сухие степи соответственно со светло-каштановыми и каштановыми почвами. Причем смена зон происходит с востока на запад. Граница между ними языковатая, нередко встречаются островные ареалы сухостепных ландшафтов в пределах пустынно-степных, и наоборот.

Проведены исследования курганов, расположенных на западном склоне Северных Ергеней, в пределах сухостепной зоны (Волгоградская область). Время сооружения археологических памятников относится к эпохам позднего энеолита, средней бронзы и раннего железного века (6 000–1 800 лет назад). Впервые в практике почвенно-археологических исследований в Нижнем Поволжье были изучены палеопочвы позднего энеолита (первая четверть 4 тыс. до н.э., новоданиловская культура, датировка по ^{14}C 5780±150 лет назад (ИГАН-2401). Погребенные почвы этого времени диагностированы как темно-каштановые маломощные несолонцеватые глубоко солончаковатые.

Полученные палеопочвенные данные позволили решить ряд важных вопросов, связанных с реконструкцией ландшафтных и климатических условий района исследований. Можно утверждать, что в первой половине 4 тыс. до н.э. климатические условия отличались повышенной атмосферной увлажненностью. Именно этим объясняется формирование на месте нынешних каштановых почв высоко гумусированных темно-каштановых, содержание гумуса в которых (гор.А1) было не менее 5–6 %. В течение первой половины 3 тыс. до н.э. темно-каштановые почвы эволюционировали в каштановые, то есть произошел сдвиг природных рубежей к западу (юго-западу). Дальнейшее нарастание аридизации климата во второй половине 3 тыс. до н.э. инициировало дефляцию упомянутых почвенных подтипов, обусловило значительное засоление почвенно-грунтовой толщи, дегумификацию, перестройку карбонатного профиля и в конечном счете привело к формированию на рубеже 3–2 тыс. до н.э. эродированных каштановидных почв. В первой половине 2 тыс. до н.э. на севере Ергеней наступила очередная смена условий почвообразования, обусловленная постепенным ростом степени атмосферной увлажненности. К началу эпохи поздней бронзы (18–17 вв. до н.э.) произошло вторичное формирование ареалов каштановых и светло-каштановых солонцеватых засоленных почв на месте каштановидных. Морфолого-стратиграфические особенности погребенных почв дают основания считать, что в конце 1 тыс. до н.э. – начале 1 тыс. н.э. в пределах исследуемого района существовали сухостепные ландшафты, а следовательно, условия почвообразования были близки современным. Вместе с тем, сравнительный анализ отдельных свойств разновозрастных палеокаштановых почв и палеосолонцов сарматского времени свидетель-

ствуется об их некоторой временной динамике. Однако масштабы изменчивости отмеченных параметров не привели к изменению облика палеопочв на таксономическом уровне типа (подтипа) и касались лишь родовых признаков. 4–2 вв. до н.э. (раннесарматское время) отличались сравнительно высокой засушливостью климата. В 1–2 вв. н.э. (среднесарматское время) отмечалось некоторое увеличение увлажненности, а затем вновь наступил сравнительно аридный период, приходившийся на вторую половину 2 – первую половину 3 вв. н.э. (позднесарматское время).

СЕВЕРНЫЕ ЕРГЕНИ, подзона светло-каштановых почв. Проведены палеопочвенные исследования курганных могильников, расположенных в 80 км к юго-западу от г. Волгограда. В почвенно-географическом отношении исследуемый участок находится 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. Исследованы палеопочвы разновозрастных курганов бронзового века, которые датируются рубежом 4–3 тыс. до н.э. (ямная культура) и 19–17 вв. до н.э. (посткатакомбное время).

Палеопочва ямного времени относилась к каштановой (тогда как современные фоновые представлены светло-каштановыми почвами). Для нее были характерны: сравнительно высокая гумусированность, отсутствие солонцеватости, значительные запасы легкорастворимых солей и гипса, близкое залегание к поверхности их аккумуляций, слабая текстурная дифференцированность профиля, хорошая оформленность карбонатного горизонта, обильная и крупная белоглазка, отсутствие белесоватости в гор. А1. Сочетание перечисленных признаков и свойств в почвенно-грунтовой толще свидетельствует о начале заметных изменений условий почвообразования от относительно гумидных к более засушливым. Палеопочва посткатакомбного времени (19–17 вв. до н.э.) относится к светло-каштановой солонцеватой солончаковой. Ее свойства заметно отличаются от ямной палеопочвы. Прежде всего это касается появления признаков солонцеватости на фоне несколько меньшей засоленности. Резко усилилась степень текстурной дифференциации верхней части профиля. Запасы гипса увеличились вдвое. Несколько возросла величина магнитной восприимчивости в гор. А1 и В1. Снизилась щелочность в средней части профиля. При прежнем размере количество белоглазки увеличилось почти в два раза. Приведенные факты свидетельствуют о заметных различиях в условиях почвообразования, существовавших на протяжении 19–17 вв. до н.э. по сравнению с таковыми на рубеже 4–3 тыс. до н.э. Особенности почвенных свойств дают основания говорить о некотором увеличении увлажненности климата в первой четверти 2 тыс. до н.э.

ЮЖНЫЕ ЕРГЕНИ, подзона светло-каштановых почв. Палеопочвенные исследования археологических памятников проводились в Ики-

Бурульском районе Республики Калмыкия. Территория расположена в пустынно-степной зоне со светло-каштановыми почвами. Время сооружения изученных курганов относится к раннему и среднему этапам бронзового века (5 000–4 000 лет назад).

Установлено, что на рубеже 4–3 тыс. до н.э. (майкопская культура) в исследуемом районе доминировали светло-каштановые слабосолонцеватые солончаковатые (или глубоко солончаковатые) палеопочвы. Они характеризовались значительной мощностью гумусового горизонта A1+B1, текстурной дифференцированностью, равномерным профильным распределением легкорастворимых солей и гипса при сравнительно небольшом их содержании и отсутствии аккумуляций до глубины 150–200 см, хлоридно-натриевым типом химизма, хорошо развитым карбонатным горизонтом, наличием многочисленных новообразований оксидов марганца в гор. B1, B2, BC. Палеопочвы раннекатакомбного времени (третья четверть 3 тыс. до н.э.) еще сохранили прежние подтиповую таксономическую принадлежность и морфолого-стратиграфическую организацию профиля. Вместе с тем, некоторые свойства и признаки заметно изменились. Несколько уменьшилась средняя мощность гумусового горизонта, причем мощность гор. A1 стала сильно варьировать (от 5 до 12 см). Резко возросли запасы легкорастворимых солей (в три раза) и гипса (в пять раз). В нижней половине профиля появились их мощные аккумуляции, тип засоления здесь изменился на хлоридно-сульфатно-кальциевый при сохранении хлоридно-натриевого в вышележащей метровой толще. Среди морфолого-химических характеристик карбонатного профиля претерпел преобразования лишь средний размер белоглазки, который вдвое уменьшился. Существенные эволюционные изменения палеосветло-каштановых почв пришлось на последнюю четверть 3 тыс. до н.э. (раннекатакомбная культура), что в итоге привело к формированию каштановидных карбонатных несолонцеватых солончаковых почв. Коренным образом трансформировалась верхняя часть профиля: изменилась окраска; в полтора раза уменьшилась мощность гумусового горизонта; исчезли текстурная дифференциация, признаки солонцеватости, марганцевые новообразования. Произошла перестройка карбонатного профиля, вскипание отмечалось с поверхности. При сохранении прежних запасов в слое 0–200 см в верхней полуметровой толще имело место перераспределение карбонатов, обусловленное интенсификацией их восходящей миграции. В результате содержание CaCO_3 в гор. B2сa снизилось с 13–14 до 7 %, а в гор. A1 и B1 возросло с 0 до более чем 5 %. Произошло разрушение белоглазки, ведущее место заняли пропиточные и дисперсные формы новообразований. По сравнению с предшествующим временем запасы легкорастворимых солей и гипса в двухметровой почвенно-грунтовой толще также не изменились. Однако отмечено их перераспределение с формированием еще одной зоны аккумуляции

в гор.В2. Содержание солей здесь возросло почти в три раза, гипса – в семь раз. Тип засоления палеопочвы стал хлоридно-сульфатно-натриевый. Во всем профиле увеличилась щелочность, особенно сильно в верхних горизонтах (на 1.5 единицы pH). Современная фоновая почва по морфологическим и химическим свойствам весьма близка к палеопочве ямного времени. Среди же отличий следует отметить большее среднепрофильное содержание легкорастворимых солей (в 1.5 раза) и гипса (в 1.4 раза); наличие их аккумуляций, приуроченных к средней части профиля (50–100 см); более резкая дифференциация между гор.А1 и В1 по содержанию ила и глины; наличие признаков осолодения; более глубокое залегание линии вскипания и зоны аккумуляции карбонатов.

Рассмотренные особенности палеопочв, погребенных под разновозрастными курганными насыпями, позволяют предложить следующую концептуальную модель педогенеза на территории Южных Ергеней для хроноинтервала 5 000–4 000 лет назад. На протяжении времени существования майкопской, ямной и раннекатакомбной культур (5 000–4 300 лет назад) в регионе доминировали светло-каштановые солонцеватые солончаковатые почвы. В ходе их развития в течение этих семи веков произошла интенсификация процессов соле- и гипсонакопления в верхней двухметровой почвенно-грунтовой толще, причем значительное место занимала эоловая аккумуляция хлоридов натрия. В катакомбное время (4 300–4 100 лет назад) произошло резкое изменение условий почвообразования, вызвавшее катастрофическую дефляцию верхних почвенных горизонтов, активную миграцию к поверхности карбонатов, легкорастворимых солей, гипса. В дальнейшем в связи с изменениями природной среды каштановидные почвы вновь эволюционировали в светло-каштановые. Этот процесс начался уже в посткатакомбное время (18–17 вв. до н.э.) и в целом завершился в эпоху поздней бронзы (16–13 вв. до н.э.).

