

Российская академия наук
Палеонтологический институт
Сибирское отделение
Институт цитологии и генетики

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ БИОСФЕРЫ
И ЭВОЛЮЦИЯ ГЕО-БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ**

ВАЖНЕЙШИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ 2010 г.

Ответственные редакторы

академик Г.А. Заварзин, академик Н.А. Колчанов,
академик А.Ю. Розанов

Новосибирск, 2011

УДК 574
ББК 28.08
П 80

Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем»: важнейшие результаты 2010 г. / Отв. ред. Г. А. Заварзин, Н. А. Колчанов, А. Ю. Розанов. Рос. акад. наук, Палеонтологический ин-т, Ин-т цитологии и генетики СО РАН. – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2011. – 190 с.

Подпрограмма 2 Программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» посвящена междисциплинарным исследованиям механизмов эволюции организмов, коэволюции биосферы и других географических оболочек Земли, прежде всего литосферы, атмосферы и гляциосферы, а также изучению взаимодействий между биосферой и климатом.

Кратко представлены результаты участников проекта в таких областях, как реконструкция пребиотической эволюции и условий для нее в ранней Солнечной системе; актуалистическая реконструкция ранней прокариотической биосферы на основе изучения реликтовых экосистем-аналогов и палеонтологических данных; изучение докембрийских экосистем про- и эвкариот; исследование биосферных кризисов морских и наземных сообществ в фанерозое, а также изучение молекулярно-биологических и экоэволюционных механизмов эволюции.

Для широкого круга специалистов в области геологии, палеонтологии и археологии, биохимии и органической химии, генетики и молекулярной биологии, ботаники, зоологии, микробиологии и экологии.

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПОДПРОГРАММЫ 2 КОМПЛЕКСНОЙ ПРОГРАММЫ № 15 ПРЕЗИДИУМА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

акад. Г. А. Заварзин – координатор программы
акад. Н. А. Колчанов, акад. А. Ю. Розанов – заместители координатора

акад. А. В. Адрианов
акад. В. В. Власов
акад. Н. Л. Добрецов
акад. С. Г. Инге-Вечтомов
акад. А. Э. Конторович

акад. В. Н. Пармон
акад. А. С. Спириин
акад. С. В. Шестаков
акад. В. К. Шумный
акад. Ю. И. Чернов

акад. Н. П. Юшкин
чл.-корр. А. М. Асхабов
д.б.н. С. В. Рожнов
к.г.-м.н. Л. М. Мельникова –
ученый секретарь Подпрограммы 2

НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ В РАМКАХ ПОДПРОГРАММЫ 2 РУКОВОДИТЕЛИ И ОРГАНИЗАЦИИ–СОИСПОЛНИТЕЛИ

1. Филоценогенез. Экосистемно-биоэволюционная организация и влияние климата на ее эволюцию. Руководители – акад. Ю. И. Чернов и д.б.н. С. В. Рожнов. Главная организация – Палеонтологический институт (ПИН РАН); соисполнители: Институт проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ РАН), Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения (ИФХиБПП РАН), Ботанический институт (БИН РАН), Институт биологии моря ДВО (ИБМ ДВО РАН), Тихоокеанский институт географии ДВО (ТИГ ДВО РАН), Биолого-почвенный институт ДВО (БИП ДВО РАН), Институт экологии растений и животных УрО (ИЭРиЖ УрО РАН).
2. Гео-биологическая эволюция. Руководители – акад. Н. Л. Добрецов и акад. А. Ю. Розанов. Главная организация – Палеонтологический институт (ПИН РАН); соисполнители: Зоологический институт (ЗИН РАН), Ботанический институт (БИН РАН), Институт геологии Коми научного центра (ИГ Коми НЦ УрО РАН), Институт геологии и минералогии СО РАН (ИГ и М СО РАН), Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН (ИНГГ СО РАН).
3. Палеобиология докембрия. Руководители – акад. Г. А. Заварзин и акад. А. Ю. Розанов. Главная организация – Палеонтологический институт (ПИН РАН); соисполнители: Институт геологии и геохимии УрО (ИГГ УрО РАН), Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН (ИНГГ СО РАН), Институт геологии Карельского научного центра (ИГ КарНЦ РАН).
4. Микробная биосфера. Руководители – акад. Г. А. Заварзин и акад. А. Ю. Розанов. Главная организация – Палеонтологический институт (ПИН РАН); соисполнители: Институт микробиологии (ИНМИ РАН), Ботанический институт (БИН РАН), Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения (ИФХиБПП РАН), Институт фундаментальных проблем биологии (ИФПБ РАН), Институт геологии и геохронологии докембрия (ИГГД РАН), Институт биологии моря ДВО (ИБМ ДВО РАН).
5. Генетические факторы эволюции. Руководители – акад. В. В. Власов, акад. Н. А. Колчанов, акад. А. С. Спириин. Главная организация – Палеонтологический институт (ПИН РАН); соисполнители: Биолого-почвенный институт ДВО (БИП ДВО РАН), Санкт-Петербургский Физико-технологический научно-образовательный центр РАН, Институт общей генетики (ИОГен РАН), Институт цитологии и генетики СО РАН (ИЦиГ СО РАН).
6. Минералогия и жизнь. Руководители – чл.-корр. А. М. Асхабов, акад. Н. П. Юшкин. Главная организация – Палеонтологический институт (ПИН РАН); соисполнители: Институт геологии Коми научного центра (ИГ Коми НЦ УрО РАН).
7. Абиогенный катализ реакций органических веществ. Руководитель – акад. В. Н. Пармон. Главная организация – Палеонтологический институт (ПИН РАН); соисполнители: Институт катализа СО РАН (ИК СО РАН), Иркутский институт химии СО РАН (ИрИХ СО РАН), Новосибирский институт органической химии СО РАН (НИОХ СО РАН), Институт земного магнетизма, ионосферы и распространения радиоволн им. Н. В. Пушкова Российской академии наук (ИЗМИ РАН).

Введение

В настоящее время представителями различных наук, касающихся проблем происхождения и развития жизни на Земле, эволюции биосферы и ее взаимодействия с другими географическими оболочками нашей планеты (литосферой, гидросферой, атмосферой), а также с климатом и урбосферой – сферой технико-экономической деятельности человека, накоплено большое количество научного материала. В рамках каждой из дисциплин высказываются разные гипотезы относительно механизмов ускорения и замедления эволюции, причин расцвета и вымирания различных таксонов, локальных и глобальных биоценологических кризисов (таких, как смена биот на рубежах венд/кембрий и кембрий/ордовик и великие вымирания на рубежах ордовик/силур, девон/карбон, пермь/триас, триас/юра, мел/палеоген). К сожалению, часто гипотезы, высказанные в рамках одной научной дисциплины, опираются исключительно на данные этой дисциплины и в лучшем случае игнорируют, а в худшем противоречат данным других дисциплин. Таковы, например, многочисленные «импактные» теории, объясняющие эволюционные сдвиги разного рода «точечными» воздействиями: от мутаций немногочисленных «генов очеловечивания» приматов до «метеоритной» теории вымирания динозавров. Несмотря на содержащееся в них рациональное зерно, такие гипотезы представляют собой крайне однобокое упрощение реальной эволюционной картины¹. В этом нет ничего удивительного: происхождение и эволюция биосферы – принципиально междисциплинарная проблема и, занимаясь ею,

¹ В качестве характерного примера такого упрощения достаточно вспомнить тридцатилетнюю «историю жизни и смерти» молекулярной Евы. Эта теория возникла на заре геномных исследований и выводила, по данным секвенирования митохондриальной ДНК, все современное человечество из единственной африканской предковой популяции. Хотя с момента формулирования теории молекулярной Евы против нее высказывались возражения палеонтологического характера, она в силу своей простоты быстро завоевала популярность и успела войти в ряд учебников. Однако в настоящее время секвенирование полного ядерного генома неандертальца позволило оценить его вклад в геном современного человека в размере до 4 %. Это, а также открытие на Алтае акад. А.П. Деревянко *Homo sapiens altaiensis*, оставившего свой след (порядка 1–2 %) в геномах современных меланезийцев, однозначно свидетельствует об участии местных гоминид наряду с африканцами-кроманьонцами в формировании современного человечества. Важно отметить, что новые данные сравнительной ядерной геномики не отменяют ранее полученные данные геномики митохондриальной. Но вместо «импактной» молекулярной Евы легко, просто, но неверно объясняющей отсутствие неафриканского митохондриального вклада, нужно привлекать более сложные гипотезы (от ассортативных браков до генетического дрейфа или отбора против неафриканских митохондрий). Разработка и проверка этих гипотез только начинаются.

любой исследователь вынужден выходить за рамки своей частной науки. Между тем накопленный материал настолько обширен, что охватить его одному человеку стало практически невозможно. Настало время обстоятельно обсудить различные факты, идеи и гипотезы с целью выяснить, что в них противоречит, а что, напротив, согласуется друг с другом и соответственно наметить контуры дальнейших исследований. Такая задача была поставлена и в целом решена в ходе выполнения в 2004–2007 гг. Подпрограммы II Программы № 25² Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы». Участники программы наметили 7 ключевых взаимодополнительных направлений, организовав диалог химиков, биохимиков, генетиков и молекулярных биологов с классическими микробиологами, зоологами, ботаниками, палеонтологами и геологами. Насколько этот диалог был плодотворен можно судить хотя бы по двум конференциям BOE (Biosphere Origin and Evolution – Происхождение и эволюция биосферы), прошедшим в 2005 г. в Новосибирске и в 2007 г. в г. Лутраки (Греция)³.

В итоге сформировался коллектив исследователей, включающий представителей разных наук и открытый для междисциплинарного диалога. Этот коллектив составил костяк Подпрограммы 2 научной Программы № 15 фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем». Сама программа объединяет 56 проектов, в разработке которых приняли участие представители 23 институтов РАН, СО РАН, ДВО РАН и УрО РАН. Особенностью программы «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» по сравнению с предыдущей программой является более яркая представленность астрономической и астробиологической тематики. Одним из важных результатов предыдущей программы стали реконструкция единой временной шкалы, связывающей астрономическое время эволюции Вселенной (вплоть до формирования планетных систем вокруг звезд) и палеонтологическое время эволюции биосферы, а также пересмотр датировок ряда важных событий гео-биосферной коэволюции (появление следов ранней жизни, оксигенация атмосферы, колонизация жизнью континентов, появление

² В 2007 г. программе был присвоен новый номер 18.

³ См. также коллективную монографию «Biosphere Origin and Evolution» (Eds N.L. Dobretsov, N.A. Kolchanov, A.Yu. Rozanov, G.A. Zavarzin. 2008. Springer Science+Business Media, LLC), изданную по материалам конференции BOE'2007 и программы «Происхождение и эволюция биосферы».

сложных одно- и многоклеточных организмов⁴, биотурбация грунтов роющими организмами, появление почвенной макрофауны⁵ и др.) в сторону удревления (что в ряде случаев лишь сблизило шкалы палеонтологических и молекулярно-генетических датировок). Таким образом, ряд важных ароморфозов мог произойти не только до формирования мощного озонового слоя, но даже при свете совсем другого – молодого – Солнца, характеристики которого практически не учитываются в реконструкциях как палеонтологов, так и молекулярных биологов.

Другая особенность Программы № 15 – значительное увеличение доли многолетних серийных исследований, посвященных определенной проблеме (что во избежание дублирования текстов приходится отмечать отсылками на отчеты за предыдущие годы). Проводя биосферную аналогию, можно сказать, что в своей эволюции Программа № 15 успешно завершила период «архаического разнообразия», характеризующийся разработкой множества частных научных направлений, и вступила в период «когерентной эволюции»: каждая группа ученых среди множества тем научных исследований выделила несколько масштабных долговременных задач. Однако такая специализация пошла только на пользу: итоги 2010-го года работы свидетельствуют как о значительной новизне научных результатов (в том числе и полученных в ходе многолетних серийных исследований), так и о сохранении междисциплинарного характера исследований. Результаты часто взаимодополняют друг друга (что отмечено многочисленными пересылками с одного проекта на другой).

Данный отчет содержит краткое описание результатов, полученных в 2010 г. Рассмотренные в нем проблемы касались: 1) изучения экосистемных механизмов микро- и макроэволюции таксонов; симптоматики глобальных и локальных биоценологических кризисов; особое внимание было уделено эволюции рифовых экосистем, играющих важную роль в биосфере и стоящих на ее границах с литосферой и гидросферой; 2) взаимодействия биосферы с другими оболочками Земли, прежде всего литосферой, атмосферой и криосферой⁶, а также с климатом на протяжении архея, протерозоя и фанерозоя; особое внимание было уделено эволюции почвенных экосистем: от прокариотической колонизации архейских кор выветрива-

ния до эволюции почв современного типа; 3) изучения современных аналогов древних архео-бактериальных и циано-бактериальных экосистем, эволюции основных биогеохимических циклов, а также исследования предполагаемых следов жизни в образцах внеземного происхождения (метеориты); 4) реконструкции сценариев эволюции биологических самовоспроизводящихся систем, выявления активно эволюционирующих функциональных групп генов и поиска связи их эволюции с основными ароморфозами (становление многоклеточной, многотканевой и скелетной организации, формирование основных таксонов, доминировавших в прошлые геологические периоды либо доминирующих сейчас); 5) выявления специфики темпов и векторов эволюции на молекулярно-биологическом, геномном, протеомном, хромосомном, организменном и популяционном уровнях, сравнительные исследования эволюции таксонов методами молекулярной филогении, компьютерной геномики, классической эволюционной морфологии и палеонтологии, а также изучения и моделирования влияния геолого-географических факторов на эволюцию; 6) исследования коэволюции мира живых существ, мира минералов, минераловидов и мира нанообъектов (кватаронов и нанокластеров газовых гидратов); 7) исследования самоорганизации вещества в химически, гравитационно и термодинамически неустойчивых системах; изучение динамики автокаталитических реакций как предшественников живых систем; моделирования условий в космосе и околосолнечном пространстве на разных этапах эволюции Солнца и его планетной системы.

Исполнителями проектов опубликовано и сдано в печать более 900 публикаций в отечественные и зарубежные рецензируемые журналы и сборники. Подготовлено 4 монографии, две из которых изданы в 2010 г. Интерес, проявленный к результатам, полученным в рамках Подпрограммы 2 научной программы № 15 фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем», позволил начать подготовку к третьей международной конференции BOE'2011. Конференцию намечено провести на о. Крит в г. Рефимно (Rethymno), Греция. Информация о конференции представлена на сайте <http://conf.nsc.ru/BOE-2011/en>.

Ответственные редакторы

Г. А. Заварзин, Н. А. Колчанов, А. Ю. Розанов

⁴ См. «Происхождение и эволюция биосферы. Важнейшие результаты 2004–2007 гг.» Под ред. Н.Л. Добрецова, Г.А. Заварзина, Н.А. Колчанова, А.Ю. Розанова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 192 с.

⁵ См. Аннотационный отчет по программе № 15 Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем». Важнейшие результаты за 2009 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. 102 с.

⁶ Криосфера включает собственно ледники – гляциосферу, территории вечной и многолетней мерзлоты и акватории многолетних (морских) льдов.

Филоценогенез. Экосистемно-биоценотическая организация и влияние климата на ее эволюцию

Руководители – акад. Ю. И. Чернов (Институт проблем экологии и эволюции РАН) и д.б.н. С. В. Рожнов (Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН)

1.1. В рамках проекта «Закономерности изменения биогеоценозов и история формирования трофической структуры сообществ на разных этапах развития морской и континентальной биоты» рассмотрены различные аспекты двух ключевых в истории биоты событий, преобразивших континенты: в девоне – экспансии сосудистых растений из пограничных ландшафтов (экотон) «море–суша» в обширные континентальные биотопы и наиболее масштабные за всю историю биоты вымирания на границе «пермь–триас».

Под руководством д.б.н. С.В. Рожнова (ПИН РАН) исследовались возможные механизмы влияния эволюции морских сообществ на повышение содержания кислорода в атмосфере, чем и была обусловлена возможность девонской радиации гильдии крупного размерного класса¹ континентальной фитобиоты. Предшествующие ей радиации ряда морских таксонов в позднем протерозое и раннем палеозое привели в итоге к изменению во взаимодействии Океана и атмосферы Земли. Показано, что ключевым звеном стало появление в раннем кембрии гильдии пелагических фильтраторов, перерабатывавших взвешенную органику в тонущие пеллеты. Это ускорило оборот органики в фотическом слое Океана, что привело к значительному увеличению объема захороненного органического вещества и обеспечило увеличение содержания растворенного кислорода в Океане и, как следствие, в атмосфере. Последнее обеспечило возможность выхода растений в аэротоп и дальнейшую девонскую взрывную радиацию наземных растений.

Ранее своеобразные девонские растения-углеобразователи с исключительно толстой кути-

¹ К тому времени континенты уже были плотно освоены организмами малого размерного класса – прокариотами, протистами и грибами (или их аналогами) – см. Направление 3.

кулой, так называемые «спонгиофитовые», часто рассматривались как специфические водоросли или переходные формы между водорослями и сосудистыми растениями, обитавшие в соленых лагунах либо в зоне литорали. Проведенные Н.В. Горденко и А.В. Броушкиным (ПИН РАН) тафономические наблюдения показали, что девонские угли (Уйбатское местонахождение, Хакасия; Шкурлатское местонахождение, Воронежская область), напротив, связаны с аллювиальными комплексами, содержащими палеопочвы и обнаруживающими признаки субаэральной (наземной) экспозиции. Уточнение систематического состава сообществ раннедевонских растений засушливых местообитаний (Уйбатское местонахождение) показало абсолютное преобладание среди них зостерофилловых – как по составу, так и по биомассе. Таким образом, доказана принадлежность спонгиофитовых углеобразователей из девона Кузбасса и Восточно-Европейской платформы к высшим сосудистым растениям. Очень важным отличием уйбатских углеобразователей от остальных углеобразователей девона является находка у них спороношения (рис. 1, а, б). Можно предполагать, что ксероморфизм зостерофилловых (очень толстая кутикула, массивная кутинизация замыкающих клеток устьиц (рис. 1, б, в), возникший как адаптация к физиологической сухости², характерной для обводненных, но анаэробных субстратов экотона

² Физиологическая сухость – следствие дисбаланса между транспирацией воды и ее всасыванием на фоне нормальной обводненности почвы. Физиологическая сухость может быть следствием либо холодной почвы – низкая температура затрудняет всасывание воды, либо угнетения корневой системы почвой. Последнее может быть связано с такими характеристиками почвы, как повышенная кислотность, избыток токсинов (включая хлоридионы), недостаток кислорода и азота.

«море–суша», преадаптировал их к колонизации хорошо дренированных субстратов сезонно засушливых биотопов континентов. *Таким образом, установлено, что значительная биомасса девонских растений-углеобразователей (известны пласты углей мощностью до нескольких метров) продуцировалась не морскими, а континентальными сообществами, иногда в условиях сезонного дефицита воды.*

Формирование почвенного покрова было другим необходимым условием девонской радиации наземных растений. Оно предшествовало этой радиации – первые палеопочвы были сформированы в микобактериальных биогеоценозах³. Гумус – уникальный и потому важнейший компонент почвы – образуется в ходе сложных взаимодействий ее минеральных компонентов, живых организмов и продуктов разложения мортмассы. Высокомолекулярными предшественниками гумуса в современных почвах являются преимущественно такие биополимеры, как лигнин, таннины, хитин, меланины и др., высокое содержание которых отмечено лишь в клеточных стенках грибов и сосудистых растений, но не прокариот. Биогенная деструкция этих биополимеров требует полифенолоксидаз – ферментов, относительно редких в мире прокариот, но широко распространенных у грибов. Таким образом, с актуалистических позиций почвы современного типа могли появиться лишь совместно с развитой биотой из наземных сосудистых растений и грибов, т. е. не ранее девона. Неясным моментом в теории синтеза гуминовых веществ путем трансформации растительных остатков является образование фракции гуминовых веществ, прочно связанной с зернами минералов в составе

³ См. Направление 3.5, отчет чл.-корр. РАН А.В. Маслова (ИГТ УрО РАН).

пленок (кутан) на их поверхности. Можно предположить, что ввиду нерастворимости высокомолекулярная органика кутаны формируются *in situ* из растворимых фенольных предшественников в ходе гетерофазного катализа на минеральной матрице с участием полифенолоксидаз грибов, иммобилизованных на той же матрице и/или на клеточных стенках. С целью моделирования такого процесса А.Г. Заварзиной (ПИН РАН) было исследовано формирование высокомолекулярной органо-минеральной кутаны на поверхности частиц минералов под нижней растительностью – лишайниками, которые и служили источником ферментов и мортмассы. *Установлено, что лишайники продуцируют конъюгаты фенолкарбоновых кислот, в частности оксibenзойной и ванилиновой. Последние известны как предшественники гуминовых веществ в почвах под современной древесной растительностью.* Выделены и очищены низкомолекулярная и высокомолекулярная лакказы – ферменты напочвенного лишайника *Solorina crocea*. *Установлено, что свободная низкомолекулярная лакказа лишайника *Solorina crocea* близка по способности к трансформации фенолкарбоновых кислот и гуминовых кислот к лакказе гриба-базидиомицета *Ranus tigrinus* – эффективного деструктора лигнина современных лесных экосистем.* Проведена иммобилизация лакказ лишайника на частицах глинистых минералов с целью изучения их способности катализировать синтез гуминовых веществ в гетерофазном процессе.

Известно, что на границе палеозоя и мезозоя произошел глобальный биотический и экосистемный кризис, в результате которого сложные наземные сообщества конца перми сменились очень обедненными первичными сообществами триаса. Доминирующей группой в наземных сообществах

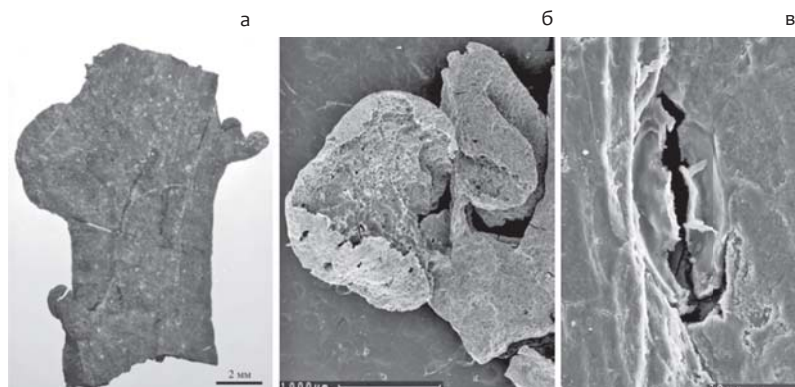


Рис. 1. Углеобразующее растение Уйбатского местонахождения. а – фрагмент оси с латерально расположенными спорангиями; б – вскрывшийся пустой двустворчатый спорангий; в – устьице, вид с внутренней поверхности кутикулы.

тетрапод перми были представители Theromorpha. Основное разнообразие таксонов этой группы вымирает на границе перми и триаса, и в мезозой проходят лишь высшие Anomodontia (среди которых были предки современных Monotremata), Synodontia (среди которых были предки прочих млекопитающих)⁴ и Therocerphalia. Есть данные о наличии теплокровности у Anomodontia и Synodontia. В ходе исследований д.б.н. М.Ф. Ивахненко (ПИН РАН) *выяснилось, что тероцефалы имели rhinagium («мочка носа») – орган определения направления ветра по зонам охлаждения. Наличие ринариума однозначно указывает на теплокровность тероцефалов. Таким образом, границу палеозоя и мезозоя пересекают только теплокровные тероморфы*, что, скорее, свидетельствует о похолодании климата в это время (как полагает палеоботаник В.А. Красилов), а не об общепринятом предположении о его аридизации⁵.

Традиционно в рамках Направления 1 особое внимание уделено уникальному вязниковскому биотическому комплексу. Он соответствует концу перми Восточной Европы и формировался на завершающем этапе экологического кризиса в пермских наземных сообществах. Группой к.б.н. А.Г. Сенникова (ПИН РАН) были описаны и фаунистически охарактеризованы опорные разрезы континентальных пограничных отложений перми и триаса в районе городов Вязников и Гороховца (Владимирская область). Положение границы перми и триаса было обосновано по рыбам и остракодам. Была проанализирована смена биоты

и абиотических условий, подробно рассмотрено геологическое строение, цикличность седиментации, литология и биостратиграфия отложений рубежа перми и триаса. *Показано, что в конце перми в данном районе происходила смена условий седиментации с озерной на аллювиальную.* Озерные бассейны, где накапливались в основном глинистые осадки, сменились мощными реками и потоками, несшими песчаный обломочный материал с молодых Уральских гор. Однако никаких признаков перерыва в осадконакоплении, а также катастрофической смены или ухудшения внешних условий, например, аридизации, на границе перми и триаса не найдено. *Смена условий осадконакопления связывается с новой фазой интенсивного поднятия молодых Уральских гор и обеднением растительного покрова в результате вымирания на рубеже перми и триаса. Изменение условий осадконакопления от средней перми к раннему триасу было постепенным, и скорее наблюдалось увеличение обводненности и гумидизация. Смена биоты также происходила постепенно: на фоне обедненной пермской фауны и флоры появляются отдельные короткоживущие таксоны и новые триасовые группы*, что позволяет обосновать выделение особого кризисного вязниковского этапа в истории наземной биоты Земли. Кроме того, *совокупность данных, полученных М.Ф. Ивахненко и А.Г. Сенниковым, как минимум требует скорректировать общепринятое предположение о катастрофической аридизации климата рубежа перми и триаса.*

Продолжается изучение путей освоения новых сред обитания и адаптивных зон позвоночными в конце палеозоя и начале мезозоя. По неполному скелету к.б.н. А.Г. Сенниковым (ПИН РАН) описаны новые род и вид эласмозаврид *Alexeyisaurus karnoushenkoi* из нижне-средне-норийских отложений (вильчековская свита) верхнего триаса о. Земля Вильчека (архипелаг Земля Франца-Иосифа). Новая форма мозаично сочетает признаки поздних типичных плезиозавров и собственные специфические черты строения. *Вероятно, она является древнейшим известным представителем типичных поздних завроптеригий – плезиозавров, ставших наиболее массовыми морскими рептилиями мезозоя. До сих пор древнейшие настоящие плезиозавры были известны только с ранней юры.*

⁴ См. ниже в Направлении 1.2, отчет группы д.б.н. А.В. Лопатина (ПИН РАН).

⁵ Поскольку одновременно с теплокровными тероморфами границу перми и триаса пересекают архозавры, ставшие доминирующей группой из-за совершенной локомоции, но оставшиеся на тот момент холоднокровными, можно предположить, что и теплокровность тероморф была адаптацией не столько к климату, сколько к общему повышению подвижности. Бипедализм с вертикальной постановкой конечностей повышал общую подвижность архозавров, но холоднокровность предполагала образ жизни, где скоростная локомоция относительно кратковременна. Возместив инеадаптивное («полурастопыренное») анатомическое строение локомоторного аппарата высоким уровнем метаболизма, пермские тероморфы могли как ослабить эксплуатационную конкуренцию за ресурс, выйдя в малодоступные архозаврам адаптивные зоны, так и в случае прямого столкновения с архозаврами (интерференционная конкуренция) получить шанс при относительно долговременной, но низкоскоростной локомоции (низкоскоростной хищник преследует жертву-спринтера на истощение, низкоскоростная жертва долгое время не подпускает хищника-спринтера на дистанцию броска, вынуждая его отказаться от атаки).

Межинститутской группой под руководством акад. Г.А. Заварзина (ИНМИ РАН) и д.б.н. С.В. Рожнова (ПИН РАН) начаты исследования биосферной роли рифов – пограничного биоценоза на границе суши и моря. Прямое воздействие биоты рифа создает карбонатный геохимический барьер между сушей и открытым морем со шлейфом последствий для осадконакопления и в более широких масштабах для формирования осадочной оболочки Земли. В зарифовом пространстве развиваются геохимические и биологические процессы лагунного типа, свойственные амфибиальным ландшафтам. Перед фронтом рифа существует пелагическая система открытого моря. Контрастная обстановка создает условия для быстрого протекания геохимических процессов в масштабах мегабиологии. Посредованное воздействие биоты может превосходить прямые процессы образования скелетных структур. В глобальном балансе рифовые системы играют роль стока CO_2 с образованием известняковых карбонатных толщ, но одновременно служат источником так называемого «кораллового потока CO_2 », возвращающего половину растворенной углекислоты в атмосферу. Обстановка накопления карбонатов жестко связана с климатом и происходит в условиях избыточного испарения и удаления CO_2 вследствие падения растворимости углекислоты на прогреваемом мелководье. Привнос растворенной углекислоты в географическую зону образования рифов происходит с холодной водой вследствие глобального конвейера морских течений. **Показано, что огромное количество захороненного карбоната в рифах и карбонатных платформах (в фанерозое не менее 50 % всех осадочных образований) являлось одним из регуляторов концентрации углекислого газа в атмосфере с момента появления рифовых экосистем в геологической летописи.** Наибольшее количество карбоната кальция образуется в тропиках, т. е. при достаточно высокой температуре воды и атмосферы, что связано с нарушением карбонатного равновесия в теплых водах в связи с уменьшением растворимости углекислоты. Выделение в атмосферу углекислого газа приводит к парниковому эффекту и потеплению, а его связывание биогенным карбонатом должно было приводить к уменьшению содержания углекислого газа в атмосфере, уменьшению парникового эффекта и буферизации климатических изменений.