Полученные палеопочвенные материалы позволяют реконструировать динамику климата в исследуемом регионе на протяжении бронзового века. Особенности свойств почв майкопского времени свидетельствуют о том, что их развитие пришлось на смену сравнительно гумидных условий почвообразования более аридными. Например, это подтверждается формированием хлоридно-натриевого типа засоления почвенно-грунтовой толщи при небольшом содержании легкорастворимых солей и отсутствии их аккумуляции. Как известно, в аридные эпохи в Нижнем Поволжье возрастает число пыльных бурь, усиливается процесс импульверизации солей с акватории Каспия. На протяжении 3 тыс. до н.э. засушливость климата постепенно нарастала и скорее всего достигла максимума в последней трети этого хроноинтервала. В итоге процесс аридизации завершился палеоэкологическим кризисом, вызвавшим интенсивную дефляцию почв. Возможно, последней в определенной степени способствовала и хозяй-

ственная деятельность древнего человека, в частности, скотоводство. Результаты биоморфного исследования подкурганных палеопочв также свидетельствуют о резком ухудшении палеоэкологической ситуации на юге Ергеней в конце III тыс. до н.э. (Гольева, 2000). Также можно отметить, что практически идентичная схема динамики климата в эпоху бронзы предложена К.В. Кременецким (Кременецкий, 1997) для территории Северных Ергеней на основе палинологических данных.

ПРИКАСПИЙСКАЯ НИЗМЕННОСТЬ, подзона светло-каштановых почв. Исследуемая территория, расположенная в пределах Прикаспийской низменности, входит в полупустынную (или пустынно-степную) почвенно-географическую зону. Изученный курганный могильник приурочен к раннехвалынской равнине в Волгоградском Заволжье. Время сооружения изученных курганов относится к эпохе бронзы (рубеж 3–2 тыс. до н.э. и 16–15 вв. до н.э.), раннежелезному веку (3–4 вв. н.э.) и Средневековью (13–14 вв. н.э.).

Установлено, что в полупустынном Заволжье за последние 4 000 наиболее существенные изменения почв пришлось на эпохи средней и поздней бронзы (конец 3–2 тыс. до н.э.). В течение этого времени каштановидные несолонцеватые карбонатные почвы эволюционировали в светло-каштановые солонцеватые и солонцы, появилась комплексность почвенного покрова. В раннем железном веке и в средневековье изменения почв не превышали таксономического ранга типа (подтипа). Наиболее заметные преобразования почвенных свойств на протяжении этих эпох отмечены в золотоордынское время (13–14 вв. н.э.): увеличение гумусированности, уменьшение засоленности, перестройка карбонатного профиля. Полученные палеопочвенные данные дают возможность получить представления о климатических условиях, существовавших в исследуемом регионе на протяжении нескольких культурно-хронологических этапов эпох бронзы, раннего железа и средневековья. По нашему мнению, на рубеж 3–2 тыс. до н.э. (полтавкинская культура) пришлось начало аридизации климата, вероятно, продолжавшейся вплоть до эпохи поздней бронзы. В 16–15 вв. до н.э. (срубная культура) наступило увеличение атмосферной увлажненности с максимумом скорее всего в 14–13 вв. до н.э. В конце 3 в. н.э. (позднесарматская культура) наметилась тенденция гумидизации климата, получившая развитие в IV в. в качестве «микроплювиала». Среди исследованных хрооинтервалов наиболее влажными условиями характеризовался климат золотоордынского времени (13–14 вв. н.э.).

Другая исследованная курганная группа в полупустынном Заволжье расположена на второй надпойменной террасе Волго-Ахтубы. Время сооружения памятников относится к 1–3 вв. н.э. (средне- и позднесарматская культуры). Сравнительный анализ строения и свойств подкурганных и современных светло-каштановых почв дает основания высказать следу-

ющие соображения об истории почвообразования и состоянии природной среды в первые века новой эры на территории пустынно-степного Заволжья. Преобразования почв и почвенного покрова не носили кардинального характера и касались лишь некоторого уменьшения степени засоленности почвенно-грунтовой толщи и увеличения мощности гумусового горизонта. Они были обусловлены повышенной атмосферной увлажненностью в 1 – начале 2 вв., которая сменилась сравнительно засушливыми климатическими условиями к середине 2 в. Изменение среднегодовой нормы осадков за этот период, на наш взгляд, составляло не более 30–50 мм.

ПОДУРАЛЬСКОЕ ПЛАТО, подзона темно-каштановых почв. Почвенно-археологические исследования проводились в Западно-Казахстанской области Республики Казахстан. Территория входит в зону сухих степей с темно-каштановыми почвами. Изученный курганный могильник расположен на левом коренном берегу р. Илек (приток р. Урал). Сооружение курганов датируется серединой 3 тыс. до н.э. (ямная культура), 17–16 вв. до н.э. (алакульская культура) и 5 в. до н.э. (савроматская культура).

Полученные палеопочвенные данные свидетельствуют о том, что на протяжении последних 4 500 лет почвы исследуемого региона прошли сложный циклический путь развития с неоднократными преобразованиями свойств на уровне подтипа. Так, в ямное время (середина 3 тыс. до н.э.) на территории левобережного Илека были развиты темно-каштановые палеопочвы, которые, скорее всего, в конце 3 – начале 2 тыс. до н.э. эволюционировали в каштановые, а затем во второй половине 2 тыс. до н.э. – вновь в темно-каштановые. На протяжении последних 2 500 лет изменения почв не превышали таксономического ранга рода (степень солонцеватости, засоленности, гумусированности). Выявленные закономерности педогенеза определялись динамикой климата, прежде всего количеством атмосферных осадков. Палеопочвенные данные дают основания считать, что в конце 3 – первой половине 2 тыс. до н.э. в сухостепной зоне Южного Приуралья имела место аридизация климата. В середине 1 тыс. до н.э. произошло кратковременное, но существенное повышение атмосферной увлажненности. Климатические условия, наиболее близкие современным, существовали в середине 3 тыс. до н.э. Реконструированное среднее количество атмосферных осадков (по результатам магнитных измерений, Демкин и др., 2003) составляло в савроматское время (2 500 лет назад) 300 мм/год, тогда как в алакульское (3 700–3 600 лет назад) – всего 230 мм/год. В середине 3 тыс. до н.э. (4 500 лет назад) и в настоящее время оно было одинаковым (280 мм/год).

Таким образом, выявленные региональные особенности каштанового педогенеза и изменчивости увлажненности климата дают возможность получить общую картину истории развития природной среды волго-уральских степей во второй половине голоцена. Полученные данные свидетельствуют, что закономерности эволюции каштановых

почв в целом были однонаправленными и метакхронными. На протяжении 4–3 тыс. до н.э. эволюция почв происходила на уровне подтипов от темно-каштановых к каштановым, от каштановых к светло-каштановым со смещением границ почвенных подзон к северу. Смещение границ природных зон (подзон), вероятно, происходило лишь в пограничной полосе шириной в несколько десятков километров. В каждом из исследованных районов отчетливо прослеживается усиление аридизации климата во второй половине 3 тыс. до н.э. Увеличение засушливости вызвало интенсификацию процесса дефляции, обусловило значительное засоление почвенно-грунтовой толщи, дегумификацию и окарбоначивание почвенного профиля. В конечном счете это привело к опустыниванию ландшафтов, палеоэкологическому кризису и формированию на рубеже 3–2 тыс. до н.э. на водоразделах и высоких речных террасах, древнеморской равнине каштановидных почв, представляющих собой эродированные зональные почвы каштанового ряда близкие по облику к бурым полупустынным. В первой половине 2 тыс. до н.э. в волго-уральских степях наступила очередная смена условий почвообразования, обусловленная ростом степени атмосферной увлажненности. К середине 2 тыс. до н.э. произошло вторичное формирование ареалов зональных каштановых почв и солонцов на месте каштановидных. Отмеченные изменения природной среды сопровождались увеличением содержания гумуса и возрастанием мощности гумусового горизонта почв, интенсификацией нисходящей миграции легкорастворимых солей и гипса, перестройкой карбонатного профиля. В итоге около 3 500 лет назад сформировался современный облик структуры почвенного покрова. В первой половине 1 тыс. до н.э. почвы региона приобрели большие черты аридности: усилились солонцеватость и засоленность, несколько снизилось содержание гумуса. Вместе с тем, в хроноинтервале 2 500–1 600 лет назад имела место динамика почвенных свойств на уровне родовых признаков. В частности, в 5 в. до н.э. и в 1–2 вв. н.э. происходило некоторое рассоление почв, повышались их гумусированность. Существенные преобразования палеопочвы претерпели в золотоордынское время (13–14 вв. н.э.). По сравнению с раннежелезным веком в них резко снизились глубина залегания и содержание солей и гипса, произошла перестройка карбонатного профиля, заметно увеличилось содержание гумуса, признаки солонцеватости приобрели остаточный характер. На территории Северных Ергеней в пограничной полосе произошла экспансия сухостепных ландшафтов в пределы пустынно-степных с эволюцией почв на уровне подтипа (светло-каштановых солонцеватых солончаковатых почв в каштановые остаточные-солонцеватые глубоко солончаковатые). В природном отношении данную историческую эпоху можно характеризовать как средневековый климатический оптимум.

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ГОЛОЦЕНОВЫХ ПАЛЕОПОЧВ

Как известно, в результате погребения палеопочв под курганными насыпями их органическое вещество (гумус) претерпевает определенные изменения (диагенез), прежде всего обусловленные изоляцией почвенного профиля от воздействия факторов внешней среды (Иванов, 1992; Демкин, 1997). В изучении характера и закономерностей трансформации гумуса палеопочв археологических памятников степной зоны достигнуты определенные успехи, однако еще остается достаточно широкий круг нерешенных вопросов. В частности, к ним относятся определение скорости процесса дегумификации; оценка степени исходной сохранности фракционно-группового состава гумуса и, следовательно, возможности использования этого параметра для реконструкции климатических условий; выявление роли условий почвообразования (климатические, литологические, геоморфологические и др.), существовавших в момент сооружения кургана, в дальнейших диагенетических преобразованиях гумусового профиля погребенных почв. С целью решения этих проблем нами проведены исследования палеопочв историко-археологических памятников в каштановой зоне Нижнего Поволжья на территории Приволжской возвышенности и Северных Ергеней. Объектами изучения послужили разновозрастные курганы эпох бронзы (16–15 вв. до н.э., срубная культура), раннего железа (1–2 и 2–3 вв. н.э., средне- и позднесарматская культуры соответственно), развитого средневековья (13–14 вв. н.э., золотоордынское время), а также вал Анны Иоанновны, сооруженный в 1718–1720 гг. (18 в. н.э.).

Для реконструкции климатических условий развития каштановых палеопочв в различные исторические эпохи использованы следующие характеристики: потери запасов углерода из гумусового (A1+B1) горизонта и распределение потерь по профилю, средняя за период от погребения почвы до настоящего момента скорость минерализации гумуса, тип гумуса, выраженный отношением Сгк/Сфк, степень гумификации органического вещества, Сгк, % Собщ. Запас гумуса в современной каштановой целинной почве составляет 3.678 ± 0.38 кг С/м² для слоя 0–30 см. Количественные изменения запасов углерода в палеопочвах показали, что величина диагенетических потерь гумуса колеблется от 0.963 до 2.614 кг С/м² и связана с длительностью пребывания почвы в погребенном состоянии (рис. 4, $r=0.936$ $p<0.05$). Распределение потерь из гумусового слоя (A1+B1) почв отличается. В палеопочвах 16–15 вв. до н.э. и 2–3 вв. н.э. относительное увеличение потерь гумуса увеличивается с глубиной. В палеопочвах 1–2, 13–14 и 18 вв. н.э. основные потери гумуса приходятся на верхний 5-сантиметровый слой гор. A1. Далее с глубиной величина потерь либо постепенно снижается, либо в гор. B1 они не фиксируются. За период погребения почв средняя скорость минерализации гумуса (рис. 4), напротив, увеличивает-

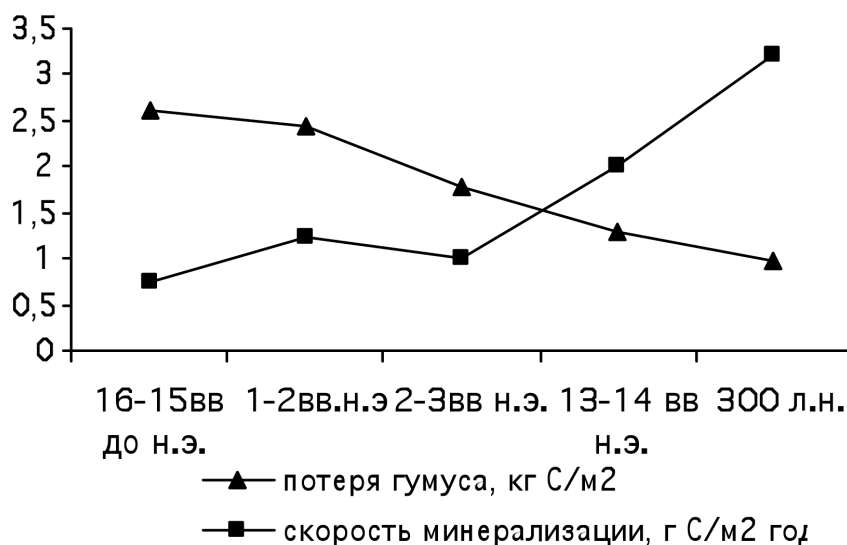


Рис. 4. Динамика потерь гумуса и средние скорости минерализации органического вещества каштановых погребенных почв.

ся с уменьшением времени пребывания почвы в погребенном состоянии с 0.73 г С/м² в год (16–15 вв. до н.э.) до 3.21 г С/м² год (18 в. н.э.). Эти данные подтверждают предположения о том, что основные потери гумуса в подкурганных палеопочвах происходят в первые 100–300 лет после сооружения археологического памятника (Демкин, 1997).

Анализ фракционно-группового состава гумуса и характер распределения его потерь позволяет выделить периоды развития каштановых почв в более засушливых (16–15 вв. до н.э. и 2–3 вв. н.э.) и более влажных (1–2 и 13–14 вв. н.э.) климатических условиях, чем в настоящее время. Эти данные согласуются с результатами реконструкции динамики палеоклиматических условий на исследуемой территории Нижнего Поволжья во второй половине голоцена, выполненные на основе изучения морфолого-химических, микробиологических и магнитных свойств подкурганных палеопочв (Демкин и др., 2007; Alekseeva et al., 2007). Наши данные свидетельствуют о том, что с увеличением атмосферной увлажненности нарастает гумификация органического вещества. При этом доля гуминовых кислот увеличивается в среднем до 30–35 %, тогда как в аридные периоды она составляет лишь 14–18 %. Состав гумуса исследуемых палеопочв в засушливые климатические эпохи изменялся от фульватного с отношением Сгк/Сфк равным 0.6 (16–15 вв. до н.э.) до гуматно-фульватного с отношением Сгк/Сфк 1.08 (2–3 вв. н.э.). В относительно влажные периоды состав гумуса каштановых палеопочв изменялся от гуматно-фульватного (1–2 вв. н.э.) до гуматного (13–14 вв. н.э.). Отношение Сгк/Сфк составля-

ло 0.9 и 1.6 соответственно. В целом полученные данные дают основания предполагать, что в эволюции природной среды нижневолжских степей с эпохи поздней бронзы (2 тыс. до н.э.) к настоящему времени имела место тенденция усиления континентальности климата.

МИКРОБИОТА ПОДКУРГАННЫХ ПАЛЕОПОЧВ

Впервые показано, что в палеопочвах разновозрастных археологических памятников (курганов) степной зоны до настоящего времени сохранились микробные сообщества, отражающие состояние и динамику условий почвообразования в прошлые исторические эпохи. Этому способствовали адаптационные механизмы выживания почвенных микробных сообществ (анабиоз, переход бактерий в наноформы и др.) в неблагоприятных экологических условиях, причем с сохранением ряда микробиологических параметров, отражающих палеоклиматические условия на момент создания курганный насыпи.

С использованием метода ^{14}C атомной масс-спектрометрии впервые определен возраст микробной фракции, выделенной по разработанной нами методике (Хомутова и др., 2004; Khomutova et al., 2007) из различных горизонтов подкурганной (1 в. н.э.) и современной каштановых почв Северных Ергеней. В современной каштановой почве возраст микробных сообществ увеличивается в глубь профиля от ~100 (гор.А1) до ~3300 лет (гор.В2), что обусловлено снижением поступления свежего органического вещества и уменьшением доли метаболизирующих микроорганизмов от их общей массы. Возраст микробной фракции в гор.А1 палеопочвы составляет около 2 000 лет, то есть совпадает со временем создания кургана по археологической датировке. В гор.В2 погребенная и фоновая почвы имеют незначительные различия по возрасту, который определяется периодом значительных палеоклиматических изменений 4 000–3 500 лет назад, повлекших существенные эволюционные преобразования почв и перестройку их микробного сообщества.

Смена аридных и гумидных климатических периодов фиксировалась в структуре микробных сообществ палеопочв на эколого-трофическом, метаболическом и генетическом уровнях. В относительно влажные эпохи (19–17 вв. до н.э., 1, 4 и 13–14 вв. н.э.) в эколого-трофической структуре возрастала доля микроорганизмов, использующих легкодоступные органические вещества и снижался коэффициент олиготрофности. В связи с аридизацией климата на протяжении 3 тыс. до н.э. прослеживается снижение активной биомассы микроорганизмов, уменьшение доли $C_{\text{микр}}$ в $C_{\text{орг}}$ и нарастание олиготрофности (таблица 1).