Образование рифов также защищает берег от размывания при трансгрессии водоема, создавая условия для сохранения захороненных слоев. **Такой геоморфологический барьер рифоподобных экосистем может быть выявлен в разном масштабе биогенного рельефа, характерного как для морских, так и внутриконтинентальных биогеоценозов, поскольку в таких экосистемах конвергентно формируются принципы единой архитектуры, независимой от таксономического состава рифостроителей:** от биогенного нанорельефа болотной кочки с депрессией-мочажинкой до строматолитовых биогермов и от них к классическим рифогенным структурам, образованным разными таксонами: от археоциат, колониальных губок, кишечнополостных, мшанок до одиночных брахиопод (рихтгофении), двустворчатых моллюсков (рудисты) и даже иглокожих (эдриоастероидея *Syathocystis*).

Под руководством д.б.н. А.Н. Соловьева (ПИН РАН) обобщены данные по развитию и распространению ряда групп морских ежей в различные эпохи фанерозоя. Появившиеся в позднем ордовике представители отряда *Bothriocidaroida* просуществовали до раннего силура в морских бассейнах Северо-Западной Европы и Северной Америки (3 рода и около 20 видов). Они были обитателями поверхности грунта и, по-видимому, питались прикрепленными к субстрату водорослями и мелкими животными. Ввиду малочисленности и локального распространения роль морских ежей в донных биоценозах палеозоя была невелика, но в мезо-кайнозойе она резко увеличилась. Анализ находок морских ежей из верхнего триаса (главным образом из уникального местонахождения Сент-Кассиан, Италия, Доломитовые Альпы, карнийский ярус) показал, что к этому времени относится начало мезозойской радиации основных групп правильных ежей – цидароидов и «диадематойдов», которые стали существенным компонентом сообществ эпибентоса. **В позднемеловых и позднепалеоценовых донных биоценозах выявлена важная роль неправильных морских ежей – закапывающихся детритофагов (главным образом спатангоидов и холастероидов), активно участвовавших в биотурбации рыхлых осадков. Отмечено распространение в позднем палеоцене родоначальников современных глубоководных групп – урехинид, пурталезиид**

и эропсид, миграция которых в баттальную и абиссальную зоны океана, по-видимому, началась в эоцене.

Д.б.н. Г.А. Афанасьевой (ПИН РАН) проведен сравнительный анализ наиболее крупных вымираний брахиопод – группы фильтраторов бентоса, доминирующей на протяжении значительной части палеозоя и мезозоя. Для выяснения характера и направленности развития палеозойских брахиоподовых сообществ в кризисных ситуациях применялись морфофункциональный и морфо-экологический анализы структур раковины и проводилось сравнение специализаций брахиопод и экологически сходных двустворчатых моллюсков. Два наиболее крупных вымирания пришлось на границу франского и фаменского веков позднего девона и на рубеж палеозоя и мезозоя. Выявлены отличия этих вымираний по масштабу, динамике и эколого-эволюционным последствиям. **Показано, что ведущая роль в изменении разнообразия брахиопод на данных этапах принадлежала преадаптациям и трофическим специализациям. Часто встречающиеся при этом параллелизмы обусловлены морфофункциональными ограничениями, которые накладывает образ жизни раковинного прикрепленного фильтратора.**

1.2. В проекте «Корреляция филогенетических реконструкций, построенных на основе параметров, характеризующих разные уровни биологической организации» (рук. к.б.н. Г.С. Раутиан, ПИН РАН) проводился теоретический анализ основ корреляции процессов развития, построенных на основе параметров, характеризующих разные уровни биологической организации. Рассмотрены общие закономерности процессов развития, составляющих непротиворечивую систему запретов и разрешений, которые необходимо принимать во внимание при реконструкции филогенезов и построении таксономической системы. Они включают принципы адаптивной направленности эволюции, прогрессивной специализации, необратимости эволюции, неравномерности темпов развития таксонов, мозаичности эволюции разных подсистем организма, параллельной эволюции и ряд других. **Показано, что многие законы, первоначально сформулированные для филогенеза биологических объектов как «эмпирические закономерности эволюции», в**

действительности являются общими законами процесса любого развития системы и вовлечены в единую систему представлений.

Проведена реконструкция филогенеза млекопитающих на основе полного митохондриального генома 137 видов, представляющих практически все группы высокого таксономического ранга. Используемая компьютерная модель позволяла оценить различия в темпах замен в разных ветвях древа. **Показано, что среди крупных групп современных млекопитающих наименьшие темпы эволюции характеризуют однопроходных, в несколько раз большие – сумчатых и наибольшие – плацентарных. На этом, самом высоком, уровне соотношение темпов молекулярной эволюции аналогично соотношению темпов морфофункциональной эволюции.** В частности, млекопитающие – «живые ископаемые», сохраняющие древние архетипы, медленнее эволюционируют также и на молекулярном уровне. Однако на более детальном уровне рассмотрения, например, **при сравнении разных групп внутри плацентарных млекопитающих, этот параллелизм темпов молекулярных и морфофункциональных изменений не всегда справедлив**, и филогенетически молодые ветви не всегда показывают максимальные темпы эволюции, тогда как среди древнейшей группы насекомоядных существуют как медленно генетически меняющиеся ветви, так и показывающие высокие темпы.

Ранее Г.А. Раутиан (ПИН РАН) на основе изучения эволюции летучих мышей был сформулирован принцип: таксоны, сочетающие относительно низкий таксономический ранг с высоким уровнем генетической диверсификации на субтаксоны, обладают примитивными (предковыми) морфофункциональными характеристиками. Показано, что этот принцип справедлив и для других таксонов млекопитающих. **В частности, высокая (наибольшая среди всех известных групп млекопитающих) генетическая диверсификация таксонов насекомоядных группы *Lipotyphla* является наиболее яркой иллюстрацией этой закономерности и свидетельствует о длительном сохранении общего предкового архетипа, при котором генетические изменения неуклонно продолжали накапливаться, но не приводили к смене адаптивной зоны и появлению на этой основе новых отрядов.**

Группой д.б.н. А.В. Лопатина (ПИН РАН) проведен филогенетический анализ 55 таксонов мезозойских млекопитающих, основанный на распределении 70 морфологических признаков строения зубов и нижней челюсти. Предложена новая система млекопитающих, в составе которой выделяются подклассы Allotheria (многобугорчатые), Apotheria subclassis nov. (мезозойские млекопитающие, сохранявшие наряду с млекопитающим челюстным суставом между зубной и чешуйчатой костями рудиментарный «рептилийный» челюстной сустав между квадратной и сочленовной костями) и Acrotheria subclassis nov. (высшие звери, включающие триконодонтов, симметродонтов, эупантотериев и всех современных млекопитающих – однопроходных, сумчатых и плацентарных – с их предковыми группами). Система млекопитающих с учетом нового деления на подклассы представляется в следующем виде († – вымершая группа) (для метатериев и эутериев отряды не приводятся).

- Класс Mammalia Linnaeus, 1758
- Подкласс †Allotheria Marsh, 1880
- †Haramiyida Hahn *et al.*, 1989
- †Multituberculata Cope, 1884
- Подкласс «†Apotheria» subclassis nov.
- Надотряд «†Archaeotricodontata» superordo nov.
- †Sinocodontiformes Kinman, 1994
- †Morganucodonta Kermack *et al.*, 1973
- †Docodonta Kretzoi, 1946
- †Dinnetheria ordo nov.
- Надотряд †Archaeosymmetrodonta superordo nov.
- Kuehneotheria McKenna, 1975
- Надотряд †Paratribosphenida superordo nov.
- †Shuotheridia Chow et Rich, 1982
- †Henosferida ordo nov.
- Подкласс Acrotheria subclassis nov.
- Инфракласс «†Triconodonta» Osborn, 1888
- †Gobiconodonta ordo nov.
- «†Phasclotheria» Ameghino, 1889
- †Amphidontoidea Prothero, 1981
- †Eutricodontata Kermack *et al.*, 1973
- Инфракласс †Cladotheria McKenna, 1975
- †Eupantotheria Kermack et Mussett, 1958
- Инфракласс «†Symmetrodonta» Simpson, 1925
- †Tinodontida Prothero, 1981
- †Spalacotheriida Prothero, 1981
- Инфракласс †Zatheria McKenna, 1975
- Надлегион «Prototheria» Gill, 1872
- Легион «†Prototribosphenida» Wible *et al.*, 1995

- «†Amphitheria» Kermack *et al.*, 1968
- Легион Australosphenida Luo *et al.*, 2001
- †Ausktribosphenida Rich *et al.*, 1997
- Monotremata Bonaparte, 1837
- Надлегион Theria Parker et Haswell, 1897
- Легион «†Tribotheria» Butler, 1978
- «†Aegialodontia» Butler, 1978
- Легион Metatheria Huxley, 1880
- Легион Eutheria Gill, 1872

В итоге показано, что в эволюции млекопитающих развитие псевдотрибосфенических зубов происходило дважды – Docodonta (†) и «†Shuotheridia» (†) (подкласс Apotheria), трибосфенических зубов – трижды: у Henosferida ordo nov (†) (подкласс Apotheria) и Monotremata и Theria в подклассе Acrotheria subclassis nov. Маммализация среднего уха происходила дважды: у мультитуберкулят (†) (подкласс Allotheria) и у акротериев, у которых среднее ухо с тремя слуховыми косточками стало ключевой синапоморфией.

Последовательность преобразования рептилийного среднего уха с единственной слуховой косточкой в млекопитающее можно представить следующим образом. Формирование млекопитающего челюстного сустава между зубной костью нижней челюсти и чешуйчатой костью черепа произошло еще на цинодонтном уровне, сделав возможными редукцию постдентальных нижнечелюстных зубов и преобразование их в элемент слухового аппарата. Эта редукция явилась частью эволюционного тренда маммализации – параллельного и независимого формирования различных маммальных признаков в разных филумах как хищных, так и растительноядных цинодонтов.

У потомков хищных цинодонтов – позднетриасовых и юрских апотериев (синоконодонты, моргануконодонты, докодонты, кюнеотерии, диннетерии, шуотеридии и хеносфериды) сохраняется предковое цинодонтное состояние: постдентальные кости причленены к меккелеву хрящу и лежат в хорошо выраженном постдентальном желобке на внутренней стороне ветвей нижней челюсти («примитивное состояние» челюстного сустава и среднего уха, рис. 2).

У потомков апотериев – появившихся в мелу акротериев, таких, как китайские Yanocodon и Gobiconodon или сибирский *Kiyatherium cardiodens*, переизученный в рамках Направления 1, сохраняется глубокая длинная меккелева борозда, но пост-

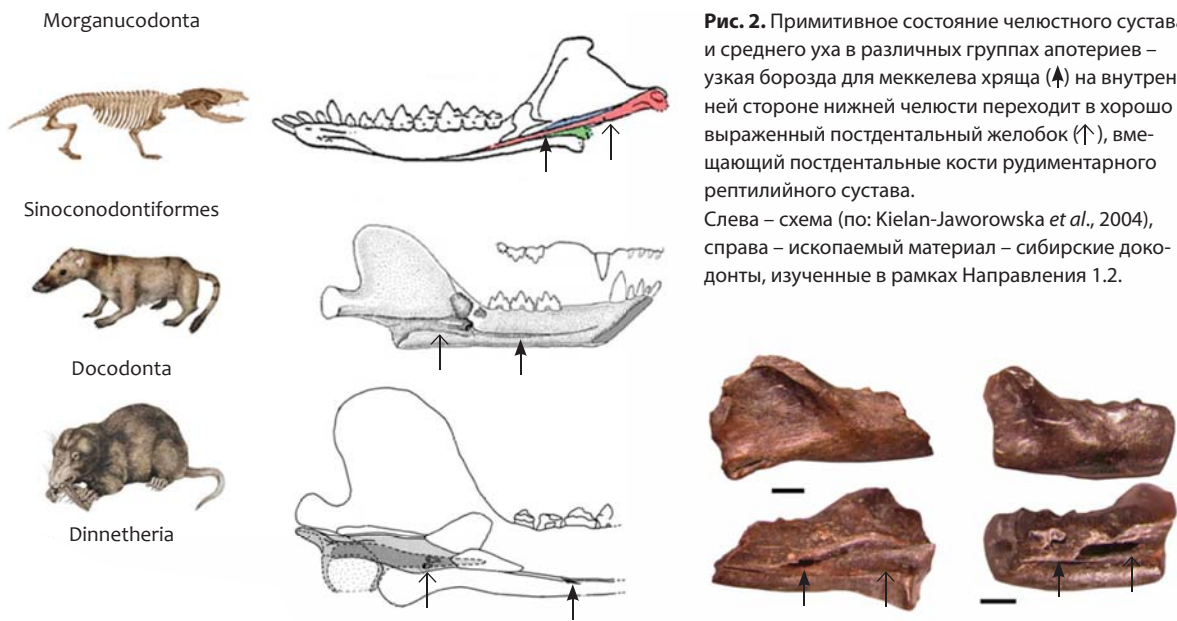


Рис. 2. Прimitивное состояние челюстного сустава и среднего уха в различных группах амниотериев – узкая борозда для меккелева хряща (A) на внутренней стороне нижней челюсти переходит в хорошо выраженный постдентальный желобок (B), вмещающий постдентальные кости рудиментарного рептилийного сустава. Слева – схема (по: Kielan-Jaworowska et al., 2004), справа – ископаемый материал – сибирские докодонты, изученные в рамках Направления 1.2.

дентальный желобок исчезает, что (в соответствии с эмбриологическим материалом по сумчатым и утконосу) предполагает латеральный изгиб меккелева хряща, на котором постдентальные кости находятся в подвешенном состоянии («промежуточное состояние» челюстного сустава и среднего уха, рис. 3).

Наконец, у современных акротериев, как Monotremata, так и Metatheria и Eutheria и ряда вымерших (Sralacotheriida у симметродонтов) происходит резорбция меккелева хряща, и косточки среднего уха полностью отделяются от нижней челюсти («маммальное состояние» челюстного сустава и среднего уха). **Распространение «маммального состояния» в столь далеких филумах акротериев говорит в пользу его параллельного формирования.** Кроме того, независимо от апотерио-акротериевой линии у потомков растительноядных цинодонтов – аллотериев – в филуме мультитуберкулят параллельно и независимо также сформировалось «маммальное состояние» челюстного сустава и среднего уха с отделением косточек среднего от нижней челюсти. **Данные, полученные группами А.В. Лопатина (ПИН РАН) и М.Ф. Ивахненко (ПИН РАН), свидетельствуют о полифилетическом происхождении таксона «млекопитающие» в ходе двустадийного эволюционного процесса: широкой дивергенции высших тероморфных рептилий с последующим параллельным мозаичным**

формированием комплекса маммальных признаков в различных филумах тероморфов и их потомков (маммализация по Л.П. Татаринцеву). Такое широкое распространение параллелизмов может быть связано как с преадаптациями, вызванными морфофункциональными ограничениями тероморфного архетипа⁶ (что не очень хорошо согласуется с успешной радиацией тероморфов в перми), так и с жестким отбором на неспецифическую адаптивность – выживание в среде, неблагоприятной по многим факторам, в ходе пермотриасового кризиса. Такой отбор⁷ должен был отсеивать узкоспециализированные формы с частными адаптациями и благоприятствовать адаптациям широкого профиля⁸, которые доминируют в комплексе признаков таксона «млекопитающие».

1.3. В руководимом акад. Ю.И. Черновым (ИПЭЭ РАН) проекте «Особенности динамики синэкологических структур разного уровня под влиянием климатических, антропогенных

⁶ Ср. с отчетом д.г.-м.н. М.С. Афанасьевой (ПИН РАН), Направление 1.1.

⁷ Ср. с отчетом В.В. Сулова (ИЦиГ СО РАН), Направление 5.4.

⁸ Альтернативная модель возникновения ароморфных признаков в эволюции восходит к автору термина – А.Н. Северцову, предполагает освоение экотона и хорошо подтверждена на примере освоения суши различными группами позвоночных, беспозвоночных и растений (см. также Направление 1.1). Но трудно представить незанятый экотон, который могли бы осваивать представители и без того широко радиировавших тероморфов.

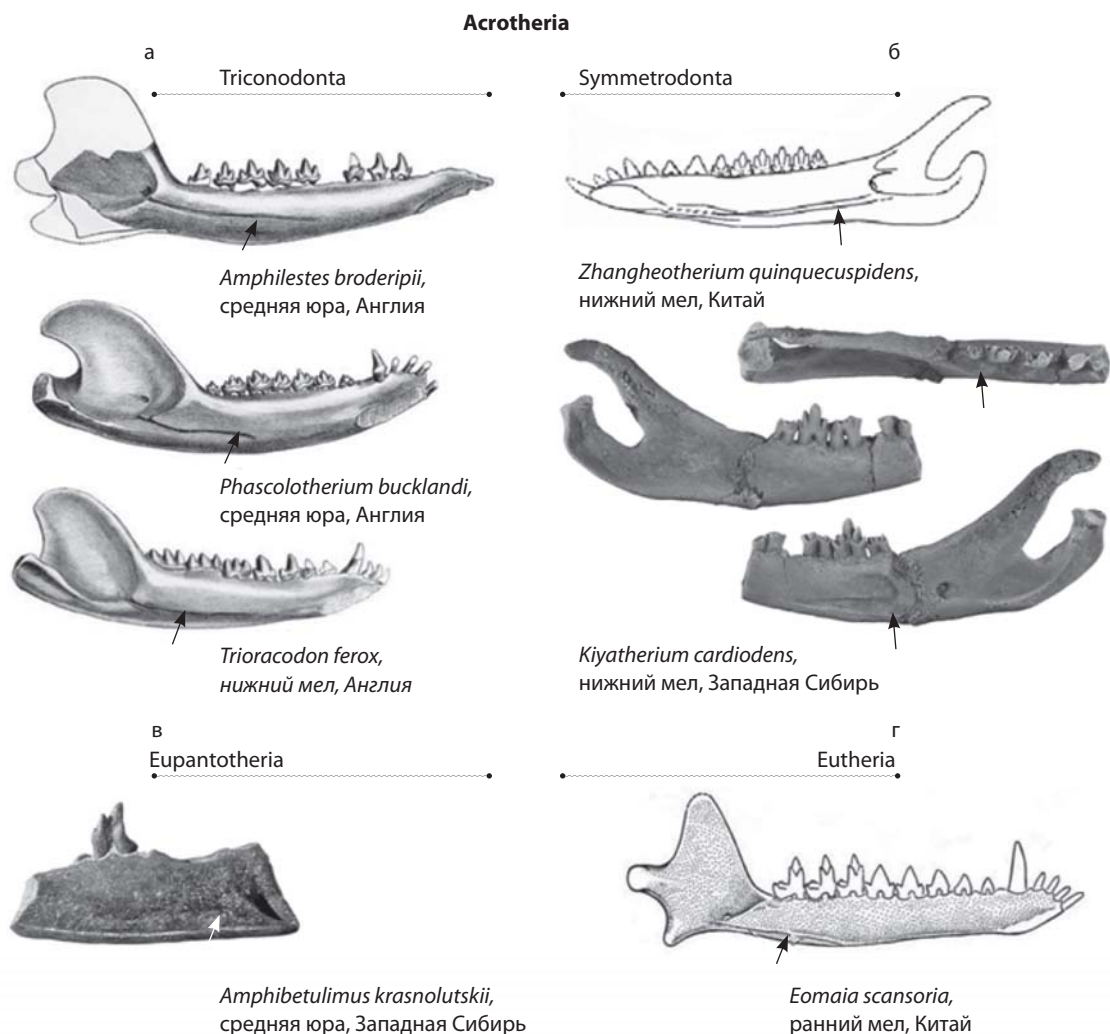


Рис. 3. Промежуточное состояние челюстного сустава и среднего уха в различных группах меловых акротериев – узкая борозда меккелева хряща (▲) при отсутствии постдентального желобка.

а – триконодонты (по: Kielan-Jaworowska *et al.*, 2004); б – симметродонты (общая схема и ископаемый сибирский материал, изученный в рамках Направления 1; в – эупантотерии: фрагмент нижней челюсти с отмеченной стрелкой бороздой меккелева хряща (ископаемый сибирский материал, изученный в рамках Направления 1.2); г – ранние эвтерии (по: Ju *et al.*, 2002).

и биотических факторов» исследовались закономерности преобразования как биогеоценозов в целом, так и сообществ организмов в различных ландшафтно-зональных условиях в связи с эволюцией климата в конце XX–начале XXI вв. Сообщества типичных тундр в районе биогеоценологического стационара «Тарей» (западный Таймыр) были подробно исследованы в 1965–1970 гг. Под руководством д.б.н. Н.В. Матвеевой и к.б.н. Л.Л. Занохи (БИН РАН) проведены **повтор-**

ные полевые исследования, не обнаружившие каких-либо изменений ни в составе флоры сосудистых растений, ни в ценофлорах и структуре растительных сообществ. Последнее не отмечено даже в зональном сообществе (дриадово-осоково-моховая тундра) на водораздельном увале, где в результате явлений термокарста произошла существенная трансформация прежде ровной поверхности – сформировалась полигональная сеть плоских бугров 7–10 м в диаметре и разде-

ляющих их ложбин глубиной до 0,8 м. Причины появления подобных образований, ранее в данном районе на выпуклых поверхностях и склонах не отмечавшихся, и точную скорость их формирования еще предстоит изучить. **Таким образом, отсутствие смены состава растительных сообществ при существенных изменениях микрорельефа и экологических условий свидетельствует о значительном консерватизме тундровой растительности в экстремальных условиях Арктики.** В окрестностях Тарейского стационара также проведены сборы (акад. Ю.И. Чернов, д.б.н. А.Б. Бабенко, ИПЭЭ РАН) различных наземных и водных беспозвоночных. **Предварительный анализ населения герпетобия (жуки, коллемболы) не обнаружил явных отличий от данных 45-летней давности.**

Путем анализа снимков спутника Landsat за 1984–2009 гг. к.б.н. И.А. Лавриненко (БИН РАН) и О.В. Лаврененко (Ненецкий гос. заповедник) **выявлено увеличение вегетационного индекса NDVI (феномен, который называют «озеленением», «greening», территории) для острова Вайгач на Европейском Севере.** Это предполагает увеличение продуктивности растений с зелеными надземными частями, которые на острове в наибольшей степени характерны для лугов и зарослей кустарниковых ив.

Под руководством к.б.н. О.А. Хрулевой и акад. Ю.И. Чернова (ИПЭЭ РАН) проведен сравнительный анализ фауны и населения долгоносикообразных жуков и пауков мозаичной полупустыни Северного Прикаспия. Материал по жукам был собран на территории Джаныбекского стационара с 30-летним интервалом, который совпал с заметным увеличением уровня атмосферного увлажнения в данном регионе. **Показано, что мозаика местообитаний солонцового комплекса – соседство участков с пустынной и степной растительностью – позволяет сосуществовать долгоносикам различных экологических групп, что и определяет в целом высокий уровень их видового разнообразия.**

С другой стороны, выявлены более чем двукратные различия числа обитающих в травостое видов жесткокрылых надсемейства Curculionioidea, связанные с чередованием «сухой» (1972–1974 гг. – 33 вида) и «влажной» (2003–2005 гг. – 75 видов) фаз эволюции климата. **Таким образом, в пери-**

од повышенного увлажнения биоразнообразие возрастает.

Преобразования, произошедшие в населении долгоносиков, тесно связаны с их трофическими связями и фенологией. **Наиболее стабильные позиции в населении сохранили степные многоядные долгоносики подсемейства Entiminae (*Otiorhynchus velutinus*, *Euidosomus acuminatus*, *Omius verruca*, *O. rotundatus*), период активности имаго которых связан с весной – сезоном, когда различия климата «сухой» и «влажной» фаз наиболее сглажены. Практически все долгоносики, обилие которых резко изменилось, относятся к специализированным фитофагам с пиком активности имаго в летнее время.** В 2000-х гг. в условиях повышенного увлажнения резко снизилась численность пустынно-степных видов из числа основных доминантов пустынных группировок (*Phaeophorus nebulosus*, *Metadonus anceps* и особенно *Ptochus porcellus*). В степных сообществах численность целого ряда видов (*Phyllobius brevis*, *Trachyphloeus amplithorax*, *Archaeophloeus inermis*, *Stenopteron tenue*, *Sitona inops*, *S. longulus*, видов рода *Tychius*), напротив, возросла. **У большинства этих видов развитие происходит на люцерне *Medicago rotundifolia* – растении, участие которого во «влажную» фазу климата в растительном покрове степных ассоциаций резко возросло.** Весеннее население долгоносиков мозаичной полупустыни состоит в основном из широко распространенных политрофных степных видов и сохраняет сходный набор доминантов как в засушливых, так и более мягких условиях. Напротив, в летнем населении, ядро которого формируют виды с узкой пищевой специализацией (моно- и олигофаги), состав фоновых видов заметно варьирует. **В «сухую» фазу климата (1970-е гг.) летнее население в обоих типах сообществ в основном формируется за счет пустынно-степных видов, а в период смягчения аридности (2000-е гг.) наблюдаются снижение их численности и, соответственно, увеличение обилия степных и лугово-степных элементов.** Таким образом, преобразования в фауне долгоносиков хорошо согласуются с изменениями ценотической активности видов растений, с которыми эти жуки связаны. Предполагается, что подобные изменения сообществ носят циклический характер.