Принципиально новыми являются данные о пространственно-временной изменчивости эколого-трофической структуры микробных

Таблица 1. Характеристика микробных сообществ степных подкурганных палеопочв эпох ранней и средней бронзы и их современных аналогов (средневзвешенные значения величин в слое A1+B1+B2)

Время	С-СИД, мкг С/г почвы	СЧ микро- организмов, млн КОЕ/г почвы	ЭТС, % (ПА:НА:БС) ПА:НА:БС	БС/ НА	Индекс олиго- троф- ности	С-СИД/ С орг, %
Светло-каштановая почва, Южные Ергени						
Конец IV тыс. до н.э.	14	17	44 : 4 : 52	14	85	0.8
3-я четв. III тыс. до н.э.	5	17	49 : 5 : 46	9	105	0.2
Рубеж III-II тыс. до н.э.	0.4	17	51 : 4 : 45	12	114	0.02
Современ- ность	142	20	47 : 4 : 49	13	95	1.6
Светло-каштановая почва, Ставропольская возвышенность						
1-я пол. III тыс. до н.э.	9	17	51 : 4 : 45	11	111	0.5
Современ- ность	113	17	47 : 5 : 48	10	96	1.2
Каштановая почва, Приволжская возвышенность						
Рубеж IV-III тыс. до н.э.	0.4	18	60 : 11 : 29	3	205	0.02
1-я четв. III тыс. до н.э.	0.4	18	60 : 13 : 27	2	221	0.02
Современ- ность	124	45	64 : 9 : 27	3	239	1.3

Примечание. С-СИД-биомасса микроорганизмов, определенная методом субстрат-индуцированного дыхания; СЧ – суммарная численность микроорганизмов, выросших на почвенном агаре (ПА), нитритном агаре (НА) и богатой органической среде (БС); ЭТС – эколого-трофическая структура микробного сообщества, представленная соотношением долей микроорганизмов, выросших на разных средах: ПА, НА, БС.

сообществ в связи с вековой динамикой почвенно-ландшафтных и климатических условий. Для каждого из исследованных природных районов Нижнего Поволжья установлены свои закономерности в соотношении эколого-трофических групп микроорганизмов и характере их трансформации за историческое время. Сравнительный анализ состояния микробных

сообществ исследованных разновозрастных палеопочв различных районов каштановой зоны позволил выявить определенные географические закономерности. Так, в сильно засоленных каштановых почвах низкой надпойменной террасы р.Есауловский Аксай (приток Дона) на протяжении всего исследованного хроноинтервала (последние 3 600 лет) абсолютно доминировали (74–93 %) микроорганизмы, потребляющие элементы питания из рассеянного состояния. Они же были, как правило, преобладающими (64–70 %) и в светло-каштановых почвах Заволжской провинции, развитых на древнеморских засоленных суглинках в условиях более засушливого климата (количество атмосферных осадков около 250 мм/год). На водораздельных пространствах Ергеней, сложенных сравнительно менее засоленными лессовидными породами и со среднегодовой нормой осадков более 300 мм, значительное место в составе микробного сообщества разновозрастных светло-каштановых почв занимали микроорганизмы, растущие на богатой органической среде.

Исследования разновозрастных курганов средне- и позднесарматской культур позволили выявить закономерности динамики состояния микробных сообществ палеопочв степей Нижнего Поволжья в первые века новой эры. Проведенные на основе этих данных палеоэкологические реконструкции подтверждают и детализируют концепцию изменчивости увлажненности климата в регионе, базирующуюся на материалах анализа морфологических и химических свойств подкурганных палеопочв. В хроноинтервале 1–4 вв. н.э. закономерности развития почвенных микробных сообществ были обусловлены динамикой степени атмосферной увлажненности, сменой сравнительно влажных условий (1 – первая половина 2 вв.) засушливыми (вторая половина 2 – первая половина 3 вв.), а затем вновь влажными (конец 3 – 4 вв.). Изменение количества атмосферных осадков в рассматриваемые хроноинтервалы, реконструированное по результатам исследований магнитных и минералогических свойств подкурганных палеопочв сарматского времени, составляло 30–50 мм/год. Важно отметить, что особенности изменчивости микробиологических параметров в исследованных палеопочвах оказались синхронными и однонаправленными, хотя они были приурочены к различным почвенно-географическим зонам (сухо- и пустынно-степная), природным районам (Приволжская, Ергенинская возвышенности, Прикаспийская низменность), элементам рельефа (водоразделы, речные террасы, морская равнина).

Поскольку в почвах засушливых регионов значительная часть микробных сообществ находится в покоящемся состоянии, их разнообразие было оценено с помощью генетических методов. Эксперименты были проведены в Центре микробной экологии Мичиганского университета. Исследованы микробные сообщества трех палеопочв (гор. A1, B1, B2), погребенных под разновозрастными курганными насыпями, и современной светло-

каштановой почвы (Южные Ергени). Выделена суммарная микробная ДНК, амплифицированы участки гена 16S РНК и проанализирован полиморфизм фрагментов этого гена (метод T-RFLP) (Tiedje et al., 1999). Разнообразие микробного сообщества оценивалось в условных единицах разнообразия («риботип» микроорганизма, т.е. определенная последовательность анализируемого участка гена). Вследствие высокого разнообразия сообществ, анализировали число и характер риботипов (общие и специфические бактериальные риботипы). Общее число риботипов в современной почве достигало 118, в палеопочвах их число варьировало от 70 до 108. Из каждой палеопочвы до современности дошло от 36 до 68 риботипов, что составляет от 46 до 63 % разнообразия палеомикробных сообществ. В микробном сообществе современной почвы доля таких, условно говоря «древних» бактериальных риботипов, относящихся к соответствующему времени погребения, колеблется от 33 до 57 %. Можно полагать, что изменение палеоэкологических условий в прошлые эпохи вызывало определенную перестройку структуры почвенных микробных сообществ, но при этом сохранялась определенная часть исходного разнообразия, которая дополнялась новыми группами микроорганизмов. На рубеже 3–2 тыс. до н.э. вследствие палеоэкологического кризиса произошла перестройка генетического разнообразия (риботипов) микробных сообществ палеопочв.

Проведена идентификация бактериальных риботипов в гор. А1 современной светло-каштановой почвы и палеопочвы, погребенной 5 100 лет назад, на основании базы данных известных микроорганизмов (База данных Мичиганского университета). Несмотря на то, что большая часть полученных фрагментов отличается от таковых имеющихся в базе данных, были выявлен ряд организмов, генетически близких зарегистрированным в современной и палеопочвах (различия не более двух пар нуклеотидов). Выявленные микроорганизмы были не обязательно спорообразующими и, как правило, галофильными или галотолерантными. Общими для обеих почв зарегистрированы роды *Rhodobacter*, *Erythrobacter*, *Leptotrix*, *Arthrobacter* и *Bacillus*. Специфическими в современной почве были роды *Aurantiaca*, *Paenobacillus* и *Acholeplasma*, а в палеопочве – *Azoarcus*, *Xanthomonas* и *Serratia Ficaria*.

Впервые установлены закономерности профильной и временной изменчивости суммарной, живой и активной биомассы микробных сообществ разновозрастных погребенных и современных каштановых почв и солонцов.

Суммарная микробная биомасса (СМБ) включает максимальное число микробных клеток на разных стадиях их жизненного цикла, в том числе некультивируемые формы, мертвые клетки и др. (Хомутова и др., 2004; Khomutova et al., 2007). Показано, что в современных солонцах и каштановых почвах Северных Ергеней средневзвешенное значение СМБ (гор. А1, В1, В2) составляет 1995 и 763 мкг С/г почвы. В аналогичных почвах Приволжской возвышенности – 2241 и 2434 мкг С/г почвы соответственно.

Практически во всех исследованных почвах выявлена тенденция увеличения СМБ в гор.В1 по сравнению с гор.А1 на 24–111 %. Содержание СМБ в гор.В2 составляет промежуточное значение. В каштановой палеопочве Северных Ергеней, погребенной около 2 000 лет назад, СМБ в 2.5 раза выше, чем в современной фоновой почве, и составляет 1883 мкг С/г почвы. Это, вероятно, связано с увеличением атмосферной увлажненности в начале нашей эры. Однако в палеосолонце, погребенном в то же время, СМБ не различается с таковой современного аналога, что связано с его большей инерционностью. В каштановой почве и солонце Приволжской возвышенности, погребенных под валом Анны Иоанновны ~300 лет назад, СМБ близка к таковой современных почв и составляет 2183 и 2357 мкг С/г почвы соответственно. В погребенных палеопочвах максимальное содержание СМБ отмечено, как правило, также в гор.В1, только различия с гор.А1 часто увеличивались до 70–190 %.

Живую микробную биомассу в почвах оценивали по содержанию фосфолипидов (ФЛ), так как они являются обязательным компонентом мембран живых клеток независимо от их физиологического состояния (Findlay, 1996; Frostegard et al., 1991). В современных каштановых почвах и солонцах Северных Ергеней содержание ФЛ составило 30 и 38 мкг/г почвы (средневзвешенное значение в гор.А1, В1, В2) соответственно. В аналогичных почвах Приволжской возвышенности – 54 и 42 мкг/г почвы. Как правило, максимальные значения содержания ФЛ отмечены в гор.А1 (53 и 105 мкг/г каштановых почв; 64 и 84 мкг/г солонцов). Вниз по профилю происходит уменьшение ФЛ: максимальное и минимальное значения различаются в 2–5 раз для каштановых почв и в 3 раза в солонцах. В полеокаштановых почвах, погребенных под курганами и валом Анны Иоанновны, средневзвешенное содержание ФЛ составляет 93 % (~4 500 и ~2 000 лет назад) и 80 % (~300 лет назад) от содержания в современных почвах. В палеосолонцах содержание ФЛ варьирует от 63 % (~2 000 лет назад) до 143 % (~300 лет назад) от содержания в современных аналогах. Во всех изученных палеосолонцах и каштановых палеопочвах, погребенных под валом (~300 лет назад), максимальные значения содержания ФЛ выявлены также в гор.А1. В каштановой почве, погребенной ~2 000 лет назад, наибольшая величина ФЛ установлена в гор.В1, погребенной ~4 500 лет назад – в гор. В2. Максимальное и минимальное значения содержания ФЛ в различных горизонтах исследованных палеопочв различались от времени погребения: в 4 (~300 лет назад), 2 (~2 000 лет назад) и 3 раза (~4 500 лет назад).

Активная биомасса представляет собой часть микробного сообщества, клетки которой метаболически активны, либо способны переходить в активное состояние при добавлении в почву глюкозы. Оценку проводили методом субстрат-индуцированного дыхания (Anderson, Domsh, 1978). В современной каштановой почве Приволжской возвышенности средневзве-

шенное значение (гор. A1, B1, B2) величины активной биомассы (С-СИД) составляет 220 мкг С/г почвы. В погребенных палеопочвах значения этой величины резко снижаются от 20 (~2 000 лет назад) до 0.4 мкгС/г почвы (~4 000 лет назад). В современной каштановой почве активная микробная биомасса снижается вниз по профилю от 658 до 16 мкг С/г почвы, в погребенных почвах наблюдали либо такие же закономерности (от 46 до 11 мкг С/г почвы, ~2 000 лет назад), либо равномерно низкие величины С-СИД во всем профиле (0.4 мкгС/г почвы, ~4 000 лет назад).

Разнообразие живого пула микробных сообществ оценивали по составу жирных кислот (ЖК), входящих в молекулы фосфолипидов (ФЛ) (Steinberger et al., 1999). Для регистрации отдельных групп микроорганизмов использовали стандартные ЖК-ФЛ, характерные для грамположительных и грамотрицательных бактерий, актиномицетов и грибов. Исследовали профили (горизонты A1, B1 и B2) современной каштановой почвы и солонца и погребенных ~2000 лет назад, а также палеосолонца, погребенного ~300 лет назад. В современных почвах разнообразие микробных сообществ было высоким: во всех горизонтах зарегистрированы практически все анализируемые ЖК-ФЛ. В профиле палеосолонца (~300 лет назад) разнообразие микробных сообществ было также высоко, зарегистрированы практически все ЖК-ФЛ кроме двух, специфических для грамотрицательных бактерий и грибов. В каштановой почве и солонце, погребенных ~2 000 лет назад, разнообразие микробных сообществ было в целом ниже, чем таковое в современных аналогах. По разнообразию микробных сообществ эти погребенные почвы мало различались между собой. В них было стабильно разнообразие актиномицетов и грибов, тогда как бактери-

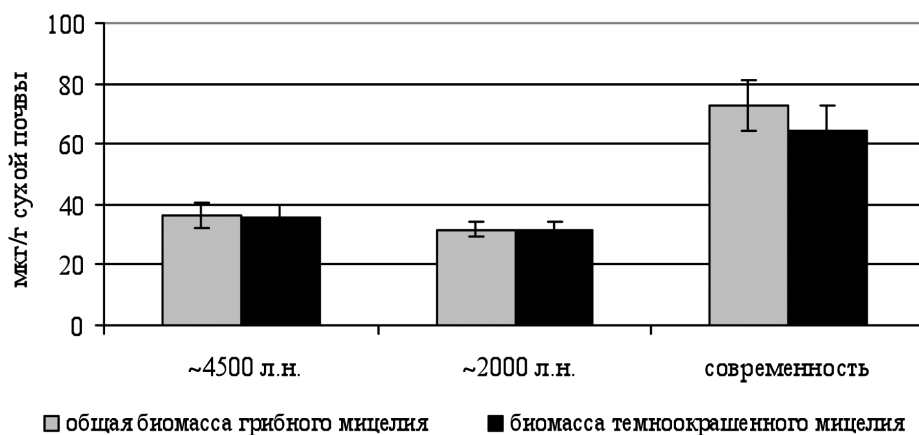


Рис. 5. Биомасса и структура грибного мицелия в современной и погребенных каштановых почвах (Северные Ергени) (средневзвешенные значения величин в гор. A1+B1+B2).

альное разнообразие снижалось (не выявлены одна ЖК-ФЛ, характерная для грамположительных бактерий и две – для грамотрицательных).

В результате погребения почв под курганными насыпями, культурными слоями, оборонительными валами микробное сообщество оказывается в нехарактерных для него условиях. При этом значительная его часть, преодолевая стрессовые условия окружающей среды (неблагоприятный гидрологический режим с дефицитом влаги, прекращение поступления растительного опада и др.), переходит в покоящееся состояние. Остается открытым вопрос о сохранении мицелия микроскопических грибов в этих условиях и его структуре. Известно, что темноокрашенный мицелий способен обитать в экстремальных условиях. Пигменты типа меланинов определяют устойчивость грибного мицелия против лизиса, высыхания, смягчают воздействие неблагоприятных температурных условий, а также обеспечивают сохранность клеточных структур в процессе длительного углеродного голодания.

Установлено, что биомасса грибных гиф в современной каштановой почве Северных Ергеней достигала 72 мкг на 1 г почвы (средневзвешенная величина в гор. A1+B1+B2), доля темноокрашенного мицелия составляла 88 % (рис. 5). В подкурганных палеопочвах большая биомасса грибного мицелия установлена для палеопочвы эпохи бронзы (~4 500 лет назад), где она составила 36 мкг на 1 г почвы. При этом доля темноокрашенного мицелия – 98 %. В палеопочве, погребенной ~2 000 лет назад, биомасса грибных гиф была несколько меньше (31 мкг на 1 г почвы), в его структуре выявлены только пигментированные гифы (100 %). Следовательно, в подкурганных палеопочвах степной зоны сохраняется грибной мицелий на уровне 43–50 % от его содержания в современных аналогах. При этом в его структуре увеличивается доля темноокрашенного мицелия до 98–100 % как более устойчивого к неблагоприятным условиям обитания.

В современных и подкурганных светло-каштановых почвах Южных Ергеней методами электронной микроскопии исследована морфология индигенных микробных клеток (рис. 6). Установлено, что клетки индигенных микроорганизмов имеют внешний органо-минеральный слой, увеличивающий объем клеток в среднем почти в 5 раз. В современной каштановой почве доля клеток, не имеющих органо-минерального слоя, составила 47 %, что в целом отвечает литературным данным, указывающим на то, что в почвах около 70 % микробного сообщества находится в неактивном, покоящемся состоянии. В палеопочвах клетки, окруженные органо-минеральным слоем, составляли практически 100 % численности, что является особенностью их адаптации к условиям длительного погребения.

Оценены объемы клеток, выделенных из подкурганных каштановых (Приволжская возвышенность) и светло-каштановых (Южные Ергени) палеопочв и современных фоновых почв (таблица 2). Средний объем клеток

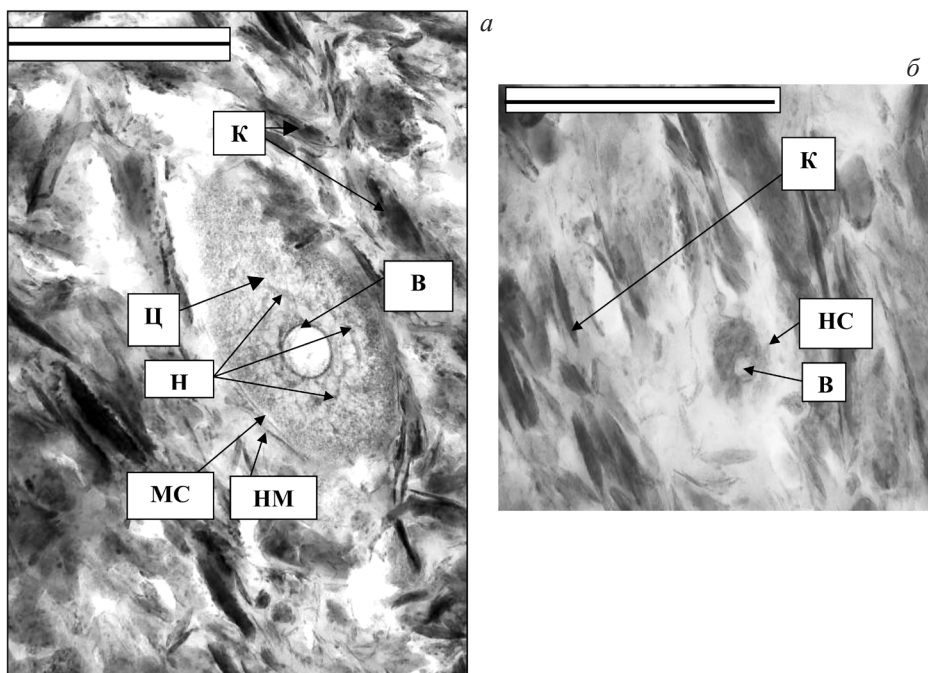


Рис. 6. *а* – ультратонкие срезы грамтрицательных бактериальных клеток *in situ*, фракционированных из светло-каштановой палеопочвы, погребенной 5100 лет назад; *б* – предположительно клетка археи, обнаруженная во фракции из светло-каштановой палеопочвы, погребенной 5 100 лет назад; условные обозначения: К – кристаллоиды капсулы, НС – наружный слой, НМ – наружная мембрана, МС – муреиновый слой, Ц – цитоплазма, Н – нуклеоид, В – включения; длина масштабной линейки 0.5 мкм.

в палеопочвах составлял 0.28, а в современных почвах – 0.37 мкм³. В современных почвах доля более крупных клеткок (>1 мкм³), составляла 10.9 % от общей их численности, а в палеопочвах – 9.2 %. Содержание клеток объемом менее 0.1 мкм³ в современных почвах составляло 64.7 %, а в палеопочвах 75.8 %. Преобладание мелких клеток в почвах свидетельствует об особенностях существования микроорганизмов в условиях дефицита почвенной влаги, недостатка питательных веществ и анабиоза. Расчетный средний объем клеток без учета органо-минерального слоя в современных и палеопочвах составил 0.08 и 0.06 мкм³, что позволило уточнить значения суммарной микробной биомассы (СМБ), полученные методом прямого счета клеток. СМБ в каштановой и светло-каштановой палеопочвах составила 1 500 и 230 мкг С/г почвы, что в 1.5 и 2 раза меньше, чем в современных почвах. Таким образом, особенности морфологии клеток и наличие органо-минеральных слоев позволяют уточнить результаты оценки биомассы методом прямого счета и выразить их в единицах органического углерода.