Динамика биоразнообразия пауков мозаичной полупустыни «сухой» и «влажной» климатических фаз изучалась к.б.н. Т.В. Питеркиной (ИПЭЭ РАН) на полевых сборах двух временных «срезов» (1980-е и 2000-е гг.). Значительные изменения видового состава пауков шли на фоне относительной стабильности основных параметров структуры населения (уровня видового разнообразия, показателей доминирования, выравненности). Этим демонстрируется известный в синэкологии принцип, согласно которому связи сообществ с факторами среды значительно менее тесные, чем у отдельных видов. **Выявлена тенденция к увеличению сходства аранеокомплексов, развитых в пустынных и степных местообитаниях. Вероятно, это является следствием снижения контрастности условий в различных элементах микрорельефа и увеличения сходства их фитоценозов, вызванных более теплыми зимами и влажными летними сезонами, изменившимися водно-солевой режим почв и характер распределения талых вод по территории.**

Д.б.н. А.А. Захаровым и Д.Н. Горюновым (ИПЭЭ РАН) исследованы закономерности преобразования структуры локальных популяций рыжих лесных муравьев, а также их адаптационные стратегии при разрушении их гнезд человеком и интродуцированными им кабанами. Такие разрушения приняты за последние 20–30 лет перманентный характер. **Выявлены общие тенденции трансформации сообществ муравьев.** На уровне видовых поселений муравьев это: 1) экзогенная фрагментация поселений; 2) снижение репродуктивного и расселительного потенциала; 3) сокращение внутривидового разнообразия, депопуляция и деградация локальных поселений. На уровне многовидовых сообществ развитие этих тенденций выливается в формирование ущербных многовидовых сообществ муравьев, которые характеризуются: 1) сокращением видового разнообразия; 2) выпадением облигатных доминантов; 3) упрощением структуры, в крайнем варианте – формированием на их месте одновидовых поселений факультативных доминантов и инфлюентных видов. Развитие этих тенденций ведет к сокращению общей численности и падению ценотической роли муравьев в лесу, снижению видового разнообразия растительных компонентов и животного населения

лесного сообщества, снижению продуктивности и биологической устойчивости насаждений. **Исследованы стратегии муравьев, обеспечивающие выживание и развитие их поселений в условиях антропогенной трансформации среды их обитания.** Минимизация прямого ущерба от разрушений гнезд достигается несколькими путями – изменением конструкции гнезд, восстановлением нарушенных гнезд с использованием элементов и частей старых гнезд, переселением в защищенные от поломок места. **Компенсация или избегание последствий негативных изменений среды обитания** осуществляется изменением типа гнезд, сменой субстрата обитания, изменением пространственно-функциональной структуры поселения, передислокацией отдельных гнезд и целых поселений в благополучные участки леса. **Сохранение дееспособности и репродуктивного потенциала поселения** обеспечивается объединением малочисленных семей (стратегия концентрации населения), формированием смешанных семей, переходом в режим челночных перемещений населения между гнездами. **Обеспечение эффективной жизнедеятельности в условиях сильной антропогенной нагрузки** достигается смещением и изменением системы кормовых дорог, увеличением доли тоннелей у дорожно-тоннельных видов, более активным использованием корневых тлей. **Таким образом, социальность поддерживает разнообразие как условие своего существования. На разнообразии фенотипов, опыта, активности особей основано разделение функций между ними. Разнообразие повышается с ростом социума, достигая максимума в крупных, процветающих поселениях, и поддерживается толерантностью развитых сообществ к разнообразию форм и отклонениям от нормы. Высокое внутривидовое разнообразие и экологическая поливалентность ряда видов обусловили эффективную взаимную комплементарность двух уровней (внутривидового и видового) разнообразия у муравьев.**

Группой д.б.н. А.С. Голубцова (ИПЭЭ РАН) продолжено изучение фаун рыб, населяющих замкнутые озерные системы в южной части Эфиопской рифтовой долины. Показано, что видовое разнообразие в отдельных озерных системах определяется балансом между расселением через ныне высохшие участки палеогидрографической

сети и случайной элиминацией таксонов в нестабильных гидрографических условиях, *причем существует обратная зависимость между вероятностью элиминации и общим объемом воды в озерной системе⁹, минимизирующим нестабильности гидрологических условий, связанных с климатом и геологическими факторами.*

Изучение множественных случаев видообразования в нескольких группах пресноводных рыб, населяющих горные районы Сибири и Восточной Африки, а также анализ литературы по другим регионам позволили сформулировать *гипотезу о трофической дифференциации близких форм в обедненных рыбных сообществах изолированных водоемов как особом модусе эволюции.* Проведено изучение механизмов трофической дифференциации симпатрических речных форм крупных африканских усачей методами анализа соотношений стабильных изотопов азота и углерода в тканях рыб. *Получены первые молекулярно-филогенетические доказательства независимого возникновения пучков форм усачей в различных речных системах Восточной Африки.*

К.б.н. О.Л. Макаровой (ИПЭЭ РАН) исследовано биоразнообразие гамазовых клещей в ельниках и сосняках равнинной тайги Печоро-Ильчского заповедника, которое оказалось близким к такому для сибирской тайги. Это позволило выделить в фауне гамазовых клещей Палеарктики общий комплекс бореальных и бореомонтанных видов (*Trachytes edleri*, *Dinychus septentrionalis*, *D. crassus*, *Caurozercon duplex*, *Neozercion smirnovi*, *Zercion forsslundi*, *Z. zelawaiensis*). Оказалось, однако, что их обитание не ограничено биотопами темнохвойной тайги. Малочисленность группы строго бореальных видов и практически отсутствие специализированных обитателей ельников характерны и для других почвенных беспозвоночных – жужелиц и коллембол. *Таким образом, можно заключить, что для педобионтов критически низкая освещенность и сглаженность погодных колебаний, характерных для нижних ярусов этих лесных формаций, мало существенны.* С другой стороны, среди гамазовых клещей не оказалось ни одного вида, общего для всех сравниваемых ельников (от Румынии на западе до Сахалина на востоке). *Таким образом, мери-*

⁹ Такая зависимость нарушается хозяйственной деятельностью человека, ставящей малочисленные виды на грань вымирания.

дианальные изменения фауны гамазид связаны с градиентом континентальности и не зависят от рода и вида дерева-эдификатора.

В ИПЭЭ РАН группами к.б.н. Р.А. Захарова и к.б.н. Н.С. Морозова продолжены исследования синурбизации птиц – организации орнитоценозов и межвидовых отношений в них в парках Москвы. Показано, что при условии сохранения основных биотопов лесопарков и стабилизации их рекреационной нагрузки сценарий необратимого обеднения видового состава птиц в городе не подтверждается. Напротив, отмечено расширение видового состава орнитофауны (формирование городской популяции у черного дрозда, случаи зимнего размножения ушастой совы, первые прецеденты гнездования в городских лесопарках среднего пестрого дятла и длиннохвостой неясыти, возникновение частичной оседлости у канюка). Интересно, что на фоне общего роста численности у синиц и дроздов не выявлено существенного угнетения одного вида другим в парах близкородственных экологически сходных видов (хотя в зимовочных стаях может изменяться соотношение видов, например, рост численности лазоревки по сравнению с большой синицей). *Такие изменения в составе орнитофауны объясняются комплексом факторов: экзогенных – смягчением климата, повышением средних температур зимних и весенних месяцев – и эндогенных по отношению к экосистемам. К эндогенным факторам относятся перераспределение экологически сходных видов в лицензионном пространстве экосистемы в сторону большей комплементарности экологических ниш (чем обеспечивается стабильность многовидовых стай) и отбор на толерантность к фактору беспокойства и другим антропогенным факторам.* Так, в Московской городской агломерации продолжается процесс синурбизации черного дрозда, что выражается в возрастании толерантности к человеку и, в частности, в участвующем использовании антропогенных материалов при строительстве гнезд. В городских популяциях этого вида в Западной и Центральной Европе этот процесс наблюдается уже давно.

1.4. В рамках проекта «Эволюция биогеоэкологического покрова Северного полушария в позднем плейстоцене и голоцене» (рук. д.б.н. А.Б. Савинецкий, ИПЭЭ РАН) изучено соотно-

шение антропогенной и эндогенной составляющих в филогенезе островных экосистем. Морские островные экосистемы антропогенно уязвимы из-за изолированности и ограниченности в пространстве, а также зависимости от переноса вещества из моря на сушу, осуществляемого главным образом морскими птицами. Среди Алеутских островов есть такие, где фауна лишена наземных млекопитающих, и такие, где в конце XVIII в. интродуцированы песцы. Именно разная численность птиц на островах, заселенных песцами и свободных от них, обуславливает различия в продуктивности и структуре растительных сообществ, содержании фосфора и других микроэлементов в почвах. В частности, содержание ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) тем больше, чем выше трофический уровень организма. Так, в наземных экосистемах $\delta^{15}\text{N}$ растений близка 0 ‰, у травоядных животных ~3–5 ‰, у хищных ~8–10 ‰. Трофические цепи морских экосистем длиннее и эффект фракционирования ^{15}N заметнее: $\delta^{15}\text{N}$ зоопланктона – 3–6 ‰, рыб – 7–10 ‰, птиц – 12–16 ‰. Высокая плотность популяций морских птиц в прибрежной полосе Алеутских островов обогащает почву ^{15}N . Таким образом, предложена уникальная методика мониторинга долговременной динамики морских птиц на островах (рис. 4).

Был исследован изотопный состав торфа отложения East-Point, обнаруженного близ берега моря на острове Шемья. Для определения возраста было выполнено семь радиоуглеродных датировок. На их основе была построена компьютерная модель скорости роста отложения, что позволило получить вероятностную оценку возраста слоев торфа: отложение начало накапливаться ~11 тыс. лет назад и формируется до настоящего времени. В нижних слоях торфа $\delta^{15}\text{N}$ достигает 14–16 ‰ – свидетельство жизнедеятельности больших гнездовых морских птиц. Резкое снижение $\delta^{15}\text{N}$ до 2–5 ‰ начинается с глубины 195–165 см и сохраняется по настоящее время, что связано с падением численности морских птиц. Анализ модели датировал снижение $\delta^{15}\text{N}$ в торфе первой половиной I тысячелетия до н. э. К настоящему времени выполнено 17 радиоуглеродных датировок культурных слоев из девяти поселений о. Шемья. Три наиболее древних сделаны в одном поселении, что позволяет датировать его основание и, следовательно, время появления человека на о. Шемья началом I тысячелетия до н. э. Хорошее совпадение независимых датировок позволяет использовать анализ динамики $\delta^{15}\text{N}$ для реконструкции истории взаимодействия антропогенной и эндогенной составляющих в филогенезе островных экосистем.

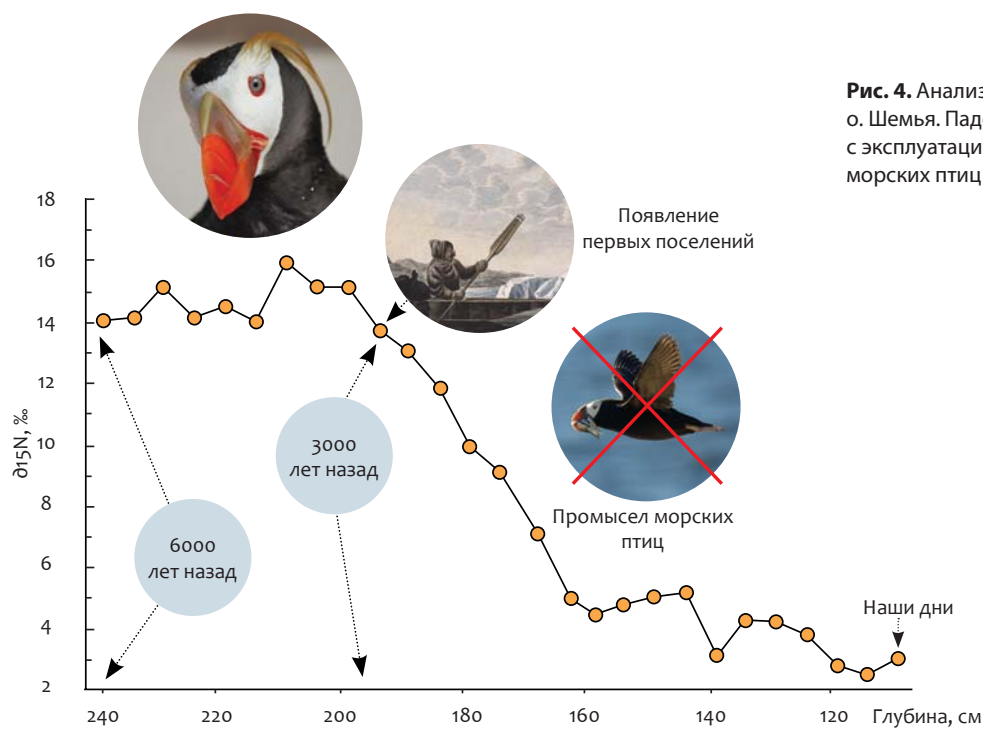


Рис. 4. Анализ динамики $\delta^{15}\text{N}$ торфа о. Шемья. Падение $\delta^{15}\text{N}$ связано с эксплуатацией гнездовых колоний морских птиц человеком.

1.5. В руководимом д.б.н. В.М. Алифановым (ИФХиБПП РАН) проекте «**Особенности эволюции почвообразования в последнем (позднеплейстоценовом) климатическом макроцикле на переходах между холодными и теплыми биосферами**» проводилось сравнительное изучение процессов почвообразования, протекавших в центральном районе Восточно-Европейской равнины в течение позднеплейстоценового (валдайского) оледенения, а также их влияния на последующее почвообразование при потеплении в голоцене («память почв»). Почвообразующие породы – лессовидные и покровные суглинки – формировались в самом конце позднеплейстоценового межледниково-ледникового макроцикла уже после максимального похолодания. Голоценовые же почвы на них (вплоть до современных выщелоченных и оподзоленных черноземов) начали свое формирование уже в теплой биосфере. Разрез охватывал стратиграфические горизонты современной почвы, толщи позднеплейстоценовых покровных лессовидных суглинков с заключенными в них погребенными почвами и подстилающую эту толщу морену.

Во-первых, горизонтальная развертка разреза показала, что мозаичная структура современного почвенного покрова (чередование участков выщелоченных и оподзоленных черноземов) соответствует палеокриогенной крупной клиновидной грунтовой структуре, трещины которой пронизывают практически всю толщу: из покровных лессовидных суглинков внедряются в морену, но не доходят до современной дневной поверхности, будучи перекрыты молодыми почвенными горизонтами. Палеокриогенная крупная клиновидная грунтовая структура – наследие сформировавшегося еще в днепровское время такого специфического перигляциального микрорельефа, как крупная палеокриогенная полигональная система трещин. Впоследствии, хотя выходящие на дневную поверхность трещины и засыпались большим объемом перекрывавшего суглинка, над трещиноватыми участками погребенного рельефа формировались локальные понижения, которые далее проецировались, формируя вертикальный почвенный клин, на все последующие дневные поверхности вплоть до современной. Клиновидная грунтовая структура регулировала перераспределение влаги. В итоге на участках межблочного понижения увеличена мощность

гумусовых горизонтов современных и погребенных почв, появляется кислотность и формируется ожелезненный горизонт Vf (рис. 5), который отсутствует на блоке. Современной поверхности блока погребенного перигляциального микрорельефа соответствует участок выщелоченного чернозема, а межблочному понижению – оподзоленный чернозем. Различия достигают уровня подтипа почв. **Таким образом, исследования подтвердили ранее выявленную «память почв» – эффект долговременного влияния криогенного перигляциального микрорельефа на последующие процессы почвообразования.**

Во-вторых, на вертикальной развертке разреза хорошо видно чередование обогащенных гумусом горизонтов погребенных почв разной степени выраженности и сохранности и разделяющих их толщ литогенных прослоев лессовидных суглинков (рис. 5). Плейстоценовые разновозрастные гумусированные погребенные горизонты – следствие почвообразовательных процессов, протекавших на фоне относительного потепления (межледниковый, реже межстадиальный ранги), тогда как перекрывающий их литогенный материал свидетельствует о вновь наступившем суровом климате, гасящем почвообразование. Таким образом, **наличие серии из 8 погребенных почв (рис. 5, горизонты A1A2–A1B6), разделенных литогенными толщами, подтверждает существование повторяющихся во времени фаз неустойчивого развития ландшафта, обусловленных климатическими циклами среднего масштаба (цикл макромасштаба: «холодная биосфера → теплая биосфера → холодная биосфера»; текущий голоценовый макроцикл еще не завершен).**

В третьих, на вертикальной развертке разреза обнаруживается слоистость и в литогенных толщах (рис. 5). Лессовидные и покровные суглинки представляют собой материнскую породу для современных почв, формировались послойно. Каждый отложенный слой, пока не был перекрыт, находился на дневной поверхности, что в холодном и сухом климате перигляциальной зоны ведет к формированию морфологически слаборазвитых инициальных (пионерных или эмбриональных) почв. Такие мономорфные почвы были названы элементарными почвенными образованиями (ЭПО). Их формирование отражает климатическую циклику малого и сверхмалого масштабов

(«климатический шум»). В отличие от гумусированных погребенных почв ЭПО имеют ранг, как мы предполагаем, ниже интерстадиального, что впервые описано в почвенной и палеогеографической литературе. Процесс педогенной проработки поверхностного материала каждого слоя на фоне «климатического шума» сформировал в перигляциальных условиях педогенно стратифицированные толщи (педоциклиты и педолитоциклиты), представляющие собой композиции из ЭПО (рис. 5, горизонты В). Таким образом, показано, что покровные лессовидные суглинки, служащие почвообразующей породой голоценовых почв центра Восточно-Европейской равнины, не являются монолитогенными и однородными. Они представляют собой циклически построенную толщу, состоящую из серии наложенных друг на друга ЭПО или участков ЭПО.

1.6. В проекте «Эволюция почв степей юга России и глобальные изменения климата в голоцене» под руководством д.б.н. В.А. Демкина (ИФХиБПП РАН) в результате исследований подкурганых педохронорядов получены принципиально новые данные об эволюции почв в связи с вековой динамикой климата южнорусских степей за последние 6000 лет, а также о биологической активности бактериальной микрофлоры почв. Установлено, что 6000–5000 лет назад палеопочвы региона развивались в условиях повышенной атмосферной увлажненности с нормой осадков более 400 мм/год (в настоящее время 350 мм/год). Природная обстановка, наиболее близкая современной, имела место 5100–4800 лет назад. Затем шла постепенная аридизация климата, достигшая максимума в конце III тыс. до н. э. За это время среднегодовая норма атмосферных осадков снизилась не менее чем на 100–150 мм и

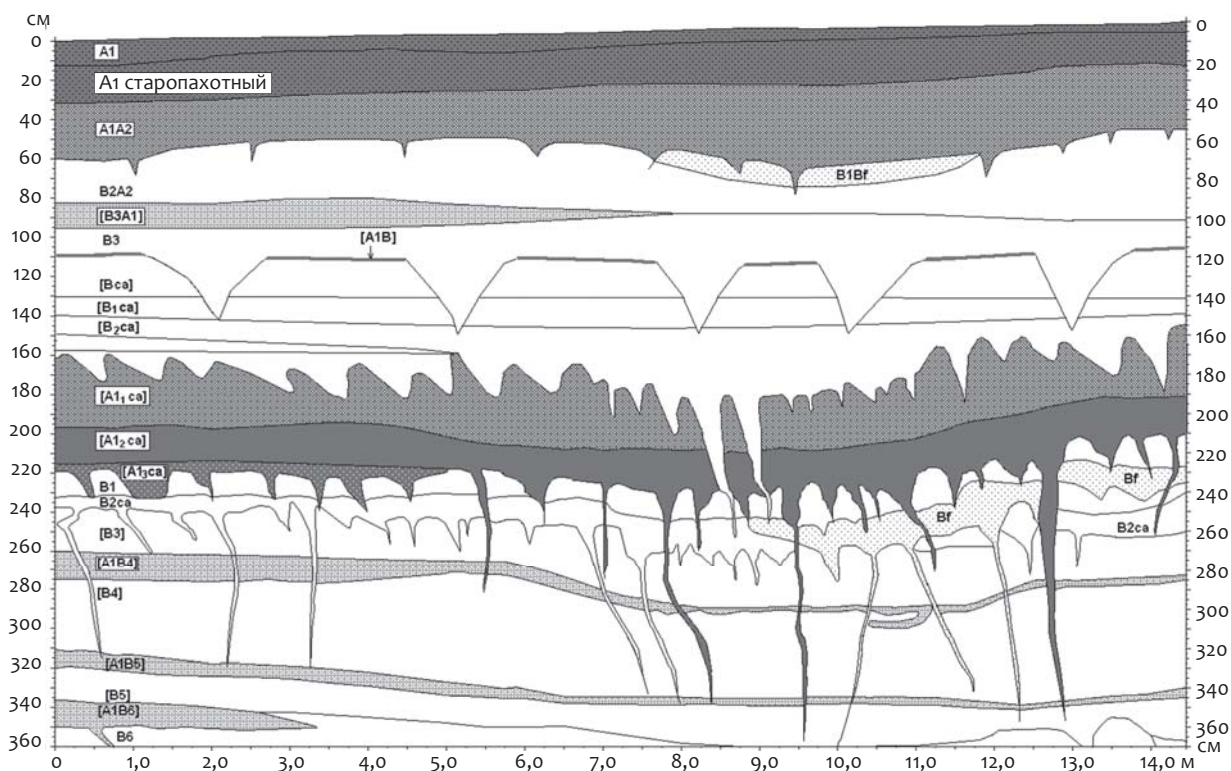


Рис. 5. Стратиграфическая схема строения современного профиля чернозема, поздневалдайских погребенных почв и покровных суглинков (разрез № 1-2009).

A1, A1 старопашотный – генетические горизонты современных почв. A1A2 – A1B6 – генетические горизонты погребенных почв, B2A2 – B6 – элементарные почвенные образования (ЭПО) в толще лессовидных и покровных суглинков. Bf – обогащенный железом горизонт, формируемый в районе локального понижения – производном трещиноватого участка полигональной системы перигляциального микрорельефа. Штриховкой разной интенсивности отражены гумусовые горизонты современной и погребенных почв. Хорошо видны трещины, пронизывающие горизонты разреза (кроме трех самых молодых – современных A1, A1 старопашотного и субсовременного A1A2) – наследие палеокриогенеза ледниковой эпохи.

достигла уровня 200–250 мм/год. Это привело к опустыниванию ландшафтов и формированию в конце III тыс. до н. э. на водоразделах и высоких речных террасах каштановидных полупустынных палеопочв. **В конечном счете около 4000 лет назад в южнорусских степях возник самый масштабный палеоэкологический кризис за последние 6000 лет. По-видимому, резкая аридизация климата в это время имела глобальный характер. Она зафиксирована в ряде регионов степей и пустынь Евразии, в частности на Среднем и Ближнем Востоке, на Балканах, в Северном Причерноморье, в Средней Азии. Следует сказать, что в этот же период зафиксирован упадок древних цивилизаций Передней Азии в связи с опустыниванием ландшафтов и засолением земель.**

Детальную динамику климата удалось установить при исследовании подкурганых палеопочв ранне-, средне- и позднесарматского времени в Волго-Донском междуречье и Заволжье: на протяжении II в. до н. э.–IV в. н. э. в палеопочвах южнорусских степей происходили циклические изменения морфологических, химических, микробиологических, магнитных свойств. Хотя масштабы выявленных изменений не приводили к эволюци-

онным преобразованиям почв даже на подтиповом таксономическом уровне, они свидетельствуют об определенной динамике среднегодового количества атмосферных осадков в пределах ± 30 –50 мм. **Время существования сарматской культурно-исторической общности в климатическом отношении можно рассматривать как эпоху чередования микроплювиальных и микроаридных периодов продолжительностью до 150–200 лет (табл. 1).** Установленная периодизация и хронология динамики климатических условий южнорусских степей в сарматское время в целом согласуется с закономерностями развития природных процессов в других регионах степей и пустынь Евразии.

В XVIII–XVII вв. до н. э. в исследуемом регионе началось смягчение климатических условий с увеличением количества атмосферных осадков до 300–400 мм/год. Пик этого увлажнения пришелся на середину II тыс. до н. э. и повлек за собой значительные эволюционные преобразования почв со сдвигом ландшафтных рубежей к югу. Очередной засушливый этап приходился на конец II–первую треть I тыс. до н. э.

Характерной особенностью средневековых палеопочв южнорусских степей XIII–XIV вв. н. э. на всех исследованных объектах является существ-

Таблица 1

Реконструкция увлажненности климата южнорусских степей в эпохи энеолита, бронзы, раннего железа и средневековья (IV тыс. до н. э. – XIV в. н. э.)

Археологические культуры	Время	Волго-Донское междуречье, сухостепная зона	Заволжье, пустынно-степная зона
		Осадки, мм/год	
Энеолит			
Новоданиловская	Конец V–1-я четв. IV тыс. до н. э.	> 400	> 350
Эпоха бронзы			
Ямная	XXXI–XXVIII вв. до н. э.	350–370	280–300
Раннекатакомбная	XXV–XXIII вв. до н. э.	300–350	250–300
Поздне- и посткатакомбные	XXII–XIX вв. до н. э.	200–250	< 200
Покровская, срубная	XVIII–XIII вв. до н. э.	300–400	250–350
Эпоха раннего железа			
Савроматская	VI–V вв. до н. э.	~400	330–350
Раннесарматская	2-я пол. IV–III вв. до н. э.	300–350	250–280
	2-я пол. II–I в. до н. э.	~ 400	330–350
Среднесарматская	I в. н. э.	380–400	300–330
	1-я пол. II в. н. э.	350–380	~300
Позднесарматская	2-я пол. II–1-я пол. III вв. н. э.	330–350	250–280
	2-я пол. III в. н. э.	350–380	~ 300
	Конец III–IV вв. н. э.	380–400	300–330
Средневековье			
Хазары, печенеги, половцы и др.	VIII–XI вв. н. э.	300–350	250–280
Золотая Орда	XIII–XIV вв. н. э.	420–450	350–400
Современность		350–370	280–300

Примечание. Цветом выделена кризисная эпоха степной экосистемы.

венное отличие их свойств как от предшествующего времени, так и от современных фоновых. **Формирование каштановых палеопочв на месте сарматских и современных ареалов светло-каштановых почв, общая активизация гумусообразования, рассоления почв, изменения в микробных сообществах, наконец, экспансия сухостепных ландшафтов в пределы пустынно-степных свидетельствуют о существенном увлажнении климата – среднегодовая норма осадков должна была превышать современную на 70–100 мм (табл. 1), что позволяет говорить о «средневековом климатическом оптимуме», пик которого приходился на XIII в.** Благоприятная почвенно-ландшафтная и климатическая обстановка, сложившаяся в золотоордынское время, в определенной мере способствовала существенному изменению этнополитической ситуации в регионе, появлению многочисленных городищ, переходу кочевников к полуоседлому образу жизни. Однако уже в конце XIV–XV вв. н. э. наступила очередная аридизация климата.

Таким образом, на основе изучения подкурганых педохронорядов в сухих и пустынных степях юга России разработана концепция эволюции почв в связи с эволюцией климата 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.), реконструирована динамика климата в южнорусских степях за последние 6000 лет, выявлены кризисные и оптимальные этапы, а также микроциклическая динамика порядка 150–200 лет в развитии степной экосистемы за историческое время.

Суммарная микробная биомасса (максимальное число микробных клеток на разных стадиях их жизненного цикла, в том числе некультивируемые формы, мертвые клетки и др.) в палеопочвах составляет 20–105 % от таковой в современных почвах. Оценка доли жизнеспособных организмов проводилась по содержанию фосфолипидов, являющихся обязательным компонентом мембран живых клеток независимо от их физиологического состояния. Она составляет 50–140 % от уровня современного. По сравнению с современными почвами в палеопочвах биомасса активных микроорганизмов, способных давать отклик на

внесение глюкозы, колеблется от 0,2 до 40 % в зависимости от палеоклимата. В относительно влажные эпохи (XIX–XVII вв. до н. э., I, IV и XIII–XIV вв. н. э.) в сообществе возрастала доля микроорганизмов, использующих легкодоступные органические вещества, и снижался коэффициент олиготрофности. Опустынивание ландшафтов в конце III тыс. до н. э. вызвало снижение биомассы активных микроорганизмов и увеличения олиготрофности сообщества (табл. 2). Увеличение олиготрофности, т. е. способности потреблять труднодоступную органику, соответствует снижению продуктивности высыхающих фитоценозов, что, соответственно, потребовало и от микрофлоры более экономичного метаболизма. Важно, 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), элементам рельефа (водоразделы, речные террасы). **Таким образом, впервые установлено, что в подкурганых палеопочвах до настоящего времени сохраняются микробные сообщества, отражающие общую тенденцию динамики условий почвообразования в прошлые исторические эпохи.**

Сохранению микроорганизмов в условиях природной консервации способствовали стресс-механизмы выживания: анабиоз и переход бактерий в наноформы, в зависимости от типа почвы и горизонта вплоть до 80 % клеток (рис. 6). **Цитологические исследования искусственно образованных наноклеток позволили предполагать, что их формирование – неспецифическая адаптивная реакция на широкий круг стрессоров.** Показана возможность стимулировать прорастание законсервированного длительно покоящегося микробного пула, выделенного из подкурганых палеопочв с помощью β -индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) – характерного метаболита растений, появление которого должно сигнализировать о существовании активного фитоценоза вблизи погребенного горизонта. В палеопочве, погребенной ~4 800 лет назад (плювиальная палеоэкологическая обстановка, близкая к современной), отмечается наибольшее увеличение численности прокариот по сравнению с более

Таблица 2

Характеристика микробных сообществ (гор. А1) подкурганых и современных почв Нижнего Поволжья

Время	С-СИД, мкг С/г почвы	СЧ микроорганизмов, млн КОЕ/г почвы	ЭТС, % ПА:НА:БС	БС/НА	Индекс олиготрофности	С-СИД/С _{орг.} %
Каштановые почвы (Приволжская возвышенность, «Авиловский»)						
I в. н. э.	45,9	68,96	56 : 4 : 40	11	143	0,6
II–III вв. н. э.	6,5	50,58	58 : 3 : 39	11	146	0,05
Современность	657,9	42,80	55 : 4 : 41	9	135	4,2
Каштановые почвы (Северные Ергени, «Перегрузное»)						
I в. н. э.	63,2	62,87	65 : 4 : 31	7	208	0,7
II–III вв. н. э.	2,0	68,40	64 : 5 : 31	6	206	0,03
Современность	497,2	61,76	59 : 2 : 39	21	155	3,2
Светло-каштановые почвы (Северные Ергени, «Абганерово»)						
II–III вв. н. э.	21,4	16,30	58 : 6 : 36	6	157	0,5
III–IV вв. н. э.	32,6	8,91	35 : 19 : 46	2	75	0,7
Современность	1310,8	159,76	42 : 14 : 44	3	95	9,0

Примечание. 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.

молодыми горизонтами (аридная предкризисная и кризисная обстановки). Таким образом, в «память почв» следует включить и прокариотическую микрофлору: благоприятные экологические условия на момент захоронения способствуют разнообразию законсервированного бактериального сообщества.