Таблица 2. Встречаемость микробных клеток различного объема в современных и погребенных почвах

Объем клеток, мкм ³	Доля клеток, %	
	Современные почвы	Палеопочвы
Более 1	10.9	9.2
0.01-1	24.3	14.9
0.0001-0.01	64.7	75.8

Таблица 3. Микробная биомасса (мкг С/г почвы) в подкурганных степных почвах, полученная различными методами

Почвы, время погребения	Прямой счет	Метод экстракции и осаждения
Каштановая, 5000 лет назад	1 500	1 400
Светло-каштановая, 5100 лет назад	230	400

Это дает возможность сопоставлять результаты определения микробной биомассы в палеопочвах, полученные как методом экстракции и осаждения, так и методом прямого счета (таблица 3).

Бактериальные сообщества, выжившие в условиях природной консервации, привлекают особое внимание в связи с наличием у них эффективных механизмов, обеспечивающих длительное сохранение их жизнеспособности. Длительно переживающие сообщества отличаются высокой степенью гетерогенности, что проявляется в несоответствии потенциальной биологической активности, определяемой прямым методом дифференцированного подсчета «живых» и «мертвых» бактериальных клеток (краситель DAPI) и реально выявляемой при их культивировании в стандартных условиях на питательных средах. Ранее было высказано предположение, что это несоответствие может объясняться тем, что большинство микроорганизмов в подкурганных степных палеопочвах находятся в покоящемся, некультивируемом состоянии (Хомутова и др., 2004) и для их реактивации требуется подбор специальных условий. Согласно современным представлениям, микробные популяции представляют собой сложную, дифференцированную систему, которая характеризуется функциональной специализацией клеток. Координация деятельности таких клеток требует наличия регуляторных (коммуникативных) связей (Олескин и др., 2000), осуществляемых с помощью сигнальных молекул.

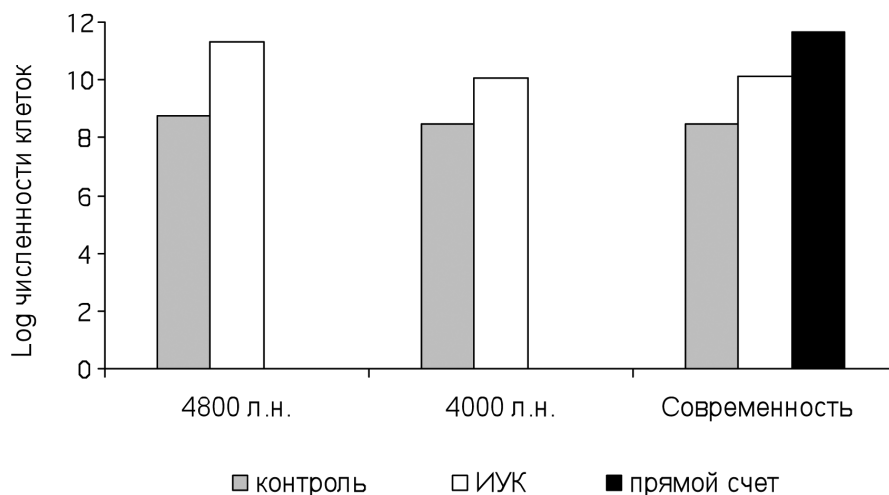


Рис. 7. Изменение жизнеспособности бактерий в гор. А1 подкурганных и современной почв после прединкубации с ИУК.

Объектами исследований послужили каштановая и каштановидная палеопочвы юга Приволжской возвышенности, погребенные под курганными насыпями соответственно в первой четверти 3 тыс. до н.э. (~4 800 лет назад) и в конце 3 тыс. до н.э. (~4 000 лет назад), а также современная фоновая каштановая почва. Для стимуляции прорастания бактерий при их выделении из образцов горизонта А1 почв использовали β -индолил-3-уксусную кислоту (ИУК), которая относится к растительным аминам и, возможно, является сигнальной молекулой, регулирующей рост не только растений, но и микроорганизмов. Показано, что прединкубация образцов палеопочв в течение 40 минут с добавлением 10^{-4} М ИУК повышает число КОЕ/г почвы на два-три порядка (рис. 7). Вероятно, увеличение численности бактерий происходит за счет реактивации покоящихся клеток, которые без предварительного воздействия были не способны ревертировать к росту. Наибольшее увеличение численности жизнеспособных бактерий отмечается в палеопочве, погребенной ~4 800 лет назад. Это может объясняться существованием наиболее благоприятных палеоэкологических условий в это время, которые обусловили наибольшее количество и разнообразие бактериального сообщества. Таким образом, полученные данные позволяют интерпретировать статус ИУК как сигнального вещества, способного стимулировать прорастание законсервированного длительно покоящегося микробного пула при выделении из образцов подкурганных палеопочв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, нами разработана концепция эволюции каштановых почв и динамики климата волго-уральских степей во второй половине голоцена, которая базируется на изучении подкурганых педохронорядов, приуроченных к различным природным районам. В ней отражены закономерности пространственно-временной изменчивости каштанового почвообразования на региональном и фациальном уровнях, выявлена роль вековой динамики увлаженности климата в эволюции темно-каштановых, каштановых и светло-каштановых почв и изменчивости их свойств за последние 6 000 лет. Установлено, что в хроноинтервале 6 000–4 500 лет назад эволюция почв происходила на уровне подтипов от темно-каштановых к каштановым, от каштановых к светло-каштановым со смещением границ почвенных подзон к северу. Аридизация климата во второй половине 3 тыс. до н.э. вызвала интенсификацию процесса дефляции, обусловила значительное засоление почвенно-грунтовой толщи, дегумификацию и окарбоначивание почвенного профиля. В конечном счете это привело к опустыниванию ландшафтов, палеоэкологическому кризису и формированию на рубеже 3–2 тыс. до н.э. на водоразделах и высоких речных террасах, древнеморской равнине каштановидных палеопочв. Последующая гумидизация климата обусловила выщелачивание почвенно-грунтовой толщи, увеличение содержания гумуса и мощности гумусового горизонта, перестройку карбонатного профиля. В итоге к середине 2 тыс. до н.э. произошли эволюционные преобразования каштановидных почв в зональные каштановые и солонцы, сформировался современный облик почвенного покрова.

Сопоставляя полученные данные о закономерностях голоценового педогенеза в нижневолжских и южноуральских степях, можно сделать вывод об однотипности эволюционных преобразований почв и динамики климатических условий в этих регионах за последние 6 000 лет. На протяжении данного хроноинтервала почвы прошли сложный циклический путь развития. Ведущее место занимал процесс аллоэволюции почв. Эволюционные изменения были в основном малоконтрастными и выражались в изменении параметров гумусового, карбонатного и солевого профилей почв. Процесс контрастной эволюции, сопровождающийся резкими изменениями почвенного профиля (образование каштановидных почв и их преобразование в зональные каштановые почвы, образование и деградация солонцов), был характерен для второй половины 3 тыс. до н.э. (4 500–4 000 лет назад) и второй половины 2 тыс. до н.э. (3 500–3 300 лет назад). Вместе с тем, следует отметить определенные региональные и фациальные особенности в развитии почв и климата на территории волго-уральских степей за последние 6 000 лет. Так, длительность и внутренняя структура аридизации климата в эпоху средней бронзы были неодинаковыми в разных регионах.

В подзоне темно-каштановых почв Приволжской возвышенности засушливый климатический период начался и завершился на 150–200 лет раньше по сравнению с более южными районами Нижнего Поволжья (подзоны каштановых и светло-каштановых почв Приволжской возвышенности, Ергеней, Северного Прикаспия). По сравнению с нижневолжским регионом в сухих степях Южного Приуралья эпоха аридизации климата оказалась на 200–300 лет более продолжительной. Весьма важным оказалось влияние фактора фациальности климата на процесс каштанового почвообразования. В частности, в настоящее время среднегодовая норма атмосферных осадков в южноуральской подзоне темно-каштановых почв составляет 280–300 мм, а в нижневолжской – 380–400 мм. В эпоху аридизации климата (рубеж 3–2 тыс. до н.э.) в этих регионах она не превышала 200–250 мм. Фациальность климата обусловила развитие почв Южного Приуралья на протяжении последних 60 веков в условиях более континентальных и засушливых, чем в Нижнем Поволжье.