Возраст микробной фракции оценивался методом ¹⁴С атомной масс-спектрометрии (рис. 7). Для горизонта А1 палеопочвы он составлял ~2 000 лет, что совпадает с археологической датировкой. В горизонте В2 погребенная и фоновая почвы имеют незначительные разли-

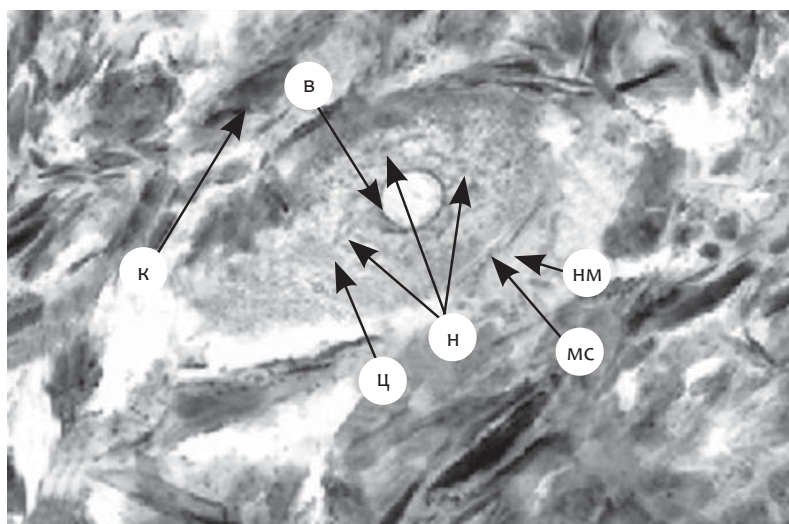


Рис. 6. Почвенные микроорганизмы в условиях природной консервации в подкурганых почвах: ультратонкие срезы грамотрицательных бактериальных клеток *in situ*, фракционированных из светло-каштановой палеопочвы, погребенной 5100 лет назад. К – кристаллоиды капсулы, НС – наружный слой, НМ – наружная мембрана, МС – муреиновый слой, Ц – цитоплазма, Н – нуклеоид, В – включения. Длина масштабной линейки 0,5 мкм.

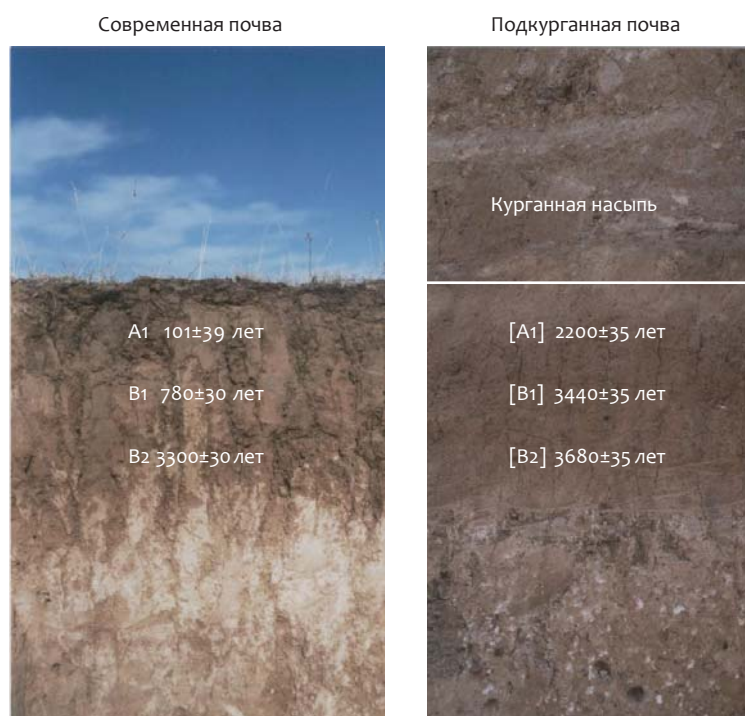


Рис. 7. Возраст по ^{14}C выделенных микробных фракций из различных горизонтов современной и подкурганной (1 в. н. э.) каштановых почв.

чия по возрасту, на который приходится палеоклиматический кризис.

Разнообразие флоры грамположительных и грамотрицательных бактерий, актиномицетов и грибов в погребенных горизонтах оценивали по составу жирных кислот и генотипированием. **Сравнительное исследование микрофлоры горизонтов A1, B1 и B2 современной и погребенной каштановых почв показало сравнимые уровни разнообразия аскомицетов и грибов, но уменьшение разнообразия прокариот в погребенной почве. На рубеже 3–2 тыс. до н. э. вследствие палеоэкологического кризиса произошла перестройка генетического разнообразия микробных сообществ палеопочв.** Из каждой палеопочвы до современности дошло от 46 до 63 % разнообразия маркеров рРНК палеомикробных сообществ. В микробном сообществе современной почвы доля таких древних маркеров, относящихся к соответствующему времени погребения, колеблется от 33 до 57 %. **Можно полагать, что хотя изменение палеоэкологических условий в прошлые эпохи вызывало перестройку структуры почвенных микробных сообществ, при этом сохранялась определенная часть исходного разнообразия («память почв»).**

«Памятью почв» можно объяснить тот факт, что каштановидная палеопочва отличается на-

иболее богатым разнообразием РНК-маркеров микроорганизмов. В результате аридизации климата во 2-й половине III тыс. до н. э. произошла конвергенция почвенного покрова с преобразованием темно-каштановых, каштановых, светло-каштановых почв и солонцов в каштановидные полупустынные почвы. **Они имеют черты как предшествующих, так и последующих периодов развития, что свидетельствует о сукцессии микробных сообществ в результате изменения климатических условий.**

Исследована динамика минерализации гумуса в подкурганных палеопочвах. Скорость минерализации гумуса экспоненциально снижалась с увеличением возраста погребения палеопочв ($R^2 = 0,87$). Изменения типа гумуса палеопочв отражали смену аридных и гумидных климатических эпох. Динамика состава гумуса коррелировала с динамикой суммарной микробной биомассы и биомассой грибного мицелия палеопочв. **Установлено, что за последние 3500 лет потери углерода из гумусового слоя (0–30 см) подкурганных каштановых палеопочв составили 3,3 кг С/м² или 60–75 % от исходных запасов и линейно увеличивались с возрастом погребения (коэффициент детерминации 0,989).** Максимальные потери гумуса за счет минерализации приходятся на засушливые периоды. Величина этих потерь детерминировалась

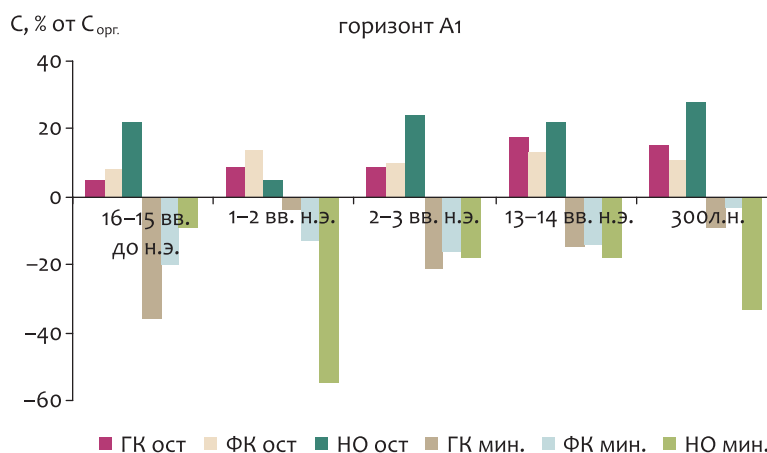
(94 %) гранулометрическим составом палеопочв и структурой микробоценоза, его «памятью» и тем, насколько быстро он мог изменить соотношение групп микроорганизмов, минерализующих преимущественно органические остатки в благоприятных условиях повышенной влажности, а гумус – в аридные климатические фазы.

Состав гумуса каштановых почв за период от XVI–XV вв. до н. э. до настоящего момента изменяется согласованно с колебаниями увлажненных и аридных климатических фаз, выделенных ранее. Соотношение двух компонентов – гуминовых кислот (ГК) и негидролизуемого остатка, или гумина (НО) – характеризует смену аридных и гумидных условий палеопедогенеза. **В плювиальную фазу соотношение ГК/НО выше или близко к 1, в аридную – меньше 1 при снижении в диагенезе их содержания, определяемого длительностью погребения (рис. 8).**

1.7. В проекте «Эволюция климата, растений и растительности в кайнозойе» под руководством чл.-корр. Ю.В. Гамалея (БИН РАН) ранее была выявлена взаимосвязь между размером ядерного генома цветковых растений, временем появления таксона цветковых растений и формированием специфических биоморф в данном таксоне. В ходе эволюции ядерный геном имел тенденцию увеличиваться, а функциональная его эффективность – интенсивность функции (например фотосинтеза), отнесенная к 1 пг ДНК ядерного генома в диплоидном наборе, – снижаться. Эта закономерность в 2010 г. была подтверждена исследованиями 67 видов подкласса Cornidae, включенного в последней версии системы

Magnoliophyta в состав подкласса Asteridae. Таким образом, в настоящее время исследованиями охвачены 156 видов из подклассов Rosidae, Asteridae, Lamiidae. Столь широкий охват не имеет аналогов в мировой ботанической литературе. В биоморфах растений наиболее полно интегрирована совокупность множества структурно-функциональных признаков, отражающих адаптации растений к изменениям климата. Большинство из них (интенсивность фотосинтеза, скорость транспорта по ксилеме и флоэме, рост, размер биоморф) имеют положительную связь со степенью благоприятности климата. Так, сравнительные исследования организации межклеточных транспортных коммуникаций на примере клеток терминальной флоэмы у лиан тропического дождевого леса (биоморфа сформировалась в эоцене с его теплым «оранжерейным» климатом) и трав луговостепных биомов бореальной зоны (биоморфа сформировалась в миоцене) свидетельствуют о сокращении числа плазмодесм и изменении ритма их пульсации. Элиминация плазмодесм в условиях миоценового похолодания была компенсирована переходом на локальный транзит сахаров через апопласт (формирование апопластных лабиринтов, рис. 9, а). Энергетика, необходимая для такого перехода (молекула АТФ на трансмембранный перенос молекулы сахарозы), была обеспечена 4-кратным ростом содержания ДНК в диплоидном наборе (рис. 9, б). **Доказательством прямой зависимости изменений величин ядерного генома от степени деградации межклеточной сети плазмодесм являются сравнимый диапазон величин генома и аналогично организованный апопластный обмен в парных клеточных сис-**

Рис. 8. Групповой состав гумуса погребенных почв и минерализованной части гумуса. ГК – гуминовые кислоты, ФК – фульвокислоты, НО – негидролизуемый остаток (гумин).



темах паразит-хозяин (исследования на паразитных и полупаразитных представителях сем. Scrophulariaceae и Orabanchaceae).

Таким образом, дефицит тепла и влаги, нарастающий в кайнозое дифференцированно по широтам, определяет эволюцию в направлении фрагментации клеточных систем (дисфункция и последующая элиминация плазмодесм между тканями), миниатюризации биоморф (переход от деревьев к травам), замены эндоплазматической («симпластной») транспортной системы на апопластную, что сопровождается ростом величины ядерного генома в диплоидном наборе (рис. 9, а-в). Для групп биоморф, сменяющих друг друга в кайнозое, величины генома найдены коррелирующими со степенью неблагоприятности климата. Миниатюризация биоморф и соответствующие ей пики содержания ДНК относятся к периодам

наиболее напряженного климатического стресса. К этим же периодам приурочены всплески таксоногенеза. Следовательно, рост величины генома связан не с интенсификацией функционирования, а с увеличением адаптивного потенциала видов, а тренд эволюции цветковых растений – массовая для большинства филогенетических линий смена крупных древесных форм мелкими и все менее специализированными и стресс-устойчивыми травяными, сопровождающаяся фрагментацией клеточных систем и увеличением ядерного генома, определяется общим похолоданием климата в кайнозое (из расчета 0,5 градуса/млн лет).

1.8. Под руководством чл.-корр. Н.Г. Смирнова (ИЭРиЖ УрО РАН) в рамках проекта «Широтные различия в динамике биоценотического по-

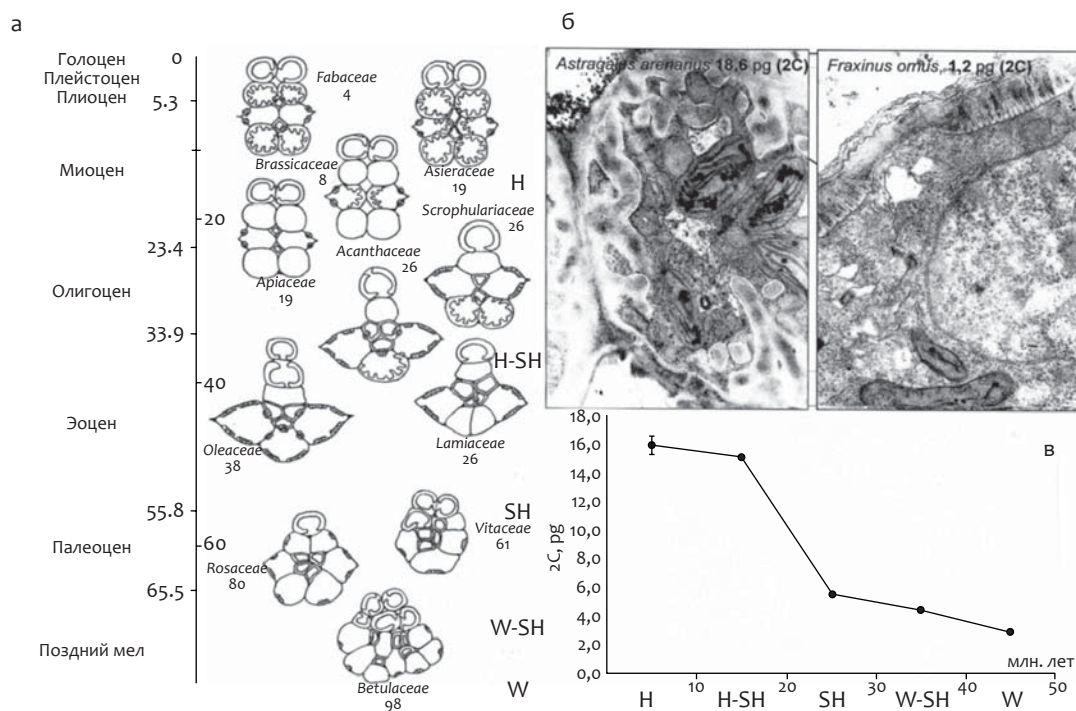


Рис. 9. Изменение признаков двудольных под влиянием смены климатических тенденций в кайнозое. а – синхронные ряды эволюции биоморф двудольных и эволюции структуры терминальной флоэмы (утрата плазмодесменных полей и развитие апопластных лабиринтов на границе с мезофиллом в связи с отказом от загрузки флоэмы фотосинтатами по плазмодесмам и переходом на загрузку через апопласт). Цифрами указан возраст семейств в млн лет, латинскими буквами – доминирующая жизненная форма: W – деревья, SH – кустарники, H – травы; б – ультраструктурная специфика клеток, загружающих флоэму ассимилятами: справа – плазмодесменные поля, свойственные спутникам терминальной флоэмы термофильных деревьев эоцена; слева – апопластные лабиринты в таких же клетках криофильных трав миоцена; в – изменение содержания ДНК в ядерном геноме при переходе от термофильной флоры палеогена к криофильной неогена.

кровя при формировании современной зональности Северной Евразии в позднем кайнозое» проведен анализ ограничений использования различных методов в комплексной реконструкции палеоэкологической обстановки конца плейстоцена–голоцена Северной Евразии (на примере Урала и прилегающих равнин).

MCR-метод основан на предположении о неизменности термических предпочтений насекомых в настоящее время и в недавнем геологическом прошлом, благодаря чему можно экстраполировать температурные диапазоны современных видов на их находки в плейстоценовых и голоценовых слоях. При этом не учитывается целый ряд факторов, таких, как региональные различия термических предпочтений разных популяций одного вида, взаимодействие факторов (континентальность климата, инсоляция, расположение станций в рельефе местности) и их кондиционирование другими видами (например, трансформация станций травоядными мамонтовой фауны) в пределах микробиотопа, с которым непосредственно связаны насекомые. **Таким образом, MCR-метод может быть использован лишь как составная часть (наложение термических ареалов наиболее stenotherмных видов жесткокрылых) общего анализа палеоэнтомкомплексов.**

В рамках палеоэкологической реконструкции ландшафтов Северного Урала и прилегающих равнин как прямой палеотемпературный индикатор был использован изотопный состав кислорода эмали зубов первобытного бизона из грота Бобылек (Средний Урал), имеющих возраст в 17–20 тыс. лет, и как косвенный – изотопный состав углерода и азота шерсти Монгоченского мамонта, найденного в бассейне р. Монгоче-Яха на северо-востоке Гыданского полуострова (72°10' с. ш., 79°35' в. д.). Для мамонта различными методами получены три радиоуглеродные даты: 17125 ± 70 лет, 16690 ± 70 лет и 18370 ± 350 лет. Таким образом, обе находки приходятся на максимум последнего оледенения (другие аналогичные находки старше или моложе). Динамика изменений $\delta^{18}\text{O}$ имеет периодичный характер колебаний и отражает сезонную динамику изменения $\delta^{18}\text{O}$ атмосферных осадков и температуры воздуха от рождения до 2 лет жизни бизона (рис. 10). **Амплитуда колебаний $\delta^{18}\text{O}$ в зубах бизона позволяет реконструировать сезонные темпера-**

турные колебания с использованием корреляции между температурой и изотопным составом кислорода атмосферных осадков. Полученные оценки амплитуды варьирования состава стабильных изотопов азота и углерода в остевых волосах Монгоченского мамонта позволяют судить о ходе сезонного варьирования его кормов на протяжении (судя по размеру волос) двух лет. В итоге значения сезонных вариаций температуры были оценены в диапазоне от –25 до +10 °С. Эти значения соответствуют современному климату южной части полуострова Ямал. По сравнению с современными температурами Среднего Урала зимние в позднем плейстоцене были ниже на 9 °С, а летние на – 7 °С.

Для палеоэкологической реконструкции ландшафтов Северного Урала и прилегающих равнин изучено 6 образцов из голоценовых отложений пещеры Черноречка, расположенной на южной оконечности Уральских гор в Урало-Сакмарском междуречье. Определено более 5 тыс. костных остатков, принадлежащих в основном мелким растительноядным млекопитающим. **Видовой состав довольно стабилен, во всех изученных образцах отмечено присутствие тарбаганчика и желтой пеструшки, не обитающих в настоящее время на изучаемой территории. Доля остатков ксерофильных видов – степных и полупустынных – сокращается от более древнего образца к более современному. Доля остатков мезофильных видов – лесных, луговых и околоводных – увеличивается.**

Проведена сравнительная оценка темпов эволюции морфологической и молекулярно-биологической. **Впервые не только у современных, но и у ископаемых представителей копытных леммингов и зайцев (беляка и донского) выделена и изучена митохондриальная ДНК (рис. 11), что позволило впервые оценить степень преобразования частот гаплотипов во времени. Эти различия сопоставлены со степенью преобразований морфологических структур зубной системы и пропорций черепа. Копытные лемминги демонстрируют высокую сопряженность степени генетических и морфологических преобразований. Показана хронологическая приуроченность основных сдвигов с палеоклиматическими событиями.** На примере изучения сопряженности морфологических и генетических преобразований

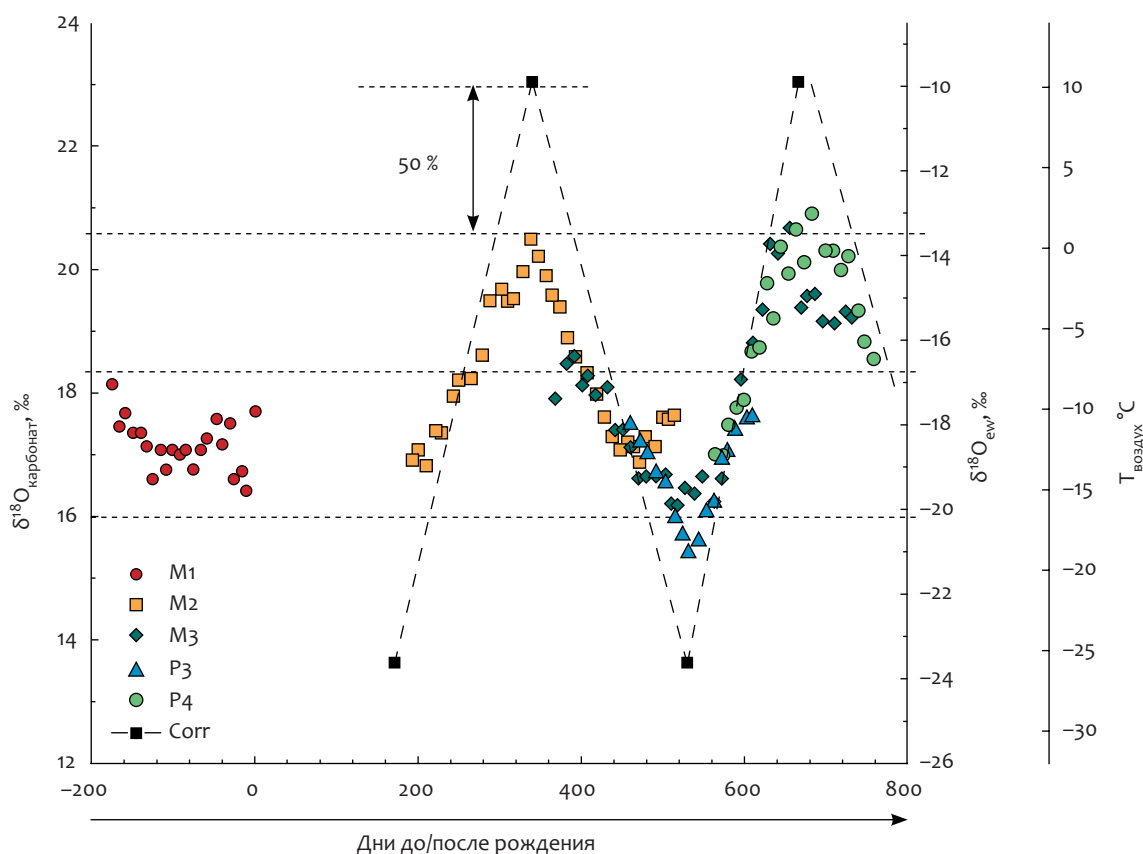


Рис. 10. Данные по изотопному составу кислорода в зубах первобытного бизона и оценки температур воздуха во времена его жизни.

у зайцев показана противоположная картина. По морфологическим критериям плейстоценовых и современных зайцев относили к двум разным видам (донскому зайцу и беляку). Впервые показано, что по характеристикам ДНК эти формы не имеют сколько-нибудь значимых отличий.

Для оценки потенциала морфологических и молекулярных методов при диагностике в ископаемой летописи видов-двойников полевок *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* проведено исследование их остатков из отложений Атлантического и Субатлантического периодов голоцена пещеры Першинская 1 на Среднем Урале с привлечением современного сравнительного материала из природных популяций Урала. Результаты анализа митохондриальной палеодНК и морфологического определения по моляру M1 совпали для контрольных экземпляров *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* из современных популяций. Однако последовательности

мтДНК для всех проанализированных экземпляров из пещеры Першинская 1 соответствуют одному виду – *M. arvalis*. Таким образом, анализ палео-ДНК может приводить к недоучету относительно малочисленных видов. Многомерный статистический анализ метрических признаков M_1 применим к выборкам большого объема, однако решающее значение должны иметь не значения отдельных экземпляров, а параметры распределения значений в выборке.

1.9. Изучению филогенеза растительных сообществ в мезозое и кайнозое российского Дальнего Востока (РДВ) на фоне нарастания контрастности климата посвящен проект «Экосистемные перестройки и климатически обусловленная эволюция растительного мира востока Азии в мезозое и кайнозое» (к.г.-м.н. Н.И. Блохина, БПИ ДВО РАН, д.г.н. А.М. Короткий, ТИГ ДВО РАН). С помощью сканирующего элект-

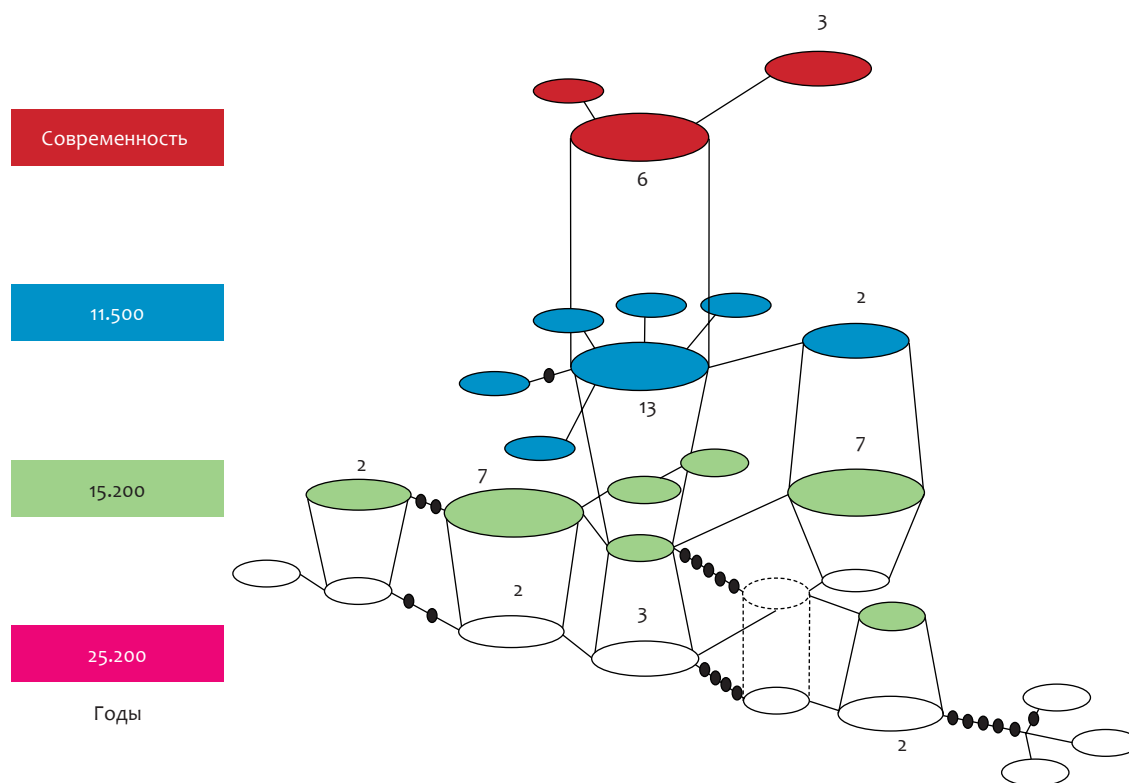


Рис. 11. Распределение гаплотипов митохондриальной ДНК копытных леммингов в конце плейстоцена и современности (совр.).

ронного микроскопа (СЭМ) в БПИ ДВО РАН изучены дисперсные фоссильные пыльцевые зерна рода *Quercus* L. из колонки шельфа Восточно-Корейского залива: установлено 5 типов пыльцевых зерен: *Q. serrata*, *Q. mongolica*, *Q. variabilis*, *Q. dentata* (листопадные дубы) и *Q. sessilifolia* (вечнозеленые дубы). **На побережье залива в течение всего голоцена в листопадных лесах доминировал дуб монгольский – *Quercus mongolica*. В атлантическую фазу голоцена его несколько теснят *Q. dentata* и появившийся *Q. serrata*, что говорит о потеплении, с чем согласуется и наличие вечнозеленого *Q. sessilifolia*, ныне отмеченного только на юге Корейского полуострова.**

С помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) изучена ультраструктура и ультраструктура спородермы дисперсной дистально-однобороздной пыльцы *Ginkgocycadophytus* spp. из меловых отложений Липовецкого каменноугольного месторождения (Приморский край). **Строение экзины изученных пыльцевых зерен позволяет предположить их близость пыльцевым зернам современного *Ginkgo biloba*.** Точная видовая ха-

рактеристика морфологически сходной пыльцы *Ginkgocycadophytus* spp., объединяющей моносулькатную пыльцу гинкговых, цикадовых, беннетитовых и чекановскиевых, имеет большое значение для палеогеографических реконструкций.