Проведенные микробиологические исследования подкурганных палеопочв сухих и пустынных степей Нижнего Поволжья показали, что в них до настоящего времени сохраняются микробные сообщества, существовавшие во время сооружения археологических памятников. Это подтверждено выявленными закономерностями распределения численности микроорганизмов различных трофических групп в курганных насыпях, погребенных и современных почвах (Демкина и др., 2007), данными определения возраста микробной фракции с использованием метода ^{14}C атомной масс-спектрометрии (Demkina et al., 2008). Суммарная биомасса микробных сообществ подкурганных палеопочв, включающая клетки на разных стадиях их жизненного цикла, в том числе и нежизнеспособные, составляет 90–250 % от микробной биомассы современных аналогов. Во всех почвах присутствует определенный пул жизнеспособных микроорганизмов (оцененный по содержанию фосфолипидов), причем он сопоставим с таковым в фоновой почве (60–140 % от уровня современного). Биомасса активных микроорганизмов, способных давать отклик на внесение глюкозы, в сообществе палеопочв колеблется от ничтожно малых величин (0.2 %) до 10 % от их содержания в современной почве. Содержание мицелия микроскопических грибов в подкурганных палеопочвах снижается до 40–50 %. При этом в структуре мицелия доля темноокрашенного увеличивается до 98–100 %, что объясняется его высокой устойчивостью к неблагоприятным условиям обитания. Полученные доказательства консервации в подкурганных палеопочвах микробных сообществ прошлых исторических эпох дают основания использовать различные микробиологические параметры в качестве индикаторов динамики палеоклимата. Нами установлены микробиологические параметры, дающие контрастную характеристику состояния палеопочвенных микробных сообществ в аридные

и гумидные климатические периоды. Изменение палеоэкологических условий в прошлые эпохи вызывало и определенную перестройку биоразнообразия почвенных микробных сообществ. Показано, что смена аридных и гумидных климатических эпох фиксировалась в структуре микробных сообществ палеопочв на эколого-трофическом, метаболическом и генетическом уровнях. Крайне важной представляется согласованность палеоэкологических выводов, полученных на основе микробиологических данных, с природными реконструкциями, проведенными путем традиционного морфолого-химического анализа свойств палеопочв. Более того, микробиологические данные заметно детализировали и уточнили эти реконструкции. Причем по сравнению с параметрами солевого, гумусового, карбонатного профилей микробиологические показатели оказались заметно более чувствительными к изменениям атмосферной увлажненности.

В заключение остановимся на сравнении динамики природных условий в южнорусских степях за последние 60 веков, реконструированной нами на основе изучения подкурганных палеопочв, с данными об истории развития природной среды и общества в других засушливых регионах Евразии, которые получены с использованием палеогеографических, геологических, ботанических, аэрокосмических, археологических, исторических и других методов. Они свидетельствуют о том, что в эпоху энеолита влажные климатические условия имели место во всей Восточной Европе, в Средней Азии, на Ближнем Востоке, в Центральной Монголии. Отмечалось повышение уровня Мирового океана. Бронзовый век в целом характеризовался усилением засушливости климата, которая достигла максимума во второй половине 3 тыс. до н.э. Это привело к возникновению песчаных пустынь в междуречье Тигра и Евфрата, аридизации ландшафтов в Средней Азии и Северной Месопотамии, пересыханию гидрографической сети. Произошло максимальное понижение уровня Мирового океана в голоцене. Опустынивание и засоление земель в определенной степени способствовало упадку и даже гибели древних цивилизаций Передней Азии (Шумер, Старый Вавилон, Раджастан). Однако уже во второй половине 2 тыс. до н.э. в ряде регионов (Северное Причерноморье, Предкавказье, Нижний Дон, Волго-Уралье и др.) зафиксировано увеличение атмосферной увлажненности. Начало раннежелезного века (рубеж 2–1 тыс. до н.э.) ознаменовалось усилением засушливости и континентальности климата в Центральной Монголии. В киммерийскую эпоху (9–7 вв. до н.э.) произошло почти полное обезлюдение степей от Дуная до Алтая. В конце 1 тыс. до н.э. резко снизился уровень Каспия. В 3–4 вв. н.э. в волго-донских и приуральских степях отмечен резкий рост численности позднесарматского населения на фоне повышения увлажненности климата. Раннее средневековье (5–11 вв.) характеризовалось общей аридизацией евразийских степей, значительным потеплением в Западной Европе и Северной Атлантике («Эпоха викингов»). Но в

12–14 вв. увлажненность климата резко возросла. По сведениям восточных авторов, в Северном Прикаспии в течение всего года отмечалось обилие кормов, дельта Волги была залита морем. Средневековый климатический оптимум в евразийских степях послужил одной из причин трансконтинентальной миграции в 13 в. центрально-азиатских кочевых племен на запад (татаро-монгольское нашествие), что привело к существенным изменениям этнополитической ситуации в Средней Азии и Восточной Европе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасименко Н.П.* 2009. Изменения природной среды в степной зоне Украины в течение среднего и позднего периодов эпохи бронзы // Эволюция почвенного покрова. Пушино: с. 187–189.
- Гольева А.А.* 2000. Взаимодействие человека и природы в северо-западном Прикаспии в эпоху бронзы // Сезонный экономический цикл населения северо-западного Прикаспия в бронзовом веке (Тр. Государственного Исторического музея. Вып. 120. М.: с. 10–29).
- Демкин В.А.* 1997. Палеопочвоведение и археология: интеграция в изучении истории природы и общества. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН. 213 с.
- Демкин В.А., Ельцов М.В., Борисов А.В.* и др. 2003. Палеопочвы и природные условия левобережного Илека в эпохи бронзы и раннего железа // Вопросы истории и археологии Западного Казахстана. Вып. 2. Уральск: с. 212–219.
- Демкин В.А., Демкина Т.С., Борисов А.В.* 2005. Что хранят древние природные «архивы»? // Наука в России. № 1. С. 34–39.
- Демкин В.А., Гугалинская Л.А., Алексеев А.О.* и др. 2007. Палеопочвы как индикаторы эволюции биосферы. М.: НИИ Природа. 282 с.
- Демкин В.А., Демкина Т.С., Борисов А.В., Хомутова Т.Э.* 2008. Древние степные курганы – уникальный архив истории природы // Природное наследие России в 21 веке. Уфа: с. 139–143.
- 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.
- Иванов И.В.* 1992. Эволюция почв степной зоны в голоцене. М.: Наука. 143 с.
- Кременецкий К.В.* 1997. Природная обстановка голоцена на Нижнем Дону и в Калмыкии // Степь и Кавказ. (Тр. Государственного Исторического музея. Вып. 97. М.: с. 30–45).
- Олескин А.В., Ботвинко И.В., Цавкелова Е.А.* 2000. Колониальная организация и межклеточная коммуникация у микроорганизмов // Микробиология. Т. 69. № 3. С. 309–327.
- Хомутова Т.Э., Демкина Т.С., Демкин В.А.* 2004. Оценка суммарной и активной микробной биомассы разновозрастных подкурганных палеопочв // Микробиология. Т. 73. № 2. С. 241–247.

- Alekseeva T., Alekseev A., Maher B.A., Demkin V.* 2007. Late Holocene climate reconstructions for the Russia steppe, based on mineralogical and magnetic properties of buried palaeosol // *Palaeo: palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*. V. 249. P. 103–127.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H.* 1978. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // *Soil Biol. Biochem.* V. 10. № 3. P. 215–221.
- Demkina T.S., Khomutova T.E., Kashirskaya N.N.* et al. 2008. Age and activation of microbial communities in soils under burial mounds and in recent surface soils of steppe zone // *Eurasian Soil Science*. V. 41. № 13. P. 1439–1447.
- Findlay R.H.* 1996. The use of phospholipids fatty acids to determine microbial community structure // *Molecular Microbial Ecology Manual*. V. 4.1.4. P.1–17.
- Frostegard A., Tunlid A., Baath E.* 1991. Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content // *J. Microbiol. Meth.* V. 14. P. 151–163.
- 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.
- Steinberger Y., Zelles L., Bai Q.Y.* et al. 1999. Phospholipid fatty acid profiles as indicators for the microbial community structure in soils along a climatic transect in the Judean Desert // *Biofertil. Soils*. V. 28. P. 292–300.
- Tiedje J.M., Asuming-Brempong S., Nuesslein K.* et al. 1999. Opening the black box of microbial diversity // *Appl. Soil Ecol.* V. 13. P. 109–122.

Paleosoils and continental weathering as indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (executive editors) (series of «Geo-Biological Systems in the past»). M.: PIN RAS. 2010. 170 p. 51 ill.
http://www.paleo.ru/paleosoils_and_weathering/

CONTENTS

<i>G.A. Zavarzin, S.V. Rozhnov.</i> Weathering and paleosoils	4
<i>M.M. Astafeva, A.Yu. Rozanov.</i> Ancient weathering crust (as example Karelia) and microfossils	10
<i>S.B. Felitsin, N.A. Alimova, V.A. Matrenichev, E.V. Klimova.</i> pH-conditions of supergene processes in the Paleoproterozoic: Evidence from the distribution REE in weathering crusts of the Baltic Shield	23
<i>A.G. Zavarzina.</i> Reconstruction of paleosoils based on contemporary processes of humus formation	36
<i>T.V. Alekseeva, A.O. Alekseev, P.B. Kabanov, B.N. Zolotareva, V.A. Alekseeva, S.V. Gubin.</i> Paleosoils from the Carboniferous of the Moscow syncline: mineralogical and geochemical properties	76
<i>I.Yu. Chernov, O.E. Marfenina.</i> An adaptive strategies of fungi in connection with the development of terrestrial habitats	95
<i>A.V. Broushkin, N.V. Gordenko.</i> An experience in the reconstruction of ancient communities of coal-forming plants, as an example Uybatskoe locality (Lower Devonian Minusinsk Basin)	112
<i>A.G. Ponomarenko.</i> Zooindication of evolution of the grassy biomes	120
<i>V.A. Demkin, A.V. Borisov, T.S. Demkina, T.E. Homutova, B.N. Zolotareva, N.N. Kashirskaya, E.V. Demkina.</i> Eurasian steppe pyramids: a unique archive of Holocene paleosoils	132

ABSTRACTS

G.A. Zavarzin, S.V. Rozhnov. 2010. Weathering and paleosoils // Paleosoils and continental weathering indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (eds.). «Geo-Biological Systems in the past». M.: PIN RAS. P. 4–9.