Уточнен таксономический состав раннеюрской и среднеюрской флор Приморья (Партизанский и Раздольненский угленосные бассейны). **Выявлено, что в раннеюрское время (геттанг) растения произрастали в гумидных условиях субтропического климата, тогда как в среднеюрское (бат) – в гумидных условиях умеренного климата.** Выявлен прибрежно-морской характер растительности п-ва Муравьева-Амурского в конце аптского века, что подтверждается находками радиолярий.

Выявлен состав болотных растительных сообществ РДВ и Забайкалья на границе юры и мела, в мелу и на границе мела и палеогена. В то время как меловые фитоценозы продолжают линию юрских, в палеогене даже консервативная болотная растительность претерпевает существенные изменения: **таксодиевые, появившиеся в сантоне**

Зейско-Буреинского бассейна, в течение кампана и маастрихта наращивали степень своего участия в фитоценозах; с дания они начинают играть эдификаторную роль; с эоцена значение этих растений падает, и, по-видимому, в неогене они окончательно исчезают в регионе.

Впервые получена детальная палинологическая характеристика недавно открытых динозавровых местонахождений Гильчин и Димское Зейско-Буреинского бассейна, проведена корреляция с одновозрастными палинофлорами сопредельных территорий и Северной Америки по ключевым и коррелятивным таксонам. Получены новые данные о структурном и таксономическом разнообразии хвойных, произраставших на РДВ в мелу–неогене. По анатомическим признакам древесины установлено 4 новых ископаемых вида сосновых и таксодиевых, у произраставших в палеогене и неогене ископаемых елей выявлены структурные признаки древесины, преимущественно *Picea jezoensis*, *P. sitchensis* и *P. koraiensis*, впервые на Сахалине обнаружены ископаемые древесины с ксилотомическими признаками пихты, в том числе и современной пихты сахалинской, *Abies sachalinensis*. Для более точной идентификации ископаемых древесных остатков пихты впервые изучена возрастная изменчивость структурных признаков древесины у современной *Abies sachalinensis*. **Уточнена и дополнена ксилотомическая характеристика вида и впервые установлено время формирования дефинитивной (зрелой) древесины, признаки которой используются в диагностике и систематике – зрелая древесина у пихты сахалинской формируется к 21-му годичному кольцу.** Также выявлены закономерности формирования дефинитивной древесины у произрастающих на РДВ представителей семейства Betulaceae: *Alnus hirsuta*, *A. japonica*, *Betula platyphylla* и *B. davurica*. Расширено представление о структурном и таксономическом разнообразии сосновых, произраставших на Сахалине в палеогене и раннем неогене. Впервые изучены ископаемые древесины из плейстоцен-голоценовых отложений Сахалина. **Ископаемые древесные остатки кедрового стланика обнаружены впервые не только на Сахалине, но и на РДВ в целом.**

На основе изучения диатомовых водорослей из плейстоцен-голоценовых осадков оз. Эльгыгытгын

(Ванкаремская впадина, Чукотка) выполнена детальная реконструкция палеоклиматических условий: **установлено, что во время последнего ледникового территория Западной Берингии не покрывалась сплошным ледниковым покровом, а формировала холодные и сухие тундростепи.** Объясняется это недостатком влаги с акватории Тихого океана, сменой векторов и интенсивности влияния на регион северотихоокеанских течений, что в конечном счете не смогло обеспечить образование мощных снежных покровов, необходимых для формирования ледников. **Установлено, что морфологическое разнообразие диатомей возрастало в оптимальные фазы, а видовое разнообразие – на начальных этапах «теплых» климатических эпох.**

Впервые детально изучены состав и свойства Пузановского (о. Кунашир) и Сергеевского (Южное Приморье) диатомитов, установлены порообразующие таксоны диатомовых водорослей: для Пузановского диатомита – это *Aulacoseira subarctica* и *Stephanodiscus niagarae* var. *pusanovae*, а для Сергеевского – *Staurosira construens* var. *venter*, *Aulacoseira italica* и крупностворчатые представители рода *Cymbella*: *C. aff. australica* и *C. aspera*, **в химическом составе створок которой помимо уже известных для диатомей примесей железа и алюминия встречается вольфрам.** Реконструированы экологические условия развития ископаемых диатомовых сообществ. Пузановский диатомит формировался в крупном по площади глубоком пресном водоеме (озере) с развитой литоралью, в которой активно развивалась водная растительность; воды отличались прозрачностью, хорошей аэрацией, высоким содержанием кислорода и степенью эвтрофности, пониженной кислотностью и содержанием солей. Формирование Сергеевского диатомита происходило в мелководном заболоченном озере, возможно, старице в пойме небольшой реки. **На основе установленных особенностей ультраструктуры некоторых представителей рода *Aulacoseira*, а также высокого обилия теплолюбивой водоросли *Asterionella brasiliensis* уточнен возраст Сергеевского диатомита – позднелиоценовый-раннеплиоценовый. Описана новая разновидность *Stephanodiscus niagarae* var. *pusanovae* из отложений Пузановского диатомита и скорректировано представление о вре-**

мени формирования этого диатомита – ранний плейстоцен.

Продолжено изучение диатомей из голоценовых осадков озер Курильских островов и п-ова Камчатка. Выделены основные этапы формирования озерных экосистем в голоценовое время, определена степень влияния на их развитие как глобальных, так и региональных факторов. *Сопоставление полученных данных с результатами других анализов (спорово-пыльцевого, палеомагнитного, геохимических, данных радиоуглеродного датирования) показало цикличность развития исследованных водоемов, вызванную изменениями климата.* С климатическим оптимумом голоцена совпадают повышение уровня моря и формирование лагун с разной соленостью. С похолоданием климата на границе атлантического и суббореального периодов голоцена (малый ледниковый период) связаны осушение участков подводного склона и активизация эоловых процессов.

В ТИГ ДВО РАН изучено воздействие сильных пожаров на ландшафты. Установлено нарастание опасности региональных пожаров в пределах горного пояса Сихотэ-Алиня на протяжении среднего–позднего голоцена. *Эти пожары приводили к фактическому уничтожению лесных формаций на больших площадях, с чем связано преобладание в составе спорово-пыльцевых комплексов даже нижнего пояса Сихотэ-Алиня доли пыльцы вторичной растительности и сокращение доли пыльцы коренной растительности (в частности кедрового стланика) горных склонов.* Анализ спорово-пыльцевых комплексов из отложений и почв верхнего пояса гор (1,5 км) показал трехэтапность их формирования. Первый этап – конец позднего вюрма–начало голоцена: возникновение криогенных перигляциальных почв. Второй этап – средний голоцен: климатический оптимум, формирование лесных ландшафтов в условиях умеренно теплого климата на фоне разрушения многолетней мерзлоты в верхнем поясе гор, а в западных районах Приморья – в нижнем поясе гор и на равнинах (в пределах Уссури-Ханкайской равнины) – формирование черноземовидных почв, существенно отличающихся от современных и, вероятно, связанных с широким распространением лугово-степных растительных ассоциаций. Третий этап – гибель леса и лугов, разрушение

их почв в результате одновременных сильных лесных пожаров на фоне нарастающей контрастности климата с завершающим формированием современных криогенных почв, сопровождавших возникновение многолетней мерзлоты в конце среднего–позднем голоцене. *Таким образом, изменению растительности РДВ в позднем кайнозое сильно способствовали аномальные природные процессы, развившиеся на фоне повышения контрастности климата.*

Проведен анализ ограничений использования анализа споро-пыльцевых комплексов (СПК) для реконструкции развития фитоценозов РДВ. Анализ различий в структуре как субфоссильных, так и современных СПК из наилок, отобранных в годы больших (СПК 1-го типа) и в годы незначительных (СПК 2-го типа) наводнений, позволил *сделать заключение, что аномальные погодные условия на юге Приморья сильно меняют таксономический состав пыльцы и спор: СПК 1-го типа дает упрощенное представление о структуре растительного покрова на территории с хорошо выраженной вертикально-ландшафтной поясностью, СПК 2-го типа примерно соответствует региональному типу растительности и фиксирует вертикальную поясность ландшафтов, близкую к реальной.*

Возможная причина незначительной пыльцевой продуктивности термофильных пород в Юго-Восточном Приморье – это относительно низкие температуры в мае–июне и обилие дней с холодными туманами и моросью. *Таким образом, причина различий в структуре СПК 1-го и 2-го типов комплексная: особенности режима осадков в межсезонье «весна–лето» отражаются не только на силе и частоте наводков в бассейнах горных рек, но и на соотношении пыльцы и спор термофильных, влаголюбивых и холодоустойчивых видов.*

1.10. В ходе работ по проекту «*Экосистемные перестройки и сукцессии биологических сообществ в прибрежных морских экосистемах*» (рук. акад. А.В. Адрианов, ИБМ ДВО РАН; к.б.н. В.В. Ивин, ИБМ ДВО РАН) на примере прибрежных экосистем залива Петра Великого Японского моря были изучены закономерности изменения структурно-функциональной организации и динамики донных морских сообществ в условиях

экстремальной эвтрофикации и натурализации видов-вселенцев. Впервые в России в монографической форме опубликованы результаты комплексных исследований морских техноэкосистем энергетических станций на примере Владивостокской ТЭЦ-2. **Установлены таксономический состав, характеристики обилия и разнообразия обрастания системы охлаждения ВТЭЦ-2. Выявлена структура сообществ обрастания, в том числе мейофауны и перифитона, исследовано влияние движения воды на распределение обрастания водозаборных тоннелей. Охарактеризованы сукцессионные процессы обрастания и сезонная динамика основных групп планктона в водозаборном ковше и месте сброса отработанных вод.** Проведенное исследование имеет также прикладное значение: выявлены основные биопомехи, вызванные обрастанием систем охлаждения, и разработаны некоторые практические рекомендации по их устранению.

Продолжено изучение антропогенного фактора в изменении ареалов морских видов. В кутовой части бухты Золотой Рог, подверженной термальному загрязнению сбросными водами ВТЭЦ-2, отмечен ряд чужеродных видов (рис. 12): 1 вид асцидий, 2 вида усоногих раков, 1 вид разноногих раков, 3 вида заднежаберных моллюсков и 10 видов диатомовых микроводорослей перифитона. **Таким образом, установлена связь между системами охлаждения предприятий и расселением в северной части Японского моря ряда экзотических видов.**

Подведены итоги первых исследований судового водяного балласта в портах Новороссийска и Владивостока, получены данные о составе ввозимой флоры и фауны, их обилии, жизнеспособности, происхождении видов. **Выявлены основные «векторы риска» биоинвазий в морях черноморского и дальневосточного бассейнов.** Для порта Новороссийск – это средиземноморский вектор (62 % водяного балласта), для порта Владивосток, как и ожидалось, – российско-китайские и российско-японские транспортные линии. Обозначена проблема отсутствия в России научных и правовых основ контроля судового водяного балласта на потенциально опасные ценофобные виды. **Выявлены эмпирические закономерности биоинвазии усоногих раков на акватории Японского моря, разработана ее математическая модель,**

учитывающая взаимодействие естественных экосистемных (естественный прирост и расселение особей, внутри- и межвидовая конкуренция) и антропогенных (интенсивность судоходства, воздействии результатов жизнедеятельности населения на морскую экосистему) параметров. Установлено хорошее согласование между модельными и выборочными распределениями.

Впервые для дальневосточных морей России применен методологический подход в исследовании морских диатомовых водорослей с использованием экспериментальных пластин из различного материала и с разными сроками экспозиции. **Отмечено, что на видовой состав и количественные характеристики диатомового обрастания значительное влияние оказывают поверхность антропогенного субстрата и качество морских вод.**

Впервые исследованы пролонгированные на годы изменения в бентосном сообществе приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* и хищных морских звезд при введении донной марикультуры гребешка. **Показано, что при появлении привнесенных культивируемых гребешков значительно изменяется структура популяции гребешка, а также снижаются темпы его линейного и весового роста (рис. 13).** Плотность поселения крупных морских звезд *Asterias amurensis* и *Distolasterias nipon* выросла и положительно коррелировала с плотностью распределения гребешка. Напротив, плотность поселения звезды *Asterina* (= *Patiria*) *pectinifera* статистически значимо понизилась, и она не зависела от плотности гребешка как до проведения эксперимента, так и после появления отсаженных гребешков. **Таким образом, впервые получены результаты по межвидовому взаимодействию хищных морских звезд при варьировании обилия общего для них вида-жертвы.**

Обобщены результаты многолетнего мониторинга микроводорослей, продуцирующих фикотоксины и вызывающих цветение воды в Амурском заливе Японского моря (рис. 14). Составлен сводный аннотированный список из 29 видов – продуцентов фикотоксинов и 36 видов, вызывающих цветение воды. Данные виды относятся к 7 отделам, среди которых наибольшим числом таксонов представлены диатомовые водоросли и динофлагелляты. **Показано, что по сравнению с началом 90-х годов прошлого века значительно**



Рис. 12. Некоторые чужеродные виды в морской техноэкосистеме ВТЭЦ-2 в местах, подверженных термальному загрязнению.
 1 – асцидия *Molgula manhattensis*, 2 – баланус *Amphibalanus improvisus*, 3 – баланус *A. amphitrite*,
 4 – равноногий рак *Corophium acherusicum*, 5 – заднежаберный моллюск *Catriona columbiana*,
 6 – многощетинковые черви *Hydroides elegans*.

увеличилось видовое богатство токсичных видов и видов, вызывающих «цветение» воды. Изучение видового разнообразия диатомовых водорослей рода *Pseudonitzschia*, известных как продуценты нейротоксичной домоевой кислоты, выявило в окраинных морях Северной Пацифики 11 видов: для каждого приведены детальное описание морфологии, оригинальные иллюстрации и сведения о распространении, подтвержденные данными электронной микроскопии. Показано широкое распространение в Северной Пацифике вида *P. seriata*, ранее известного лишь из Северной Атлантики, что позволяет говорить о его космополитическом распространении (на текущий момент?). Впервые была изучена сезонная динамика эпифитных динофлагеллят рода *Ostreopsis* в заливе Петра Великого. Виды рода *Ostreopsis* продуцируют палитоксин и его аналоги (остреоцин D, остреотоксин ОТХ-3), который известен как один

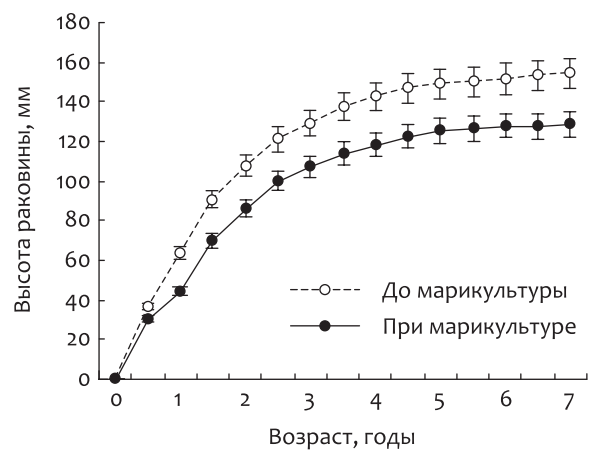


Рис. 13. Линейный рост приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* до и после введения донной марикультуры гребешка в зал. Посыета Японского моря.

из самых сильных небелковых токсинов морского происхождения, обладает нервно-паралитическим действием, сверхтоксичен для теплокровных. **Установлено, что клетки *Ostreopsis* в небольших количествах появляются в эпифитоне в августе при максимальном прогреве воды. В сентябре эти виды были обнаружены на всех без исключения исследованных макрофитах. Исследования показали, что виды рода *Ostreopsis* являются постоянным и многочисленным компонентом эпифитона залива Петра Великого.**

Для решения задач дистанционного зондирования фитопланктона была проведена статистическая обработка архивов по видовому составу микроводорослей с целью выяснения характера

доминирования видов в пробах воды по биомассе и получения списка доминирующих водорослей заданного района для каждого месяца. При существовании более 4000 видов морских микроводорослей пространственно-временная изменчивость фитопланктона в заливе Петра Великого не столь велика. В произвольно выбранной пробе воды биомасса лидирующей водоросли составляет около 60 % общей биомассы, а 4 лидирующих водорослей – около 90 %. **При этом наблюдается значительная пространственно-временная устойчивость процентного состава видов доминирующих водорослей, даже если пространственно-временное распределение биомассы водорослей меняется на порядок и более.**



Рис. 14. Цветение воды («красный прилив») в Амурском заливе Японского моря.

Гео-биологическая эволюция

Руководители – акад. Н.Л. Добрецов (Институт геологии и минералогии СО РАН)
и акад. А.Ю. Розанов (Палеонтологический институт РАН)

2.1. В проекте «Сравнительное изучение эволюции насекомых на рубежах пермь–триас, триас–юра, юра–мел» (рук. д.б.н. А.Г. Пономаренко, ПИН РАН) в результате очень успешных экспедиционных работ получены не имеющие мировых аналогов по разнообразию материалы по насекомым конца перми Европейской России.

Новые коллекции значительно расширили наше представление о разнообразии насекомых конца перми, что позволяет подробно охарактеризовать подготовительный период и начало пермо-триасового кризиса – наиболее крупномасштабного кризиса в истории биосферы. Еще важнее то, что стали попадаться редкие находки последних представителей палеозойских групп, ранее считавшихся уже вымершими к моменту кризиса. В частности, изучение важнейшего палеозойско-раннемезозойского отряда гриллоблаттид (тараканосверчков) выявило в перми–раннем триасе более-менее равномерный рост таксономического биоразнообразия – с трех семейств в Карризо Арройо до 20 в Сояне (только в соликамское время 9 семейств из 20 временно исчезают из захоронений). На границе нижней и средней перми почти ничего не происходит, фауны Чекарды и Сояны практически одинаковы, но можно отметить появление в Сояне Geinitziidae и Blattogryllidae, семейств, характерных для мезозоя. Заметная граница проходит в середине казанского века: разнообразие гриллоблаттид сокращается более чем вдвое. Вымирает 5 из 22 нижеказанских семейств, 7 временно исчезает из захоронений. Причина этого, вероятно, в смене местонахождений с прибрежно-морских на внутриконтинентальные. Верхнеказанская ситуация сохраняется до конца перми везде, кроме Исад. На границе средней и верхней перми на территории России (собственно, в Исадах) значительного изменения состава гриллоблаттид не происходит (из 11 семейств 7 переходят в триас). Однако наблюдается

смена доминирования – на первый план выходит семейство Chaulioditidae. **Таким образом, характерные для кризиса пермь/триас Chaulioditidae, ранее рассматриваемые как типичный таксон катастрофы, появляются задолго до кризиса и длительное время существуют после. Таксоны гриллоблаттид, появившиеся до кризиса, но не найденные в его временных окрестностях (Lasarus-taxa), не известны ранее позднего триаса. Следовательно, можно предположить, что, по-видимому, именно вытеснение из геологической летописи, а не вымирание редких форм создавало представление об одномоментной катастрофичности пермо-триасового кризиса.**

Продолжалось изучение насекомых из замечательного юрского лагерштетта (илистого отложения) Шар-Тэг в юго-западной Монголии. **Находки общих видов и надвидовых таксонов насекомых в Шар-Тэге, Даохугоу (Китай) и Каратау (Средняя Азия) дают реальную возможность реконструкции динамики энтомофауны юры на всем пространстве Евразии** (ранее реконструируемой преимущественно по европейским находкам). Важные результаты были получены на совместных работах с китайскими коллегами по изучению ископаемых остатков насекомых из китайских лагерштеттов Даохугоу и Исянь. На прекрасно сохранившихся экземплярах удалось выяснить строение многих структур, которые не могли быть изучены на имевшемся ранее материале. В результате ряд представлений о системе и филогении насекомых придется пересмотреть. **Так, для жуков удалось изучить строение личинок, некоторые детали внутреннего строения взрослых насекомых, строение задних крыльев, гениталий, содержимое кишечника. Как правило, такие детали не удастся изучить на обычном палеонтологическом материале.** В частности, описаны личинки и взрослые жуки *Daohugounectes* (Coptoclavidae) с некоторыми своеобразными чер-

тами строения, весьма важными для понимания системы и филогении не только этого семейства, но и водных жуков в целом.

Кроме того, изучались ископаемые насекомые и следы взаимодействия насекомых и растений из триаса Австрии. Проведена экспедиция на межтрапповые отложения на Тунгуске и на терминальную пермь Европейской России. Работа по проекту привела к следующим выводам: **во-первых, реальное падение видового разнообразия в кризисных ситуациях намного ниже, чем обычно считается (хотя общее падение численности и биомассы безусловно имеет место). Во-вторых, хотя излияния сибирских траппов близ границы пермь–триас считается причиной самого большого кризиса в истории жизни на Земле, даже в межтрапповых отложения не обнаружено катастрофического сокращения жизни. В-третьих, новые группы появляются еще до кризиса, а не в результате падения видового разнообразия, как обычно считается.**

2.2. Биogeография радиолярий девона и аммоноидей перми изучалась в рамках проекта «Геобиологические события в эволюции пелагиче-

ской биоты на примере цефалопод и радиолярий» (рук. д.б.н. Т.Б. Леонова, ПИН РАН).

Проанализировано пространственно-временное распространение аммоноидей перми обоих полушарий, что позволило д.б.н. Т.Б. Леоновой (ПИН РАН) выявить особенности их биогеографии и экологической специализации. Предложены модели, описывающие развитие этой группы в течение пермской эпохи. **Установлена прямая зависимость между таксономическим разнообразием и климатическими изменениями среды, тогда как связь этого разнообразия с трансгрессиями и регрессиями была не столь однозначной. Неоднократно формообразование усиливалось как непосредственно до, так и сразу после периодов кризисов, что, по-видимому, связано с общей дестабилизацией условий среды.** Так, крупнейшие изменения в экологической структуре сообщества аммоноидей в перми предшествовали глобальному кризису конца палеозоя. Формирование «мезозойской» составляющей биоразнообразия началось уже в середине перми (рис. 15).

К.б.н. М.С. Бойко (ПИН РАН) определена этапность развития аммоноидных комплексов второй половины ранней перми Урала. **Показано, что**

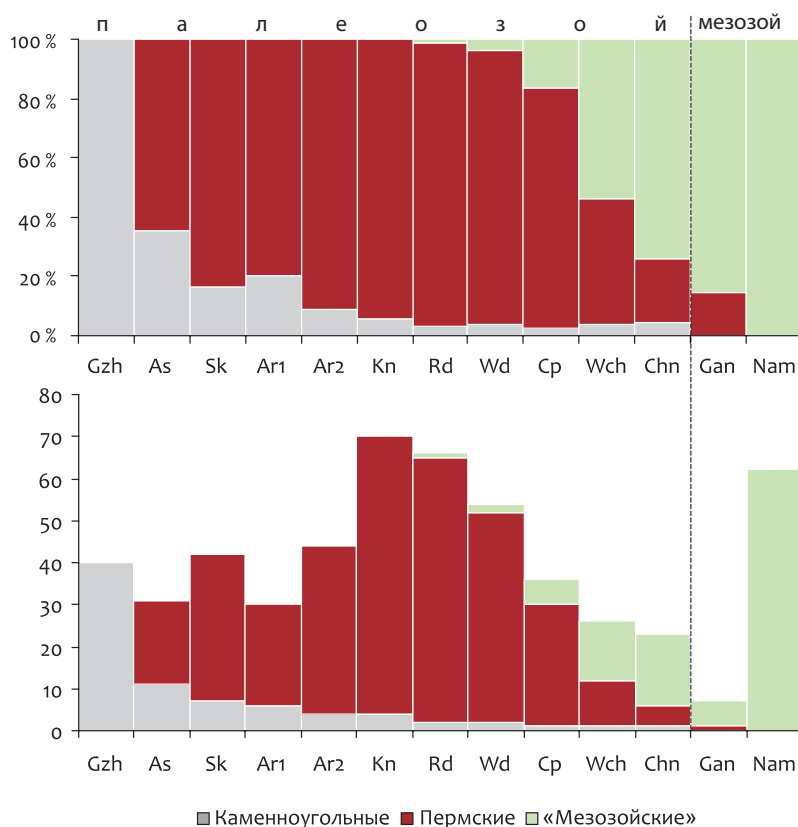




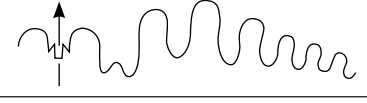


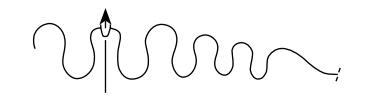


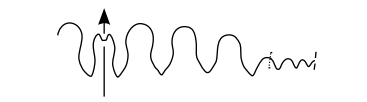








Рис. 15. Изменение таксономической структуры аммоноидных сообществ в перми. Процентное соотношение таксонов, характерных для каменноугольной, пермской и мезозойской биот, по различным ярусам позднего карбона (Gzh – гжельский), перми (As – ассельский, Sk – сакмарский, Ar1 и Ar2 – артинский, Kn – кунгурский, Rd – роадский, Wd – вордский, Cp – капитанский, Chn – чангхсинский) и раннего триаса (Gan – гангетский, Nam – наммальский, ярусы соответствуют примерно верхнему и нижнему индскому веку триаса).

изменение абиотических условий в кунгурское время (разрыв связи с палеотетическими водами, обмеление и связанное с этим нарушение солевого режима) резко сократило биоразнообразие аммоноидей, сведя его к единственному экотипу. Из всех раннепермских групп аммоноидей предрасположенность к формированию такого морфоэкотипа проявили только представители сем. Paragastrioceratidae и, возможно, Thalassoceratidae. Выявлены различия в эволюци-

онных трендах и связанных с ними морфоэкологических стратегиях разных групп раннепермских аммоноидей Урала. Выделены два типа развития: в первом основные изменения концентрируются в сфере внешней морфологии раковины, во втором основные перестройки затрагивают лопастную линию при сохранении консервативной внешней морфологии (рис. 16).

Д.б.н., проф. И.С. Барсковым (ПИН РАН) получены первые сравнительные данные по изо-

Отряд	Подотряд	Семейство	Форма	Лопастная линия	
1	Prolecanitida	Daraelitidae			
		Pronoritidae			
		Shikhanitidae			
		Medlicottiina	Medlicottiidae		
	Tornoceratida	Agathiceratina	Agathiceratidae		
	Goniatitida	Goniatitida	Thalassoceratidae		
		Adrianitina	Adrianitidae		
		Cyclolobina	Marathonitidae		
			Vidrioceratidae		
			Neostacheoceratidae		
		Popanoceratidae			

	Отряд	Подотряд	Семейство	Форма	Лопастная линия
2	Goniatitida	Goniatitina	Glaphyritidae		
			Somoholitidae		
			Neiococeratidae		
			Paragastrioceratidae		
			Metalegoceratidae		

Рис. 16. Форма раковины и лопастная линия раннепермских аммоноидей.

топному составу кислорода и углерода в раковинах аммоноидей, белемноидей, гастропод, двустворок и изотопному составу карбонатов вмещающих пород по разрезам юрских отложений Русской платформы (г. Макарьев, Городищи, Тарханы, Кашпир) в интервале келловей–бериасс. Всего сделано свыше 200 анализов. *Изотопная кривая по кислороду белемнитид – группы активных обитателей пелагиали – на протяжении всего разреза сдвинута в более тяжелую сторону по сравнению с аммоноидеями и моллюсками бентоса. Это может быть интерпретировано либо как следствие обитания белемнитов в более теплых приповерхностных толщах вод, либо как результат различного минералогического состава скелетов (белемниты – кальцит, аммониты и моллюски бентоса – арагонит), либо как совокупность этих двух причин.* Кислород в карбонате вмещающих пород значительно легче (до двух промилле), чем в биогенных карбонатах, что нуждается в дальнейшем изучении и интерпретации. Изменение температурного режима водоемов по изотопному составу кислорода подтвердило известные ранее данные о похолодании на границе келловей и оксфорда и максимальном

потеплении в позднем оксфорде и волге (рис. 17). Этот общий тренд лучше выражен на кривой по кислороду вмещающих пород, чем по биогенным карбонатам, хотя абсолютные значения по породе значительно ниже. Изотопный состав углерода по всем образцам включая вмещающие породы практически одинаков, за исключением волжских отложений в разрезе Кашпир, где резкое облегчение углерода (как и кислорода) несомненно связано с постдиагенетическими процессами.

К.г.-м.н. С.В. Николаевой и к.г.-м.н. В.А. Коноваловой (ПИН РАН) изучена динамика таксономического разнообразия сообществ девонских и каменноугольных аммоноидей Уральского океана (рис. 18). Установлено, что наиболее разнообразными в таксономическом и экологическом отношении являлись сообщества аммоноидей Южной части Уральского бассейна, в раннем карбоне и в начале башкирского времени, имевшие тесные взаимосвязи с сообществами акваторий Туркестанского океана. Пониженное таксономическое разнообразие северных фаун, отмечающееся со второй половины карбона, вероятно, было связано с общим похолоданием климата. *Основным направлением расселения аммоноидей*

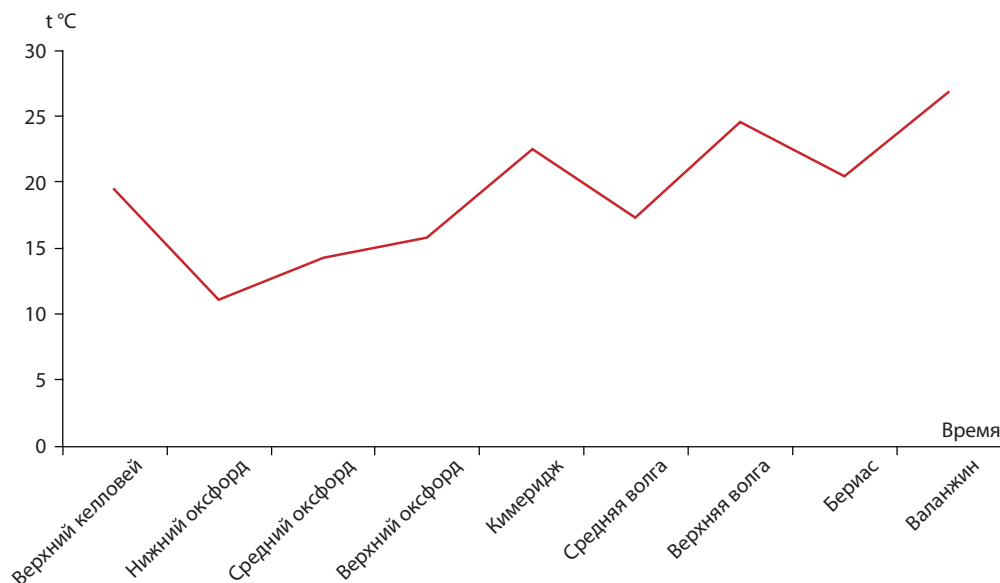


Рис. 17. Температурная кривая для интервала верхний келловей–валанжин Русской платформы.

как в девонское, так и в каменноугольное время было направление с юга на север. Выделен ряд крупных этапов развития фаун, на каждом из которых сообщества аммоноидей были приурочены к тому или иному типу фациальных обстановок (открытый карбонатный шельф, терригенно-карбонатный склон, флиш и т. д.). Так, в башкирское время на западе Южного Урала аммоноидеи населяли глубоководные терригенно-карбонатные бассейны в пределах зилаирской депрессии, в то время как в бассейнах восточного региона изолированные высокоэндемичные фауны развивались в пределах мелководного карбонатного шельфа.

Кризисы, разделяющие этапы развития фаун, были вызваны как локальными (кризис на рубеже

раннего и позднего башкира, вызванный перестройкой рельефа дна бассейна и сменой характера осадконакопления в западной части Уральского океана в связи с сокращением его площади), так и глобальными (глобальная регрессия на рубеже серпуховского и башкирского веков, глобальные регрессии и развитие аноксийных обстановок на рубеже девона и карбона, франа и фамена) абиотическими событиями.

Группой д.г.-м.н. М.С. Афанасьевой (ПИН РАН) продолжено изучение палеобиогеографии радиоларий девона. В раннефаменских комплексах радиоларий Лавруссии представители класса *Spumellaria* количественно доминируют и составляют около одной трети от общего видового состава (табл. 3). Прослеживается четкий тренд увеличения таксоно-

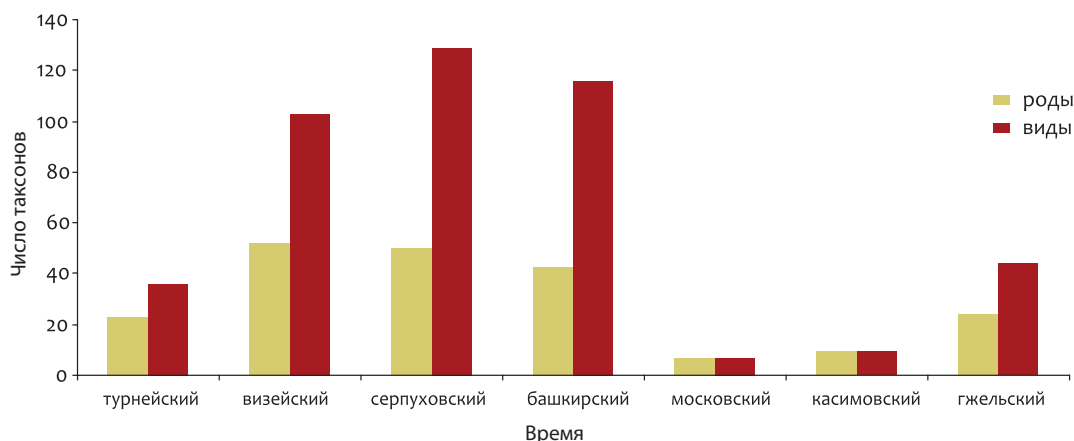


Рис. 18. Динамика разнообразия каменноугольных аммоноидей Уральского палеобассейна.

мического разнообразия *Sputellaria* от окраинных эпиконтинентальных палеоморей Лавруссии к открытым водам Уральского палеоокеана (рис. 19): 31 % видов в Северной Америке (оз. Эри) → 34,9 % вида в Припятском прогибе → 33,3 % вида в Тимано-Печорском бассейне → 28,3 % вида на Полярном Урале → 83,3 % вида на Среднем Урале.

В отложениях франа Тимано-Печорского бассейна сопоставлены 5 зон радиолярий и 9 зон аммоноидей. В раннем фране в связи с постепенным углублением бассейна и расширением пищевых связей разнообразие радиолярий и аммоноидей несколько возросло в конце устьярегского времени. Пик таксономического разнообразия в обеих группах фауны совпал с максимумом трансгрессии в доманиковое время среднего франа, отвечающего аммоноидным зонам *Ponticeras domanicense* и *Nordiceras timanicum*, и радиоляриевой зоне *Moskovistella allbororum* – *Ceratoikiscum ukhtensis*. В мелководных отложениях конца верхнего франа аммоноидеи и радиолярии неизвестны, что связано с формированием бескисло-

родных обстановок вблизи дна. Таким образом, **рост таксономического и морфологического разнообразия аммоноидей и радиолярий связан с трансгрессией, а падение разнообразия – с постепенным уменьшением как уровня моря, так и объема оксигенированных водных толщ, что в итоге привело к сокращению доступных площадей шельфа.**

Д.г.-м.н. В.С. Вишневецкой и д.г.-м.н. В.В. Митта (ПИН РАН) сопоставлены находки тепловодных радиолярий и аммонитов юры в одних и тех же слоях в умеренных широтах, что позволяет не только коррелировать биотические и абиотические события (изменение климата и течений, других гидрологических характеристик океана), но и отмечать пути миграции морских биот, что необходимо для реконструкции и прослеживания границ палеоклиматических поясов. **Для Тихоокеанской провинции в юре установлены три волны экспансии в Арктическую область и совместного развития тепловодных аммоноидей и радиолярий, связанные с трансгрессиями** (рис. 20). Так, биота

Таблица 3

Количество общих видов в комплексах радиолярий раннего фамена Лавруссии

Северная Америка, США, штат Огайо, оз. Эри 58 видов ↓	20 видов (46,5%)	6 видов (22,2%)	16 видов (30,2%)	1 вид (16,7%)
20 видов (34,5%)	↑ Русская платформа, Припятский прогиб 43 вида ↓	9 видов (33,3%)	17 видов (32,1%)	1 вид (16,7%)
6 видов (10,3%)	9 видов (20,9%)	↑ Русская платформа, Тимано-Печорский бассейн, Сарембой-Лаккеягинский вал 28 видов ↓	17 видов (32,1%)	–
16 видов (27,6%)	17 видов (39,6%)	17 видов (60,7%)	↑ Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник-Ю 53 вида ↓	3 вида (50,0%)
1 вид (1,7%)	1 вид (2,3%)	–	3 вида (5,6%)	↑ Средний Урал, западный склон р. Вильва 6 видов

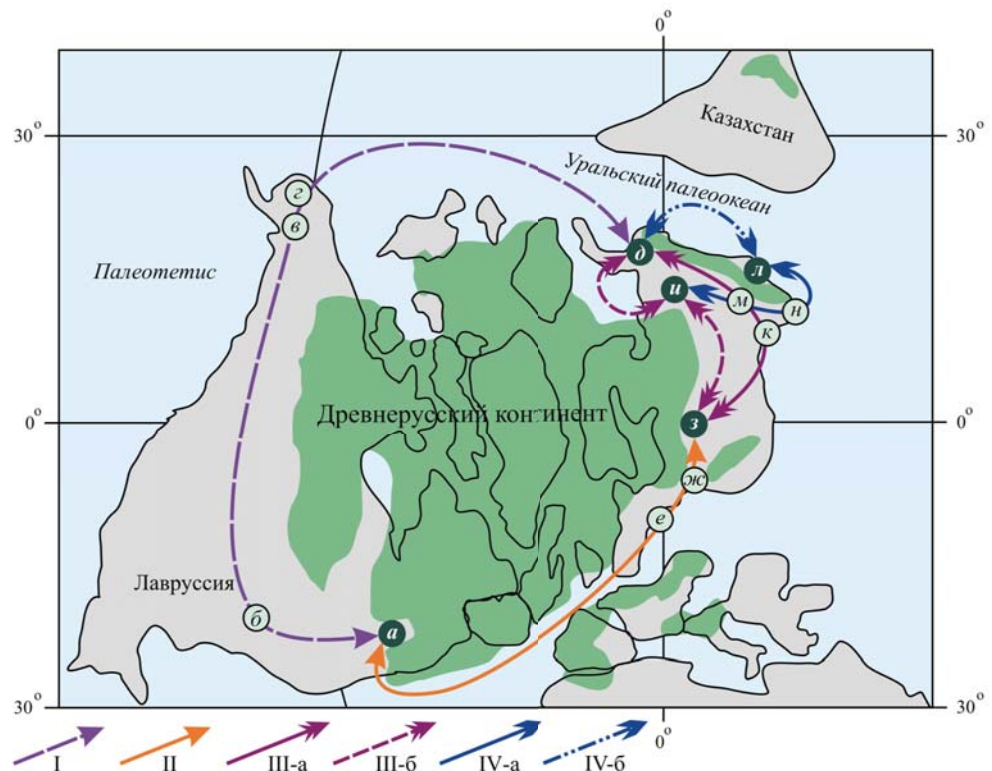


Рис. 19. Миграционные потоки радиолярий раннего фауны Лавруссии на схеме глобальной реконструкции континентов и океанов для позднего девона (Scotese, McKerrow, 1990). а – США, штат Огайо, оз. Эри; б – США, штат Оклахома; в – Центральная Аляска; г – Восточная Аляска; д – Полярный Урал, Лемвинская зона; е – Германия; ж – Польша; з – Белоруссия, Припятский прогиб; и – Тимано-Печорский бассейн, Сарембой-Леккеягинский вал; к – Казахстан, Прикаспийская впадина, северный борт; л – Средний Урал, западный склон, р. Вильва; м – Волго-Уральский бассейн; н – Южный Урал. Обозначения. I – Северо-Западный поток; II – Южный поток; III – Восточный поток: III-а – Восточное течение, III-б – Западное течение; IV – Северо-Восточный поток: IV-а – Южное течение, IV-б – Северное течение.

позднего байоса Среднерусского бассейна была полностью сформирована фауной Тетической палеобиогеографической провинции в отличие от Печорского моря, являвшегося южной окраиной Арктической провинции. Но уже в раннем бате пелагические сообщества (аммониты и белемниты) умеренных широт представлены преимущественно арктическими таксонами; экотон перемещается далеко на юг до широты Саратова. Последовавшая затем в среднем бате регрессия морского бассейна вызвала биотический кризис на большей части территории Европейской России. В позднем бате здесь распространены исключительно арктические моллюски, и только в начале келловоя постепенно налаживается взаимный обмен с биотопами Северо-Атлантической провинции.

В конце волжского века (и юры в целом) биота аммонитов и белемнитов Среднерусского бассей-

на представлена таксонами, имеющими местное происхождение, но распространившимися далеко на север. Трансгрессия с запада, последовавшая в начале берриаса (мела), вызвала на территории Центральной России биотический «взрыв», проявившийся в резком увеличении таксономического разнообразия пелагической фауны. При этом таксоны Субсредиземноморского (тетического) происхождения просуществовали недолго, а разнообразие бореальных таксонов в изменившихся условиях продолжало повышаться. Валанжинская инвазия южных аммонитовых фаун в бореальные бассейны (до 50° с.ш.) также подтверждается новыми находками тепловодных радиолярий в экотонной области Тихоокеанской палеогеографической провинции.

К.г.-м.н. С.В. Николаевой (ПИН РАН) проанализированы данные по размерам аммонителлы

и протоконха аммоноидей, науты наутилоидей и яиц современных колеоидей в свете данных по колебаниям климата, перестроек пелагиали и вымираниям в палеозое и мезозое. Исследования современных головоногих показывают, что виды, использующие r-стратегию – большое количество яиц и молоди, характеризующейся небольшими размерами на ранних стадиях онтогенеза, – менее устойчивы к абиотическим неблагоприятным факторам по сравнению с видами, продуцирующими относительно небольшое количество крупных яиц и молоди (K-стратегия). *Проведенный анализ палеозойских и мезозойских таксонов головоногих показал, что среди абиотических факторов на эволюцию репродуктивных стратегий аммоноидей и наутилоидей наибольшее влияние могли оказать палеотемпературы, глобальные изменения климата и изменения глубин обитания. Показано, что виды, обитавшие в умеренных широтах, откладывали более крупные яйца, чем виды низких широт. Во время событий глобального потепления размер яиц увеличивался, а в эпохи похолодания, наоборот, уменьшался. С увеличением глубин местообитаний размер яиц увеличивался так же, как и у современных рыб и кальмаров.*

Воздействие биотических факторов на репродуктивные стратегии оценить несколько труднее, хотя, вероятно, для наутилоидей как для типичного K-таксона выживание молоди в условиях конкуренции зависело от размеров яиц. *Размер яиц наутилоидей во все времена по крайней мере в три-четыре раза превышал таковой у аммоноидей, причем даже у высокоширотных видов с самой крупной молодью.*

Мелкие яйца, откладываемые в больших количествах, в геологически короткое время обеспечивают экологическое преимущество и высокие темпы эволюции, что способствует более успешной колонизации новых биотопов. Немногочисленные, но крупные яйца с большим запасом питательных веществ дают более крупную молодь, способствуют увеличению продолжительности существования отдельной особи и помогают выживанию таксона в геологически более длительное время. Правда, это происходит за счет низкого разнообразия и ограниченных возможностей расселения, что характерно для свернутых наутилоидей. *Виды с мелкой многочисленной молодью и личиночной стадией, несомненно, были более успешными конкурентами в расселении. Аммоноидеи – типичные*

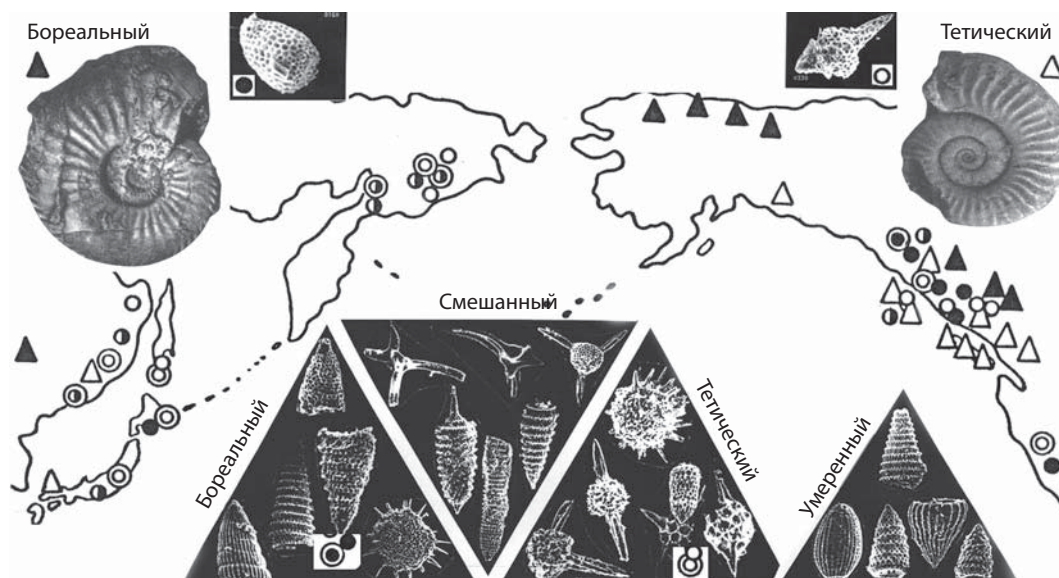


Рис. 20. Местонахождения раннеюрских бореальных и тетических аммонитов в северной части Тихоокеанской палеогеографической провинции. Треугольниками обозначены находки плинсбахских аммонитов. Одинарными кружками показаны места находок плинсбахских радиолярий, двойными – синемюрских. Затусованные знаки указывают на бореальную принадлежность, наполовину затусованные – на принадлежность к северно-тетической области, а не затусованные – к тетической.

представители последней категории – были более подвержены влиянию катастрофических абиотических событий (последствия импактных событий, вулканизм, оледенения). В то же время неплодовые таксоны с крупной молодью (наутилоидеи) были более подвержены воздействию неблагоприятных биотических факторов, таких, как появление новых хищников. Эти факторы действуют таким же образом в современных морских экосистемах, и проанализированные особенности репродукции головоногих несомненно оказали влияние на расселение и выживание этой группы.

2.3. В проекте «Эвстатические колебания уровня моря и реакция на них морской биоты» (рук. д.б.н. С.В. Попов, ПИН РАН) анализировались седиментологические, палеогеографические и биотические события вдоль древних береговых линий, **во внутриконтинентальных бассейнах Средиземноморья на протяжении эоцена–неогена.** К.б.н. И.А. Гончаровой (ПИН РАН) и Ю.В. Ростовцевой (МГУ) изучались органогенные карбонатные постройки Средиземноморья и бассейнов Паратетиса в кайнозое. Подробно охарактеризованы три основных этапа формирования органогенных построек среднего–позднего миоцена Восточного Паратетиса (на протяжении ~11 млн л.): чокрак-караганский, ранне-среднесарматский и

мэотический. **На каждом этапе в результате прогрессирующей изоляции происходила смена мшанково-водорослевого типа органогенных построек на водорослево-микробный.** Таким образом, систематический состав биоты карбонатных построек зависел от степени «мористости» бассейнов. Так, на материале из верхнего миоцена Таманского и Керченского п-вов удалось уточнить возраст и провести ревизию гастропод митридатских слоев. В результате новых находок в них малакофауны – морских родов *Skenea* и *Sphenia* – удалось показать их принадлежность к мэотису, а не к верхнему сармату, как считалось ранее. **Это означает, что крупнейший этап мшанково-водорослевого рифообразования в Паратетисе связан с началом морской трансгрессии мэотиса, а не с регрессией конца сармата.**

Используя данные, полученные во время двухмесячной работы в Греции, и литературные данные в рамках проекта, удалось **детально проследить палеогеографические связи и направления миграций в Тракийско-Эгейской зоне,** ключевой для связей Паратетиса с открытыми водоемами в олигоцене и неогене (рис. 21, 22). Особенно детально они восстановлены для времени мессинского кризиса солёности конца миоцена.

Впервые предложена методика оценки колебаний уровня во внутриконтинентальных

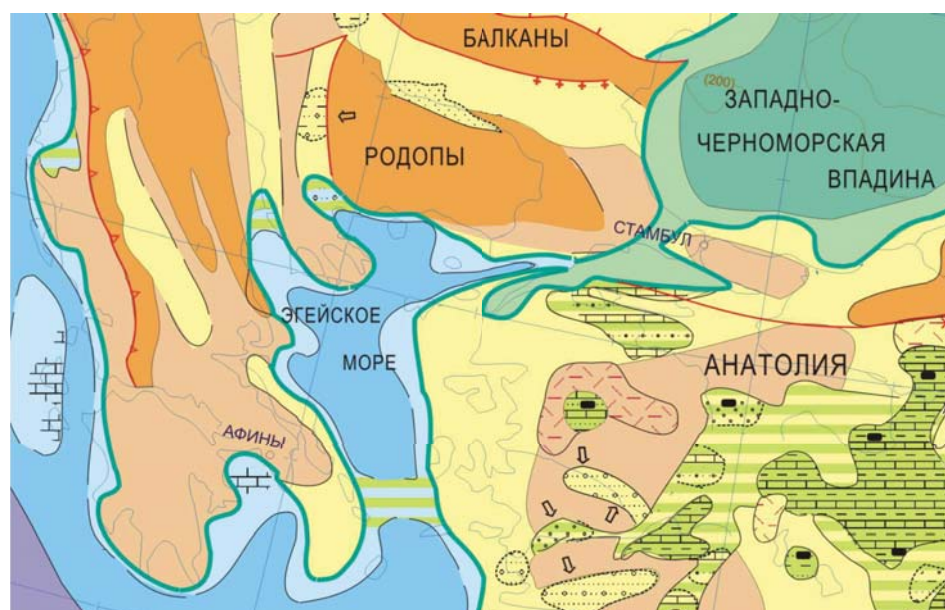


Рис. 21. Палеогеографическая карта Тракийско-Эгейского региона для конца раннего мессиния–конца мэотиса (6,15–6,05 млн л. назад).

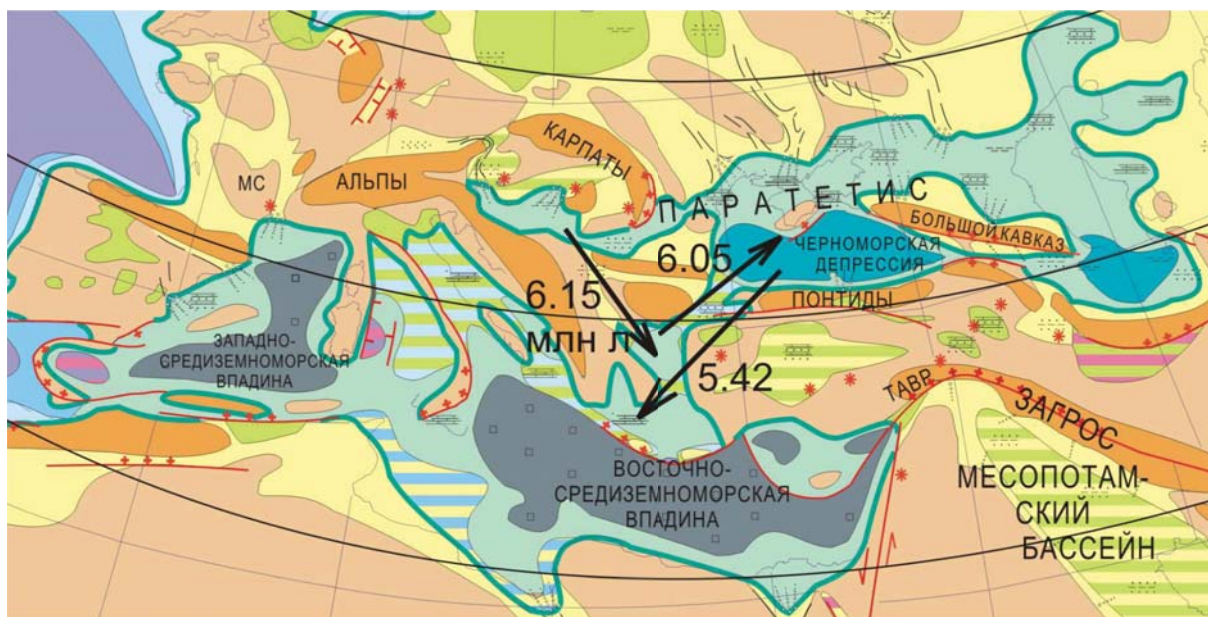


Рис. 22. Палинспастическая палеогеографическая карта Средиземноморья и Паратетиса для второй половины позднего мессиния (Лаго-маре) – понта (5,50–5,33 млн лет назад). Стрелками с цифрами показаны основные миграции фауны и их датировки в млн лет.

бассейнах на платформенном шельфе и дана количественная характеристика основных трансгрессивных и регрессивных событий конца палеогена и неогена. Подъемы уровня фиксируются путем прослеживания древних береговых линий и установления абсолютных высот, на которых залегают осадки трансгрессивных серий в тектонически стабильных регионах. Этими данными удастся охарактеризовать и проиллюстрировать наиболее крупные трансгрессивные этапы в истории Восточного Паратетиса. Они приходятся на первую половину раннего олигоцена, начало позднего олигоцена, начало раннего миоцена, начало чокракского, караганского и сарматского времени в среднем миоцене, средний и поздний сармат и ранний понт в позднем миоцене, акчагыл в Каспийской части в плиоцене.

2.4. Проект д.б.н. А.В. Лопатина (ПИН РАН) «Сопряженная эволюция ландшафта и биоты в кайнозое» посвящен изучению корреляции между изменением абиотических факторов и развитием биоты наземных позвоночных в кайнозое Северной Евразии.

Д.б.н. И.А. Вислобоковой (ПИН РАН) изучены взаимосвязи изменения ландшафта и эволюции большерогих оленей трибы *Megacerini* (семейство *Cervidae*). Мегацерини прошли путь от древней-

ших позднемиоценовых *Praesinomegaceros*, живших в широколиственных лесах Алтае-Саянского региона, к плейстоценовому гиганту *Megaloceros giganteus*, населявшему разреженные смешанные леса, лесотундру и лесостепи от Ирландии до Забайкалья. В ходе эволюции регрессивно-трансгрессивный цикл Паратетиса¹⁰ то разделял, то вновь объединял европейскую и азиатскую части ареала мегацерин. Тем не менее основной тренд эволюции мегацерин и для европейских (потомки *Neomegaloceras*), и для азиатских (потомки *Sinomegaceros*) видов с позднего миоцена по ранний голоцен зависел от глобальных климатических событий (тренд понижения температуры) и определялся связанной с климатом эволюцией основных биоморф растений¹¹ и филоценогенезом формируемых этими биоморфами ландшафтов (тренд смены ландшафтов от широколиственных лесов к саванноподобным открытым равнинам и далее к степи и лесотундре). Изменения климата в конце миоцена привели к значительной дифференциации биотопов, с чем связана адаптивная радиация ранних *Cervavitus*, исходно населявших разреженные галерейные леса и экотон между лесными и более открытыми

¹⁰ См., например, Направление 2.3, отчет д.б.н. С.В. Попова (ПИН РАН).

¹¹ Ср. Направление 1.7, отчет чл.-корр. Ю.В. Гамалея (БИН РАН).

ландшафтами. Большая морфологическая изменчивость *Cervavitus* стала базой для ряда новых направлений в эволюции настоящих оленей. Одним из направлений стали мегацеринины, для которых характерно нарастание пастбищных адаптаций (адаптации зубной системы к более грубой пище смешанного характера, увеличение размеров, курсориальность¹²), а также такая уникальная черта, как повышенное накопление кальция¹³. Наиболее значительные изменения морфологии черепа, зубной системы и костей посткраниального скелета в этом ряду совпадали с глобальными климатическими событиями, сопровождавшимися резким увеличением градиента климатических колебаний. **Развитие этих адаптаций было параллельно у потомков европейской и азиатской линий мегацерин, но шло с разной скоростью. В результате, в зависимости от климатической обстановки на просторах Евразии попеременно доминировали представители то азиатской, то европейской линий: смена климата давала «отстающим» и, соответственно, менее специализированным мегацеринам шанс освоить вновь появившиеся ландшафты.** Так характерный для плиоцена Азии *Orchonoceros* является потомком европейского миоценового *Neomegaloceros* и предком *Praemegaceros*, расселившегося от Англии до Забайкалья. Эволюция в филуме *Orchonoceros* → *Praemegaceros* связана с адаптацией к преимущественному питанию травами и передвижению по твердым сухим (саванна, степь) грунтам. В плейстоцене *Praemegaceros* был практически вытеснен (оставались лишь реликтовые виды на островах Средиземноморья) *Megaloceros*, приспособленным к жизни на более влажных грунтах, имевшим более широкий рацион питания (куда входили листья и болотные растения) и в целом более эврибионтным. Предок *Megaloceros* – *Arvernoceros* эволюционировал в Европе, хотя является потомком азиатского *Sinomegaceros*. Эволюция скелета конечностей в филуме *Praesinomegaceros* →

Sinomegaceros → *Arvernoceros* → *Megaloceros* также отмечена появлением (*Sinomegaceros*) адаптаций к передвижению по влажным грунтам, конвергентно сходным с таковыми у северного оленя (конвергенция с *Sinomegaceros*) и лося (конвергенция с *Megaloceros*). **Таким образом, в истории мегацерин хорошо прослеживаются конвергенции не только внутри трибы, но и с другими таксонами оленей, что связано как с родством, так и с обитанием в сходных ландшафтах.**

Анализ новых данных палеонтологии, антропологии и археологии, проведенный группой д.б.н. А.В. Лопатина (ПИН РАН), позволил сформулировать «сателлитную гипотезу» трофической связи древнейших представителей рода *Homo* с саблезубыми кошачьими (*Machairodontinae*): **предполагается, что трофической стратегией ранних представителей рода *Homo* был дневной поиск остатков добычи саблезубых. При этом он избегал прямой конкуренции с другими падальщиками, перенося части туш на безопасное расстояние после их быстрого расчленения с помощью каменных орудий олдувайского типа.**

Находка нижней челюсти *Dolichopithecus cf. rusciniensis Depüret, 1889* (рис. 23) в Приднестровье, местонахождении Приозерное (к.б.н. Е.Н. Мащенко, ПИН РАН) свидетельствует о принципиальном отличии условий существовавших на территории западной части Северного Причерноморья в плиоцене по сравнению с современными. Экологически фауна была связана с ландшафтами – аналогами современных саванн и редколесий, и существовала в условиях относительно сухого сезонного климата.