Soils differ from the weathered crust by the presence on mineral particles typical to soils organo-mineral coatings which are represented by humic substances. Weathering crusts can be formed and with a minimum participation of biota and in this they differ from the soils, for which the contribution of biota seems the dominant factor. Soil serves as a characteristic and a stable indicator of the landscape during its formation. The gradual development of land-cover after the powerful Vendian glaciations in the Early Paleozoic could prepare a possibility explosive development on land in the early Devonian. Identify the scope and characteristics of the soil cover in the Late Proterozoic and early Cambrian is an urgent task to clarify the geo-biological interactions.

Key words: weathering, soil, biosphere, geosphere, evolution.

M.M. Astafeva, A.Yu. Rozanov. 2010. Ancient weathering crust (as example Karelia) and microfossils // Paleosoils and continental weathering indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (eds.). Series of «Geo-Biological Systems in the past».M.: PIN RAS. P. 10–22.

Existence of morphologically diverse microorganisms, bacteria, perhaps, cyanobacteria in the Early Precambrian (Archaean and Early Proterozoic) weathering crust is determined. Presence of eucaryots can't be excluded also.

Key words: weathering crusts, Archaean, Proterozoic, Early Precambrian, bacteria, cyanobacteria, procaryots, eucaryots.

S.B. Felitsin, N.A. Alimova, V.A. Matrenichev, E.V. Klimova. 2010. pH-conditions of supergene processes in the Paleoproterozoic: Evidence from the distribution REE in weathering crusts of the Baltic Shield // Paleosoils and continental weathering indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (eds.). Series of «Geo-Biological Systems in the past». M.: PIN RAS. P. 23–35.

REE distribution in Paleoproterozoic weathering profiles on the Baltic craton is in accordance with hypothesis of the presence of strong volcanogenic acids in hypogene solution and REE fractionation during the continental weathering. Ce anomaly in weathered material is not a valuable tracer for reconstruction of oxygen content in ancient atmosphere because the mobility of cerium strongly depends on pH and drainage regime.

Key words: weathering profile, Paleoproterozoic, Baltic craton, REE fractionation.

A.G. Zavarzina. 2010. Reconstruction of paleosoils based on contemporary processes of humus formation // Paleosoils and continental weathering indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (eds.). Series of «Geo-Biological Systems in the past». M.: PIN RAS. P. 36–75.

The review discusses existing humification theories and their application to humus formation in paleosoils. Synthesis of humic substances (HS) is heterogeneous oxidative catalytic process in subaerial zone. Stabilization of HS as adsorption organo-mineral complexes (cutans) can proceed simultaneously with formation of HS. The necessary precondition for synthesis of HS like those we can find in the modern biosphere is presence of appropriate amount of phenolic compounds which serve as main precursors of HS. Thus, humus-containing soils should appear approximately at the same time period as land plants, containing phenolic compounds. Formation of humic substances by prokaryotes and green algae is unknown. Lichens are the primary candidates for being the first land organisms – humus formers. They are traditionally considered as successional predecessors of mosses and higher plants during colonization of soils and rocks. Lichens are unique soil-forming organisms because they participate both in the formation of inorganic and organic part of the soil: 1) lichens weather rocks by hyphae penetration and production of rock-solubilizing organic acids; 2) lichens are the source of the mortmass and soluble phenolic compounds which serve as humus precursors; 3) and finally lichens produce phenoloxidases which catalyze humification reactions. It is important to note that lichen-derived humus differs from the humus of higher plants by absence of lignin as the source of precursors. Appearance of lichens in geologic history of the Earth is unknown, there are considerations that lichens colonized soil as early as in Precambrian and early Paleozoic. Fossil record suggests that lichens as land plants appeared in Ordovician-Siluric (480–400 Ma). With high degree of approximation this time period can be considered as time of appearance of humified soil.

Key words: humification, phenoloxidases, phenolic compounds, lichens.

T.V. Alekseeva, A.O. Alekseev, P.B. Kabanov, B.N. Zolotareva, V.A. Alekseeva, S.V. Gubin. 2010. Paleosoils from the Carboniferous of the Moscow syncline: mineralogical and geochemical properties // Paleosoils and continental weathering indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (eds.). Series of «Geo-Biological Systems in the past». M.: PIN RAS. P. 76–94.

For the first time for pre-Quaternary soils fossil organic-mineral compounds are instrumentally detected and described, which formed in arid land ecosystems of the Upper Carboniferous. The content and composition of the relict humic substances determined by the composition of the mineral part of the organic-mineral complex. A detailed study of humus component of fossil soils, along with the specifics of mineralogical composition allowed to perform the reconstruction of the paleolandscape formation conditions of soil and to make a suggestion about the nature of terrestrial ecosystem of the Upper Carboniferous of central of European Russia.

Key words: paleosoils, Carboniferous, Moscow syncline, mineralogical and geochemical properties.

I.Yu. Chernov, O.E. Marfenin. 2010. Adaptive strategies of fungi in connection with the development of terrestrial habitats // Paleosoils and continental weathering indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (eds.). Series of «Geo-Biological Systems in the past». M.: PIN RAS. P. 132–163.

The evolution of fungi occurred in the period of a land development in the transition from aquatic to terrestrial and aerial. In the evolution of fungi identified 5 major trends: from mobile to fixed sporangiosporam zoospores and conidia, from endogenous to exogenous asexual reproduction, from the normal cells to form coated with thick-walled, protected from exposure to environmental structures, from simple partition walls in the mycelium to the complex septum; from undeveloped mycelium to developed system mycelium, through the formation of modular structure of colonies. In the development of terrestrial environment fungi can be traced three fundamentally different strategies: the active device, subjecting the environment and avoidance of adverse conditions.

Key words: fungi, adaptive strategies, development of terrestrial habitats.

A.V. Broushkin, N.V. Gordenko. 2010. Practices of reconstruction of the oldest coal-forming plant communities on the example of the Uibat locality (Minussinsk Depression, Lower Devonian) // Paleosoils and continental weathering indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (eds.). Series of «Geo-Biological Systems in the past». M.: PIN RAS. P. 112–119.

On the basis of taphonomical and morphophysiological analysis, character of coal-forming plant communities of the Uibat locality (Minussinsk Depression, Lower Devonian) is reconstructed. Coals of the locality consist of the remains of a thick-cuticled vascular plant, assigned to zosterophylls. The plant formed dense monospecific stands on the alluvial fans under dry semiarid climate conditions, which earlier were regarded as practically unsuitable for the colonization by early land plants.

Key words: Lower Devonian, Minussinsk Depression, coal-forming plants, morphology, palaeology.

A.G. Ponomarenko. 2010. Zooindication of evolution of the grassy biomes // Paleosoils and continental weathering indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (eds.). Series of «Geo-Biological Systems in the past». M.: PIN RAS. P. 120–131.

Grassy plants, including cereals, appeared already in the Late Cretaceous, but the grassy biomes are widely distributed only in the late Paleocene – early Neogene. They are characterized by very high biotic diversity; the diversity of consumers is growing especially fast. Often the change of plant diversity is more convenient to judge by the diversity of insects. An evidence of an abundance of herbivores is coincident with the spread of grassy biomes appearance and the abundance of fossil dung balls and other

pasture insects – scavengers, parasites of vertebrates, such as horseflies, tsetse fly and others. Rangeland ecosystems are characterized by very high level of productivity and perfect ability to self-regulation, primarily due to a very high level of product processing plants, excrement and corpses.

Key words: grassy biomes, evolution.

V.A. Demkin, A.V. Borisov, T.S. Demkina, T.E. Homutova, B.N. Zolotareva, N.N. Kashirskaya, E.V. Demkina. 2010. Eurasian steppe pyramids: a unique archive of Holocene paleosoils // Paleosoils and continental weathering indicators in the history of the biosphere / S.V. Rozhnov, V.A. Demkin (eds.). Series of «Geo-Biological Systems in the past». M.: PIN RAS. P. 132–163.

On the basis of underbarrows pedochronoseries in dry and desert steppes of southern Russia has developed a concept of soil evolution in the second half of the Holocene. A set of diagnostic paleosoils indicators that reflect the natural conditions in Eneolithic, Bronze, Early Iron Age and Middle Ages (IV millennium BC – XIV century AD) is proposed. The characteristic of organic matter and the state of microbial communities of different ages paleosoils are given and the regularities of their secular variation are identified. Climate dynamics is reconstructed in the southern Russian steppes in the last 6000 years, the crisis and the best stages in the development of the natural environment for the historical time are detected, using paleosoils and microbiological data.

Key words: Holocene, steppe, paleosoils, evolution, climate, archeological monuments, organic matter, microbial communities.

Научное издание

Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания
в истории биосферы

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»
Координатор академик Г.А. Заварзин

ПИН РАН, 2010 г.

Ответственные редакторы: С.В. Рожнов, В.А. Демкин

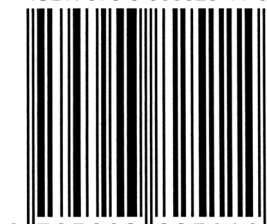
Компьютерная верстка: М.К. Емельянова
Обложка: А.А. Ермаков

Издание подготовлено при поддержке программы Президиума РАН
«Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем»
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)

Подписано в печать 20 августа 2010 г.
Формат 60х90/16. Гарнитура “Таймс”. Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 9. Усл. п. л. 10. Тираж 300 экз.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в типографии “Лакшери Принт”
Москва, ул. архитектора Власова, д. 21, к. 3
Заказ №

ISBN 978-5-903825-11-0



9 785903 825110