Под руководством д.б.н. А.К. Агаджаняна (ПИН РАН) проведено комплексное изучение динамики изменения фауны мелких млекопитающих, сопутствующей фауны беспозвоночных и семяно-пыльцевых комплексов в ходе эволюции ландшафтов плиоцена–плейстоцена Русской равнины. В качестве модельной территории исследованы донские террасы. В течение плиоцена на Дону сформировалось не менее 8 аллювиальных террас, перекрытых субаэральными образованиями плиоцен–плейстоцена, аллювиальными и ледниковыми отложениями плейстоцена. Нижний плиоцен представлен битюгским горизонтом и герасимовским горизонтами. Битюгские отложения намагничены отрицательно и содержат остатки млекопитающих раннего

¹² Курсориальный – приспособленный к частому быстрому и/или длительному бегу, преимущественно неманевренному (по прямой).

¹³ Что могло быть исходно связано с необходимостью ускорения созревания молодняка у животных-бегунов при переходе во все более открытые ландшафты. Биохимические перестройки, обеспечившие депонирование соединений кальция, преадаптировали оба пола на рост размеров взрослых особей и рост размеров рогов у самцов, что впоследствии могло быть подхвачено как движущим, так и половым отбором.



Рис. 23. Фрагмент нижней челюсти *Dolichopithecus cf. ruscinensis* Depéret, 1889 из Приднестровья, местонахождение Приозерное.

русциния зоны MN14 с *Hypolagus sp.*, *Nannospalax tacoveii*, *Polonomys insuliferus*. Герасимовские породы также намагничены отрицательно, т. е. соответствуют палеомагнитной эпохе Гильберта и охарактеризованы млекопитающими позднего русциния зоны MN15 с *Dolomys cf. nehrengi*, *Pliomys ucrainicus*, *Promimomys moldavicus*.

Средний плиоцен включает две аллювиальные свиты: коротоякскую и нижеурывскую. В коротоякских породах зафиксирован положительный палеомагнитный эпизод Маммут. Они охарактеризованы млекопитающими древних фаз виллания MN16a и ранней фазы урывского комплекса (*Nannospalax odessanus*, *Pliomys ucrainicus*, *Promimomys gracilis*, *Mimomys cf. hajnackensis*). Среди моллюсков наряду с субтропическими видами впервые на Дону появляются умеренно-бореальные формы *Unio kujalnikensis*. В обнажении у с. В. Ольшан пойменные глины коротоякской свиты включают бореальный спектр пыльцы, сходный с комплексом нижнего акчагыла Поволжья. Древнейшая часть свиты содержит теплую фауну развитого урывского комплекса млекопитающих MN16a: *Nannospalax odessanus*, *Villanya petenyi*, *Mimomys hajnackensis*, *Promimomys baschkirica*. Комплекс моллюсков теплолюбивый, лесостепной. Флора лесная кинельского типа. Семена из разреза Кривоборье содержат 70 % экзотов и близки рейверу Голландии. Пойменные глины, содержащие флору, намагничены положительно.

Средний–верхний плиоцен представлен верходонским аллювиальным горизонтом, который охарактеризован млекопитающими подзоны MN16b с доминированием *Mimomys polonicus*. Верхняя половина нижеурывской свиты образована хворостанским криомером. Она охватывает заключительную часть эпохи Гаусс и начало эпохи Матуяма

(до события «Х», 2,44 млн лет). Мелкие млекопитающие этого этапа найдены только в бассейне Волги в разрезе Симбутино (курмоярская свита), где присутствует *Mimomys polonicus* подзоны MN16b. Грызуны раннего этапа эпохи Матуяма найдены на Нижнем Дону в кривской свите у хут. Кривский, где содержат зональный вид *Mimomys polonicus*, а также формы холодной лесостепи: *Villanya sp.*, *Lemmus sp.* и др. Аналогичное стратиграфическое положение имеют отложения Урыва-1а, которые характеризуются отрицательной намагниченностью и пыльцевым спектром с преобладанием *Betula sec. Albae* (60 % комплекса).

Следующий этап развития биоты характеризуют млекопитающие поздней фазы урывского комплекса MN16b: *Blarinooides cf. marinae*, *Beremendia fissidens*, *Promimomys baschkirica*, *P. gracilis*, *Mimomys polonicus*, а также комплекс лесостепных теплолюбивых моллюсков с субтропическими и тропическими элементами (*Striatura*, *Hawaia*). В толще местонахождения Урыв-2 фиксируется оптимум широколиственных деревьев (60 % составляют *Tilia*, *Quercus*, *Ulmus*). Среди семян 60 % архаичных форм и экзотов кинельского типа. На нижнем Дону этому интервалу отвечает нижнехэпровская подсвита (Ливенцовка-5). Рассматриваемая часть разреза отвечает нижнему тегелену (Тегелен А) Голландии. Заключительная фаза подзоны MN16b найдена в карьере Аккулаево в бассейне Средней Волги, где ей отвечают осадки максимальной части акчагыльской трансгрессии (морские моллюски, остракоды, фораминиферы и др.). Судя по материалам геологической съемки устья Камы (Новошешлинск, скв. 1), максимум каспийской трансгрессии соответствует магнитному эпизоду Реюньон 1 и 2 с абсолютным возрастом 2,1–2,2 млн лет. Верхнему плиоцену отвечает Ливенцовский

горизонт, который включает нижнюю часть эпохи Матуяма до эпизода Олдувей, перекрывая интервал Реюньон 2. Он характеризуется фауной млекопитающих зоны MN17 с *Miomys pliocaenicus* верхнего виллания и псепупским комплексом крупных млекопитающих (фауна Ливенцовки, слои 1–4).

Эоплейстоценовая фаза развития биоты и ландшафтов в бассейне Дона характеризуется раннеодесской фауной с участием *Allophaiomys pliocaenicus*, *Prolagurus praerannonicus*, *Lemmys* sp. и комплекса моллюсков лессового типа. Отложения, содержащие эту фауну, намагничены отрицательно, т. е. датируются эпохой Матуяма. Следующий климатолит образован рыбновским горизонтом, который фиксируется в ряде обнажений (Коротояк-За, Успенка, Несмеяновка и др.). Его отложения намагничены отрицательно и включают позднюю одесскую фауну с *Allophaiomys pliocaenicus*, *Prolagurus praerannonicus* и комплекс теплолюбивых моллюсков с североамериканскими и левантинскими элементами. Рыбинский термомер непосредственно перекрывается слоями, которые намагничены отрицательно и включают древнейшую таманскую фауну мелких млекопитающих с *Allophaiomys pliocaenicus*, *Prolagurus praerannonicus*, *P. rannonicus* (ногайский комплекс MQ19). Палиноспектры и семена указывают на сухой и холодный климат. Еще выше расположен острогожский горизонт, отложения которого намагничены положительно (эпизод Харамильо), содержат *Allophaiomys pliocaenicus*, *Prolagurus rannonicus* и др. (каирский комплекс MQ19) и лесостепную фауну моллюсков, которая включает вымершие виды и левантинские элементы. Порт-Катонский криомер выявлен в обнажении Коротояк над острогожским пролювием. Он представлен отрицательно намагниченным лессом с холодолюбивыми моллюсками (*Vallonia tonilabris*) и, по-видимому, отвечает криомеру Линге-Дорст Западной Европы.

Все горизонты неоплейстоцена, как и подстилающий их петропавловский термомер, отчетливо соответствуют морским изотопным ярусам. Зафиксированные ледниковые криомеры центра Европейской России соответствуют изотопным ярусам MIS 18.1, 16, 12, 6, 2 (сетуньская, донская, окская, днепровско-московская и валдайская морены). Тираспольские фауны получены из петропавловского, покровского, ильинского и мучкапского

горизонтов. **Таким образом, комплексное изучение палеобиоразнообразия позволило установить для бассейна Дона основные фазы развития сообществ и вмещающих их ландшафтов за последние 5 млн лет. В целом можно утверждать, что динамика развития сообществ мелких млекопитающих тесно связана с динамикой климатических изменений и преобразованиями растительности. Этапы развития фауны коррелируют с этапами осадконакопления и рельефообразования. Не выявляется прямая связь между изменениями магнитного поля Земли и динамикой развития биоты.**

Для понимания истории становления сообществ мелких млекопитающих Евразии важным является вопрос об окончательном исчезновении древних полевок рода *Miomys* и появлении рода *Arvicola* – индикатора современных наземных биоценозов Палеарктики. В сообществах тирасполя (раннего неоплейстоцена), представители рода *Miomys* составляли до 50 % общего состава фауны мелких млекопитающих. Начиная с лихвинского (начало среднего неоплейстоцена) межледниковья их полностью заменяют представители рода *Arvicola*. Морфологические преобразования в линии *Miomys intermedius*–*Arvicola mosbachensis* известны. Однако до настоящего времени оставались неясными детали и время этих преобразований. **В бассейне Дона были получены новые данные: по материалам местонахождения Мастюженка Воронежской обл. установлено, что потеря корней щечными зубами и, таким образом, появление рода *Arvicola* в эволюционной линии *Miomys* – *Arvicola* произошло в предокское время (pre-Elsterian = pre-Anglian), т. е. еще до значительного окского похолодания, которое привело к оледенению части Европы.**

Проведен анализ изменения количества ископаемых таксонов млекопитающих среди плотоядных и растительноядных групп, связанных с открытыми ландшафтами в позднем эоцене и олигоцене Центральной Азии (к.б.н. А.В. Лавров, ПИН РАН). С начала позднего эоцена фиксируется изменение природных ландшафтов в сторону их остепнения, что совпадает с увеличением обилия копытных и их усиленным таксонообразованием (в том числе с появлением *Bovidae*) в начале олигоцена Центральной Азии. Одновременно с диверсификацией таксонов копытных активизируется эволюция хищников: с

эоценовыми ландшафтами полузакрытого типа (заросли кустарника, лесостепь) коррелирует появление представителей *Carnivora* (*Amphicyonidae*, *Nimravidae*). В конце эоцена – начале олигоцена среди креодонтов отмечается резкое преобладание гиенодонов (*Hyaenodontinae*). Строение их конечностей свидетельствует о курсориальной адаптации этих хищников, а морфология мозга и положение глазных орбит указывают на приспособленность к жизни в открытых ландшафтах, сходных с современными саваннами. **Таким образом, выявлены скоординированная эволюция открытых ландшафтов, гильдии крупноразмерных пастбищников и хищников.**

Эволюция европейских рукокрылых в миоцене изучена к.б.н. В.В. Росиной (ПИН РАН). В фауне позднемиоценовых рукокрылых местонахождения Грицев (MN9, Украина) выявлен новый род и два новых вида семейства *Vespertilionidae*, **один из которых – самая крупная известная до настоящего времени ископаемая ночница *Myotis*.** Морфология черепа другого вида сочетает в себе ряд плезиоморфных и апоморфных признаков, что предполагает сходство его экологии с современным *Vespertilio* или *Eptesicus*. **Показано, что фауна рукокрылых раннемиоценового местонахождения Петербух (Южная Германия, Бавария) сходна, но несколько старше других раннемиоценовых фаун Германии. Многочисленность *Rhinolophidae* и *Megadermatidae* свидетельствует о тропических или субтропических условиях в ходе осадконакопления.** В палеофауне Петербуха установлено 10 видов трех семейств: *Rhinolophidae*, *Megadermatidae* и *Vespertilionidae*.

Группой д.б.н. Е.Н. Курочкина (ПИН РАН) продолжено изучение эволюции птиц. На основе большой коллекции остатков пресбиорнисов (*Aves*, *Anseriformes*) – характерных околородных птиц палеоцена и эоцена из Южной Монголии описан *Presbyornis mongoliensis Kurochkin et Dyke, 2009*. **Показано, что этот вид, немногим отличающийся от синхронного североамериканского *P. pervetus Wetmore, 1926*, обитал на берегах мелководных пресных водоемов.** Опубликовано описание крупных фазановых птиц (отряд курообразных) из неогеновых местонаждений Центральной Азии. **Показано, что для каждого стратиграфического интервала в Центральной Азии характерны разные таксоны фазановых.**

В среднем миоцене и раннем плиоцене на этой территории встречались формы, адаптированные к жизни в кустарниковых или лесных зарослях, а в позднем плиоцене из Центральной Азии известны только виды открытых пространных, приспособленные к бегу по земле. Стратиграфическое распределение фазановых птиц свидетельствует в пользу возросшей во второй половине плиоцена аридности территории Центральной Азии и широкого распространения открытых ландшафтов. Фазановые птицы могут служить удобным маркером стратиграфических интервалов и природных условий в неогене.

С целью изучения корреляций между изменением климата и речной сети северо-востока России изучен (д.б.н. Е.К. Сычевская, ПИН РАН) наиболее древний (олерский) комплекс плейстоценовых пресноводных рыб данного региона. **Показано, что он представлен обедненным холодолюбивым пресноводным сообществом с примесью эвригалинных форм (*Pungitius*), включающим *Dallia sp. nov. (Dalliidae)*, *Esox lucius (Esocidae)*, *Coregonus nasus (Coregonidae)*, *Catostomus catostomus (Catostomidae)*, *Pungitius pungitius (Gasterosteidae)*, *Perca sp. (Percidae)*.** Находки черной рыбы даллии (*Dallia*), ныне эндемика Чукотского п-ва и Аляски, за 1000 км к западу от ее современного ареала **говорят о наличии широтной связи эоплейстоценовых речных бассейнов Чукотки и северо-восточной Якутии.** Современные виды даллии приспособлены к обитанию в арктическом климате. Они живут в сфагновых болотах, небольших реках и озерах. С другой стороны, присутствие чира (*Coregonus nasus*) в олерской свите региона и одновозрастных отложениях бассейна Юкона на Аляске (Олд-Кроу-Крик) **указывает на наличие связей ихтиофауны восточной и западной Берингии в начале плейстоцена.**

2.5. Проведенные в рамках проекта «Происхождение современной энтомофауны, корреляция ее эволюции с геологической историей» (рук. д.б.н. В.Ф. Зайцев, ЗИН РАН) исследования ископаемых ортоптероидных насекомых позволили обнаружить представителей некоторых типично мезозойских родов уже в верхней перми, подтвердив таким образом выводы что **новые группы появляются еще до кризиса, а не в ре-**

зультате падения видового разнообразия, как обычно считается (ср. Направление 2.1, отчет д.б.н. А.Г. Пономаренко, ПИН РАН).

Сравнение реконструкции филогении таракановых, построенной на основе молекулярно-биологических данных, с построениями системы отряда, выработанными на основании изучения строения представителей современной и вымерших фаун, обнаружило сходство филогений.

Представитель рода *Euphyllodromia* из копала Колумбии, датируемый поздним плиоценом, очень близок к современному продвинутому виду *E. angustata*. В настоящее время виды комплекса распространены в Центральной Америке, преимущественно севернее Панамы. **Находка современного продвинутого представителя рода *Euphyllodromia* в плиоцене Колумбии, равно как и анализ современной фауны позволяют предполагать, что диверсификация современного подсемейства *Plectopterinae* (*Blattida*, *Blattellidae*) происходила в Южной Америке еще до образования Панамского перешейка.**

Сравнение фаун жесткокрылых захоронений Даохуогу (средняя юра, Китай) и Ляониня (верхняя юра–нижний мел, Китай), а также средне- и позднемезозойских азиатских захоронений России и Казахстана **показало резкую смену фаун во вто-**

рой половине юры и вместе с тем обнаружило, что некоторые семейства в этом промежутке имели наибольшие разнообразие и численность. Описано несколько палеоэндемичных надродовых таксонов, в том числе и три новых семейства. Первое новое семейство *Lasiosynidae*, одно из наиболее многочисленных сравнительно легко узнаваемых и характерных групп жесткокрылых середины мезозоя, которое можно использовать для стратиграфической индикации, отмеченное преимущественно в захоронениях нижней, средней и верхней юры, но в меловое время его представительство ослабевает в течение нижнего мела. **Важной особенностью, впервые возникающей в этой группе и единственный раз в инфраотряде *Elateriformia*, является формирование ложночетырёхчлениковости – свидетельство приуроченности к обитанию на поверхности вегетирующей растительности (рис. 24).** В конце юры и в дальнейшем эта особенность формируется у многих групп кукуйиформных и куркулиоформных, а для многих специализированных потребителей листвы и травы покрытосеменных она станет основной диагностической особенностью.

Вторым новым семейством жесткокрылых является *Mesocinetidae*, которое сочетает плезиотипические особенности семейств *Scirtidae* и



Рис. 24. Представитель *Lasiosynidae* (средняя юра, Северо-Восточный Китай). Ложночетырёхчлениковая лапка – адаптация к обитанию на поверхности вегетирующей растительности.

Eucinetidae (Scirtoidea), *но характеризующееся устойчивой зубчатостью на вершинах голеней и всех члеников лапок, за исключением коготкового (эта особенность свидетельствует об адаптации представителей семейства к обитанию внутри субстрата)* (рис. 25). Это семейство предложено для форм, описанных из Шар-Тэга, хотя его представители, по-видимому, присутствуют в ряде других захоронений верхней юры и нижнего мела.

Третье новое семейство жесткокрылых Protodorcidae (рис. 26), известно только из Даохугоу. *Мозаика признаков делает его одним из наиболее парадоксальных таксонов, который, по-видимому, близок или даже принадлежит к надсемейству Scarabaeoidea (обнаруживаются параллели в разных признаках с семействами Passalidae, Lucanidae и Trogidae), хотя при этом часть плезиотипических признаков Protodorcidae разделяет с группами надсемейств Staphylinoidea (особенно семейства Silphidae) и Histeroidea, а также с некоторыми архаичными группами инфраотряда Cuscutiformia.*

Описанный представитель подсемейства *Arhoidiinae (Scarabaeidae)* из ливанского янтаря оказался членом новой вымершей трибы, которая, судя по особенностям строения, могла сильно отличаться образом жизни от всех хорошо изученных групп.

Из новых находок жуков в ливанском янтаре обращает внимание относительная многочисленность сцидменид и мелких стафилиноидов. Кроме того, обнаружены новые сциртоиды, тросциды и скарабеоиды из термитофильного семейства, о котором еще писал Кроусон (Crowson, 1981), но которое все еще остается неописанным.

Таким образом, описаны три новых семейства жесткокрылых, каждое из которых проясняет филогению отдельных сегментов отряда: Lasiosynidae – инфраотряда Elateriformia; Mesocinetidae – надсемейства Scirtoidea; Protodorcidae – инфраотряда Staphylinoidea.

2.6. Основными задачами проекта «Палеопочвы палеозоя как отражение эволюции наземных экосистем. Органо-глинные комплексы дочетвертичных палеопочв и возможная оценка состава древнего гумуса» (рук. д.б.н. А.О. Алексеев, ИФХиБПП РАН) были, во-первых, реконструкция палеозойских наземных экосистем и связи их эволюции с эволюцией климата и растительности; во-вторых, выделение и изучение состава органо-глинных комплексов палеопочв палеозоя с целью оценки состава древнего гумуса. Изучено 20 профилей ископаемых почв нижнего и верхнего карбона (возраст ~ 345–300 млн лет) из разрезов Московской, Тульской, Владимирской и Рязанской



Рис. 25. Представитель Mesocinetidae из лагерштетта Шар-Тэг (верхняя юра, юго-запад Монголии).

Рис. 26. Представители нового семейства *Protodorcinae* *fam. nov.* (*Coleoptera*) из Даохугоу (средняя юра, северо-восток Китая).

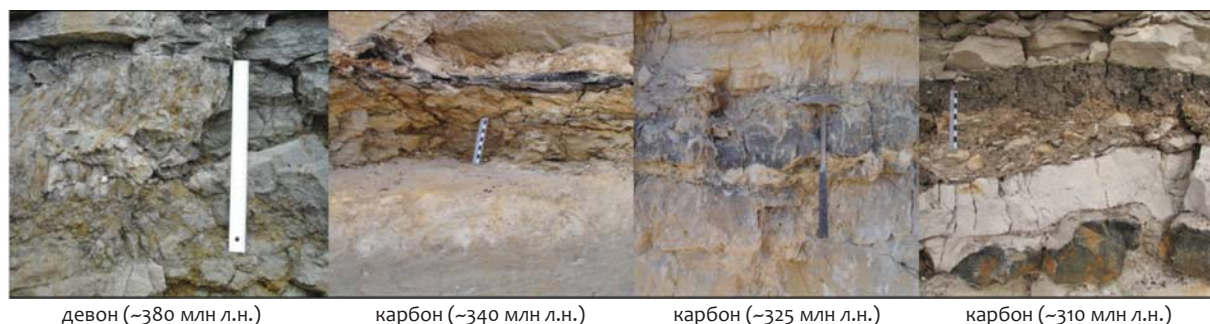
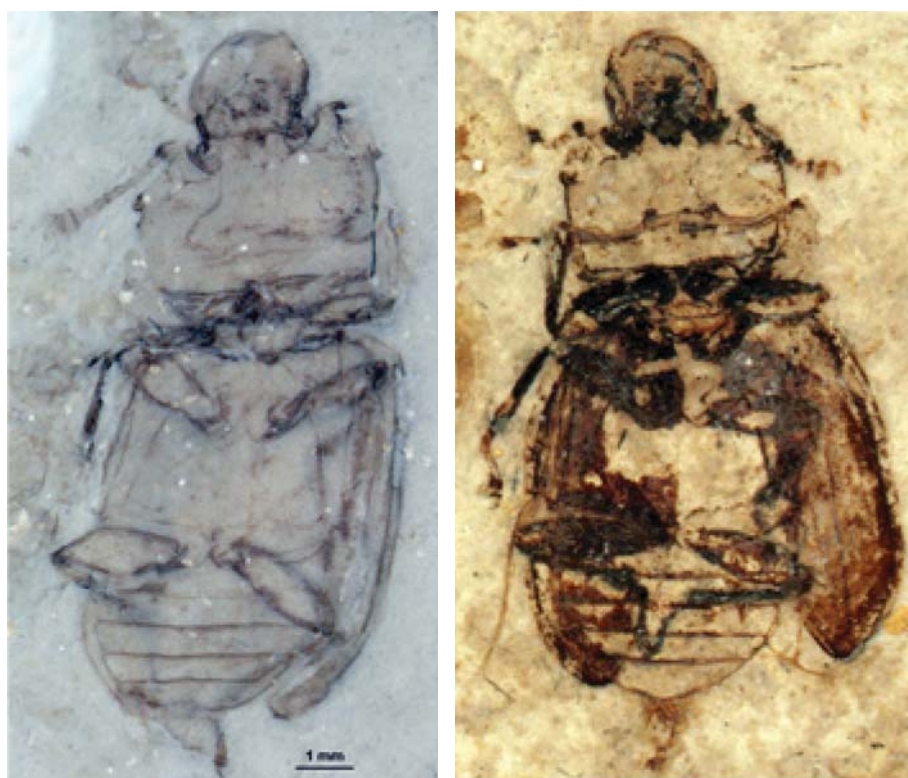


Рис. 27. Ископаемые палеопочвы палеозоя центральных районов Европейской части РФ.

областей. В результате экспедиционных работ 2010 г. обнаружены также великолепной сохранности ископаемые почвы верхнего девона (франкский ярус) в Воронежской области (ястребовский горизонт) и Орловской области (ливенский горизонт). Палеопочвы сформированы на вулканогенно-осадочных отложениях (Воронежская область) и на красноцветных песчаниках (Орловская область). На рис. 27 представлены фотографии ископаемых палеопочв палеозоя – объекта исследований проекта.

Проведено исследование минералогического состава образцов палеопочв карбона (валовые образцы и фракции < 2 мкм и > 2 мкм, рентгеновская дифрактометрия); химического состава (валовые

образцы и фракции < 2 мкм, XRF спектроскопия); органического вещества (химические методы, ИК-спектроскопия, ¹³C ЯМР-спектроскопия твердофазная); соотношения стабильных изотопов ¹³C/¹²C в карбонатах (масс-спектрометрия). **Показано, что палеопочвы (их генезис и минералогический состав) являются мощнейшими индикаторами палеоклимата включая его сезонность. В качестве ключевых почвенных характеристик предложено использовать: наличие углистых горизонтов (условия переувлажнения), формирование палыгорскита (< 300 мм/год), развитие вертисолей (300–800 мм/год); наличие почвенных карбонатов (100–500 мм/год), наличие эвапоритов, например, гипса (< 300–400 мм/**

год). Комплекс полученных аналитических данных свидетельствует о том, что в пределах Московской синеклизы, крупнейшего осадочного бассейна Восточно-Европейской платформы, влажный климат нижнего карбона постепенно сменился аридным в верхнем карбоне. Подтверждается, что Восточно-Европейская платформа в это время располагалась между экватором и низкими северными широтами, в основном в пределах аридной зоны.

Максимальная аридность климата (величина атмосферных осадков < 300 мм/год) была в московское время, когда распространение получили палыгорскитовые Са-Mg литосоли. На протяжении всего изученного интервала климат характеризовался сезонностью (наличие в профиле гипса, педогенных карбонатов, формирование вертисолей). **Устойчивый крен в сторону аридизации сформировался со второй половины визейского яруса, с которым ассоциируется синтез Mg-силикатов (сначала сапонита и далее палыгорскита и сепиолита).** На рис. 28 представлена сводная схема изменений минералогического состава ископаемых палеопочв карбона.

Илистая фракция ископаемых почв нижнего и верхнего карбона содержит захороненное органическое вещество как составную часть органо-минеральных комплексов. Его содержание достигает 1 % и более. Органическое вещество древних ископаемых почв поддается изучению с применением подходов и методов, используемых в почвенных исследованиях. В ископаемых гидроморфных почвах нижнего карбона органическое вещество представлено ароматическими структурами. В ископаемых палыгорскитовых почвах верхнего карбона вещество органо-минеральных комплексов представлено фульватным типом гумуса, содержит ароматические и алифатические структуры включая углеводы. **Структура вещества органо-минеральных комплексов ископаемых почв радикально отлична от структуры керогена – наиболее распространенной формы существования $C_{орг}$ в древних осадочных породах, имеющего алифатическую природу.** Непревзойденная устойчивость фульватного типа гумуса палыгорскитовой почвы аридного генезиса обусловлена формированием ковалентных связей между органическими молекулами и Si-OH группами решетки палыгорскита. **Следовательно, одним из факторов, который может отвечать**

за содержание захороненного гумуса и его состав в ископаемых почвах, является состав минеральной матрицы органо-минерального комплекса. Для проверки этого предположения было проведено модельное исследование адсорбции на монтмориллоните и палыгорските трех препаратов гуминовых кислот: два из нативных чернозема и каштановой почвы, третий – промышленный, фирмы Aldrich. ¹³C – ЯМР спектроскопия выявила селективную адсорбцию монтмориллонитом и палыгорскитом определенных фракций гуминовых кислот, что подтверждает роль состава минеральной матрицы в консервации органического вещества почвы (долговременная «память почв»)¹⁴. В качестве общей закономерности нужно также отметить снижение степени ароматичности гуминовых кислот и обогащение органо-минеральных комплексов алкилами, О-алкилами (углеводами) и ацетальными группами, т. е. алифатическими структурами. **В итоге адсорбированное на минералах органическое вещество приобретает черты, присущие фульвокислотам.**

2.7. В рамках проекта «**Этапы формирования и эволюции ископаемых флор России и сопредельных государств**» (рук. чл.-корр. Л.Ю. Буданцев, БИН РАН) проведено изучение коллекций олигоценовой флоры с территории Центральной России и Прибалтики: описано шесть новых видов Верескоцветных, причем виды *Lyonia goniosarpa* P. Dorof. et Vikulin, sp. nov. и *Pieris baltica* P. Dorof. et Vikulin, sp. nov – первые находки данных родов для территории России и сопредельных государств. Впервые на территории России выявлен *Symplocos balticum* и исследованы плоды симпловых, собранные П.И. Дорофеевым в 1958 г. из прослоев растительного детрита в олигоценовых глинах. Проведено сравнение указанных видов с таксономически близкими ископаемыми, а также современными представителями термофильных флор Юго-Восточной Азии, Центральной и Южной Америки.

В результате исследования микроморфологии побегов разнообразных палеогеновых хвойных Taxodiaceae и Cupressaceae (*Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Taiwania*, *Chamaecyparis*) из высоких широт **удалось установить, что кристалло-**

¹⁴ Ср. Направления 1.5–1.6, отчеты д.б.н. В.М. Алифанова (ИФХиБПП РАН) и д.б.н. В.А. Демкина (ИФХиБПП РАН).

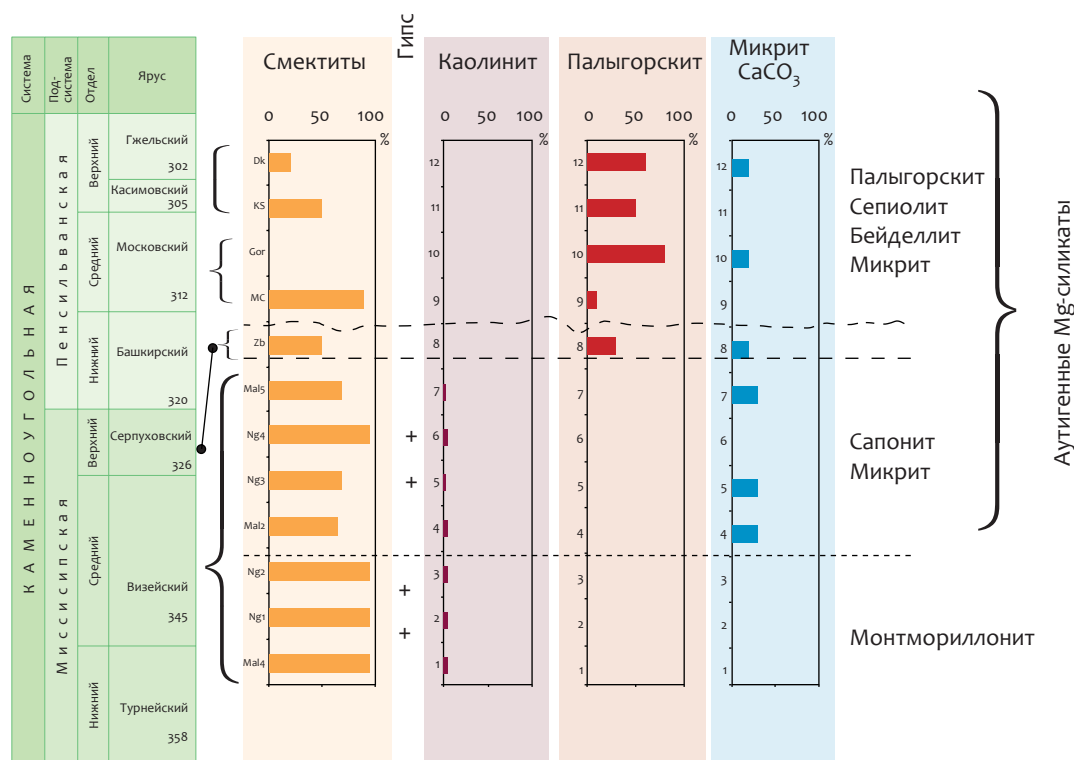


Рис. 28. Сводная схема изменений минералогического состава ископаемых палеопочв карбона.

содержащие микропиллы эпидермы намного сильнее выражены в сравнении с современными видами-аналогами, что, вероятно, имело адаптивное значение для протекания фотосинтеза хвойных в условиях высоких широт палеогена и недостатка солнечной инсоляции.

Находка на фитолеймах листьев хвойных грибов-эпифиллов рода *Microthyriacites* является своеобразным палеомикологическим индикатором климата и свидетельствует о влажном умеренно теплом климате для высоких широт Арктики в период планетарного палеоцен/эоценового термального максимума (рис. 29).

Расцвет класса *Ginkgoopsida* пришелся на юрское и раннемеловое время. В эту эпоху среди представителей порядков *Ginkgoales* и *Czekanowskiales* палеофлор Сибирской палеофлористической области преобладали растения с листьями, рассеченными на узкие сегменты. По морфологическим признакам отдельные сегменты таких листьев у многих мезозойских видов *Ginkgo L.*, *Baiera F. Braun*, *Leptotoma Kiritch. et Samyl.*, *Phoenicopsis Heer* и *Czekanowskia Heer* трудно различимы. Таксономическую принадлежность можно выяснить по строению листового эпидермиса (рис. 30).

Это позволяет определять даже небольшие фрагменты листьев в дисперсном материале из скважин, что особенно важно при исследовании юрских отложений Западной Сибири, которые часто скрыты под мощным покровом более молодых осадков и практически не выходят на поверхность. В рамках проекта были систематизированы основные диагностические признаки эпидермального строения листьев видов рода *Leptotoma Kiritch. et Samyl.*, что привело к ревизии ряда ранее описанных и выявлению новых видов. В итоге реконструкция динамики биоразнообразия рода *Leptotoma* выглядит следующим образом: самые ранние находки известны из нижнеюрских отложений Западной Сибири, расцвет рода пришелся на среднюю юру, когда лептотома, став типичным элементом Сибирской палеофлористической области, широко распространилась по Западной Сибири, вышла на север Русской платформы (единичные находки) и проникла в Индо-Европейскую палеофлористическую область (единственная находка в Западном Казахстане). Всего из среднеюрских отложений описано четыре вида. В поздней юре род испытал депрессию (редкие находки лептотом двух видов – все из Сибири), но в раннем мелу видовое

разнообразие рода увеличилось до пяти видов, при этом ареал обитания сместился на восток, в район современной Восточной Сибири и Забайкалья. В позднем мелу лептотомы ранее не были известны. Поэтому особый интерес представляет *Leptotoma samylinae* из маастрихта Амурской области. Эта находка значительно расширила наши представления о географическом и стратиграфическом ареалах рода *Leptotoma*.

Проведено изучение остатков хвойных с женскими фруктификациями *Sashinia* и вегетативными побегами *Quadrocladus*, выявленных в коллекции № 359 Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, собранной в 1938 г. О. Мартыновой и П. Свиридовым в отвалах Каргалинских рудников Оренбурга. Род *Sashinia* в Западной Европе не известен, а *Quadrocladus* появляется только в цехштейне – стратоне, который в основной своей части является более молодым, чем татарский ярус Восточной Европы. Таким образом, данная находка заполняет стратиграфический hiatus, который существует между западноевропейскими представителями *Thuringiostrobus florinii* и *Quadrocladus*.

Общий облик и жизненные формы сашиниевых остаются неизвестными. Традиционно все ископаемые хвойные (по аналогии с современными) считаются большими деревьями или кустарниками. Однако, по крайней мере в триасе, достоверно известны травянистые хвойные *Aethophyllum*. **Отпечаток удлиненного побега *Quadrocladus antiquus* с очень тонким S-образно изогнутым стеблем (рис. 31) говорит в пользу того, что рас-**

тения *Sashinia-Quadrocladus* были, скорее всего, травянистыми (или очень мелкими кустарниками), как *Aethophyllum*, и занимали такие же или близкие местообитания в поймах рек.

Род *Sashinia* был описан С.В. Мейеном, который включал этот род в состав семейства Lebachiaceae (Utrechtiaceae). **Новые находки *Sashinia* свидетельствуют о невыводимости строения ее женских фруктификаций из таковых у Utrechtiaceae, что заставляет пересмотреть степень их родства и повысить таксономический статус *Sashinia* до семейства (рис. 32).** По степени своей эволюционной продвинутости *Sashinia* соответствует примерно уровню семейства Majonicaceae и так же, как это семейство, происходит, вероятно, от растений типа *Thuringiostrobus florinii*, хотя среди их потомков, очевидно, представляет самостоятельную ветвь, развившуюся независимо от майониковых.

2.8. Морские рифовые экосистемы играют важную роль в биосфере (см. Направление 1.1, отчет межинститутской группы С.В. Рожнова–Г.А. Заварзина), но в то же время представляют собой уязвимую экосистему, зависящую от прозрачности, температуры и химического состава воды. На протяжении палеозоя рифовые экосистемы современного севера Урала формировались и эволюционировали в условиях периодических стрессов. В качестве стрессоров выступали изменения климата: похолодания на Гондване вызвали глобальные регрессии (в позднем ордовике,

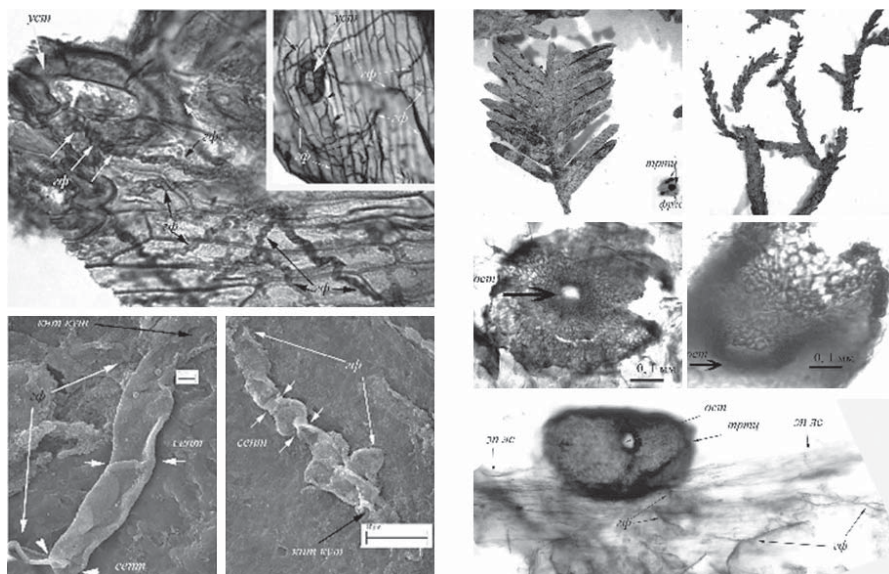


Рис. 29. Грибы-эпифиллы рода *Microthyriacite* на фитолеймах листьев хвойных.

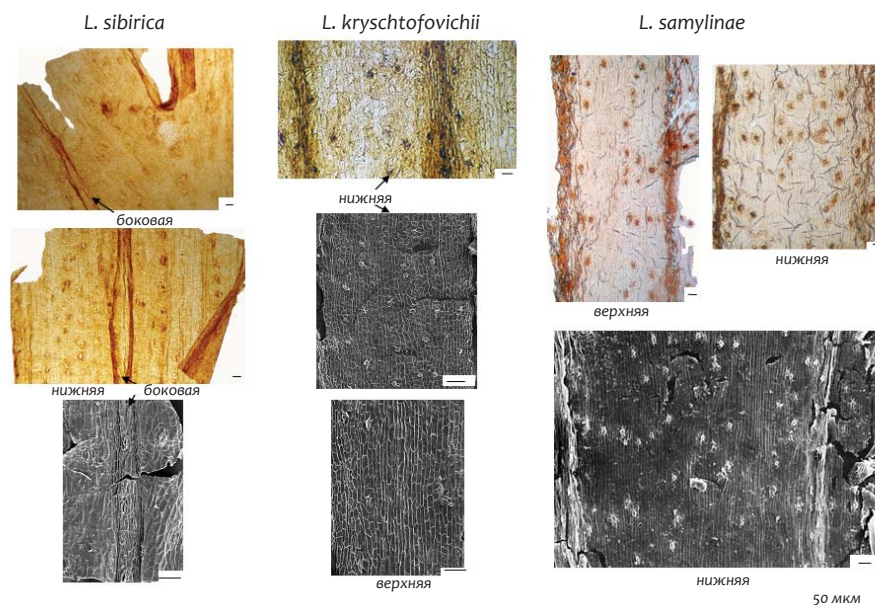
раннем и, возможно, позднем силуре). В начальных фазах последующих глобальных трансгрессий формировались эксинные обстановки, пагубно влиявших на рифовую экосистему. Химизм вод и океаническая циркуляция изменялись вследствие таких глобальных геотектонических процессов, как закрытие палеоокеана Япетус, открытие вокруг палеоконтинента Балтики Палеоуральского и Палеоазиатского океанов в раннем палеозое. Столкновение палеоконтинентов Балтики и Лаврентии увеличило области эрозии и поступление питательных веществ, т. е. мезотрофность вод (ср. Направление 2.2). Наконец, активизация блоков фундамента Печорской плиты по древним разломам добавляла такой региональный стрессор, как рифтогенез. Закономерности филоценогенеза рифов, динамики разнообразия рифовых фаун и эволюции основных таксонов этих фаун изучались в рамках проекта «**Эволюционный тренд палеозойской рифовой экосистемы как отражение эволюции геобиологических систем на примере севера Урала**» (рук. д.г.-м.н. А.И. Антошкина, ИГ КНЦ УрО РАН). Хотя динамика палеозойского рифообразования на Урале носит прерывистый характер – следствие воздействия вышеперечисленных экзогенных стрессоров, **установлено, что такая прерывистость не спровоцировала существенных филоценогенетических перестроек в рифовых экосистемах: ухудшение внешних условий прерывало или даже оборачивало**

вспять течение сукцессии, но не меняло один сукцессионный ряд рифовых экосистем на другой (рис. 33). Такая устойчивость течения сукцессии связана с распространением в североуральских рифах пионерных сообществ¹⁵. Наиболее полная развертка сукцессионного ряда рифовых экосистем характерна для этапа средний ордовик–ранний девон. Среднефранско-турнейский этап рифогенеза представляет собой прерванную сукцессию. Поздневизейско-раннепермский этап определяется как обратная (риффы, построенные микробильно-фито-метазойной биотой, → микробильные биогермы) сукцессия палеозойской рифовой экосистемы (рис. 33).

На примере общепланетарного верхнесилурского биотического события Лау (рис. 33) – вымирания брахиопод *Didymothyris didyma*, крупных пентамерид, конодонтов *Polygnatoides siluricus*, рыб-акантод *Andreolepis hedei*, *Phlebolepis elegans* – были изучены литолого-геохимические свидетельства ухудшения условий на границе нижнего и верхнего лудфордия в разрезах Приполярного Урала. Изменения $\delta^{13}C_{org}$, полученные по кальциту раковин брахиопод, выражаются положительными экскурсиями от -4 ‰ в нижнем лудфордии до 1 ‰ в верхнем, что свидетельствует о существенных колебаниях в глобальном углеродном цикле. Это согласуется с образованием в начале позднелудфордской трансгрессии прослоя глинистых осадков с

¹⁵ Ср. Направление 5.4, отчет В.В. Суслова (ИЦиГ СО РАН).

Рис. 30. Эпидермальное строение листьев рода *Leptotoma* Kiritch. et Samyl.



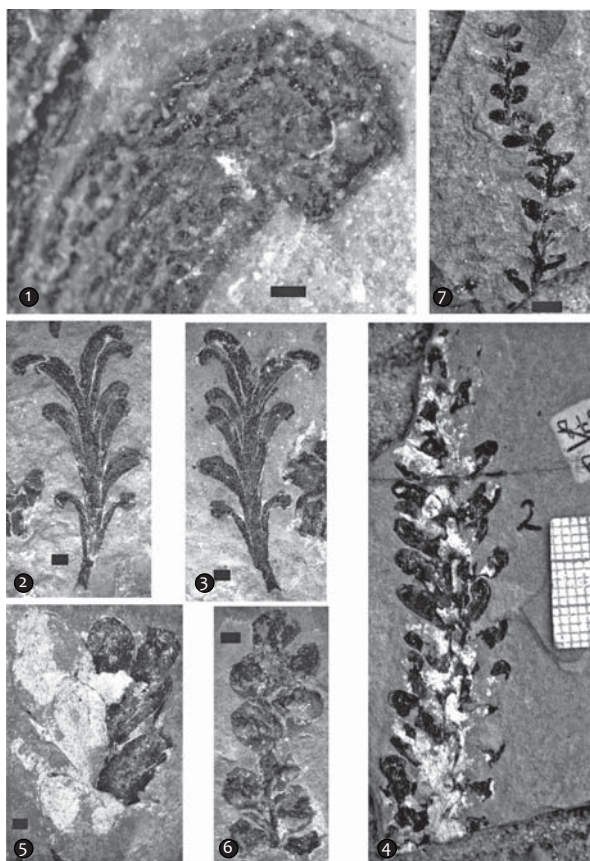


Рис. 31. 1–3 – *Sashinia antiqua* sp. nov., голотип, отвалы Кузьминовского рудника, казанский ярус или нижний подъярус татарского яруса.

1 – капюшон на конце семеножки, экз. БИН 32а/359, длина линейки 0,2 мм; 2 – экз. БИН 32/359, длина линейки 1 мм; 3 – экз. БИН 32а/359, длина линейки 1 мм. 4–7 – *Quadrocladus antiquus* sp. nov., казанский ярус или нижний подъярус татарского яруса: 4 – экз. БИН 53-2/359, голотип, отвалы Кузьминовского рудника; 5 – экз. БИН 27-1/359, отвалы Кузьминовского рудника, длина линейки 1 мм; 6 – экз. БИН 15а-1/359, отвалы Николаевского рудника, длина линейки 1 мм; 7 – экз. БИН 22/359, отвалы Кузьминовского рудника, длина линейки 5 мм.

содержанием $C_{орг}$ до 2,9 % – черных аргиллитов. Анализ выделенной из них углеводородной фракции выявил преобладание среднемолекулярных n -алканов с максимумом распределения при $n-C_{16}$ и практически полное отсутствие n -алканов в высокомолекулярной области. Среди изопреноидов удалось идентифицировать изо- C_{15} , изо- C_{16} , изо- C_{18} , изо- C_{19} (пристан) и изо- C_{20} (фитан). Отношение пристан/фитан (Pr/Ph) составляет 0,77 и соответственно $Pr+Ph/C_{17}+C_{18} = 0,61$.

Все это позволяет утверждать, что источником углеводородной фракции была сапропеле-

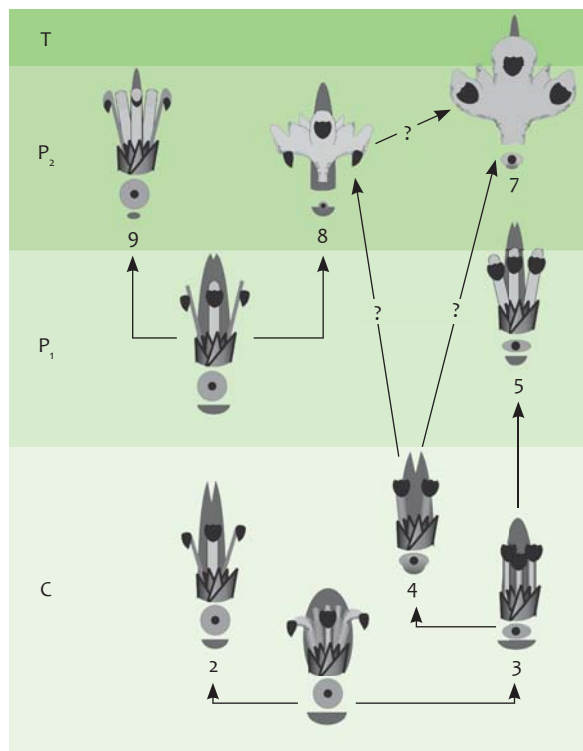


Рис. 32. Положение семейства Sashiniaceae в филогении позднепалеозойских хвойных, реконструированной на основании морфологии женских фруктификаций. На каждой фигуре схематически показан фертильный пазушный комплекс с подстилающей его брактеей (вверху – вид с адаксиальной стороны, внизу – поперечное сечение). 1 – гипотетический общий предок всех хвойных или кордаит из семейства Cordaitanthaceae; 2 – Bartheliaceae; 3 – Emporiaceae (кроме рода *Hanskerpia*); 4 – *Hanskerpia*; 5 – Utrechtiaceae и Thucydiaceae; 6 – *Thuringiostrobus florinii*; 7 – ранние Voltziaceae (*Voltzia*, *Pseudovoltzia*, *Voltziopsis*, *Ullmannia*); 8 – Majonicaceae (*Majonica* и *Dolomitia*); 9 – Sashiniaceae (*Sashinia*).

вая органика с большим вкладом микробиальной составляющей, накопление которой проходило в восстановительных глубоководных условиях. Черные аргиллиты включают повышенные содержания литофильных микроэлементов Mo, V, Pb, Zn, Cr и Ba, что свидетельствует о проявлении аноксического события, вызвавшего гибель венлокско-лудловской рифовой экосистемы и окончательно прекратившего рост силурийских рифов на Урале.

В аргиллитах верхнего лудфордия в составе глинистых минералов появляется иллит/каолинит, формирование рифов на окраине шельфа сменяется отложениями трансгрессивных трактов

глинисто-карбонатной рампы с темпеститами, характерных для гумидных условий. Таким образом, в северных палеоширотах отмечается смена аридного климата на гумидный в противоположность смене климата в период события Лау в южных палеоширотах. Установленное по брахиоподам понижение температуры вод с ~32 °С на ~28 °С вполне согласуется с предположением ряда зарубежных исследователей о проявлении похолодания в раннем лудфордии.

Гибель девонских рифовых экосистем в современном Приполярном Урале (соответствует

Хангенбергскому событию (рис. 33) – массовому вымиранию морской фауны) также совпадает с формированием мощного глинистого прослоя, содержание C_{org} составляет 7–17 %, присутствуют редкие и редкоземельные элементы (источником которых является преобразованная вулканокластита), а небольшое положительное смещение изотопов С и О предполагает массовое формирование аноксических обстановок вплоть до ~330 млн лет.

Для позднепалеозойских рифовых экосистем основными стрессорами являлись закрытие

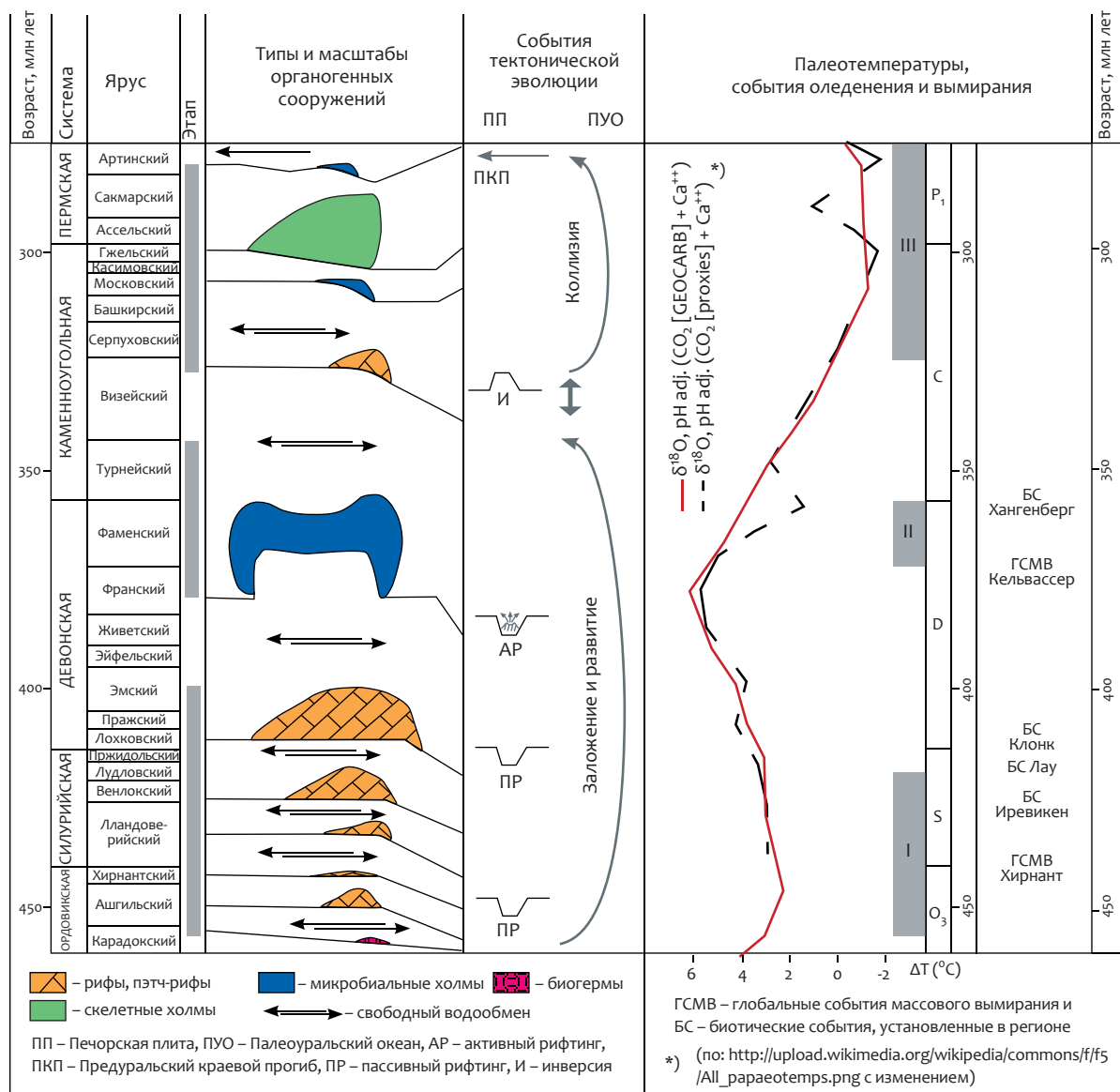


Рис. 33. Взаимосвязь этапов рифообразования в палеозое севера Урала с тектоническими, биотическими и климатическими событиями. Биогерм - известковый холм на дне водоема, образованный прикрепленными организмами, отлагающими известь и сохраняющими после своей смерти прижизненное положение. Напротив, в биокласте прижизненное положение нарушено, велика доля обломочного материала.

Палеоуральского и Палеоазиатского океанов и процессы инверсии на Печорской плите (рис. 33). Соответственно резко увеличились области эрозии и интенсивное поступление питательных веществ, определившие исключительную мезотрофность вод. Крупное похолодание в позднем карбоне–ранней перми вызвало резкое обмеление эпиконтинентальных морей. **Анализ палеоценозов верхнемосковско-касимовских скелетных холмов показал, что основными представителями сообществ органогенных построек являлись зеленые филоидные водоросли, мшанки, фузулиниды, брахиоподы, криноидеи и микробиальные компоненты** (рис. 34). В разновозрастных органогенных постройках выделены типичные для скелетных холмов три стадии: стабилизации, колонизации и деструкции. **Установлено, что группы пород в постройках отличаются палеоценозами.** Так, в составе биоцементолитов¹⁶ на стадии колонизации доминируют зеленые филоидные водоросли в ассоциации с тубифитесами и остатки мшанок и брахиопод. В биокластовых известняках на стадии деструкции преобладают фрагменты брахиопод, мшанок и членики криноидей, а в микробиальных известняках стадии стабилизации характерна ассоциация фузулинид и микробиальных образований. **Анализ состава верхнекаменноугольных скелетных холмов Северного Урала показал, что они сложены сходным комплексом пород и палеоценозов – филоидно-водорослевые, микробиальные и биокластовые известняки.** Причем, для всех часто характерен крустификационный цемент, образованный как вокруг филоидных водорослей, так и вокруг биокластов – биогермных и биокластовых биоцементолитов.

В считавшейся классической ассельской палеоаплизиновой¹⁷ органогенной постройке Писаный Камень на р. Унье установлены только пионерные микробиадно-филоидно-водорослевые сообщества. **Основной каркас скелетного холма слагают филоидно-водорослевые биоцементолиты, разные типы которых позволили выделить 4**

¹⁶ Биоцементолиты – биогенные породы, в которых извитые остатки тонких удлиненных организмов (или колоний организмов) служат погруженным каркасом для твердых цементных корок из биогенного кальцита. Отсюда (см. далее по тексту) каркас скелетных холмов.

¹⁷ Палеоаплизиновая постройка – биоцементолитовая постройка, каркас которой образован остатками организмов рода *Paleoaplysina*, о котором см. ниже.

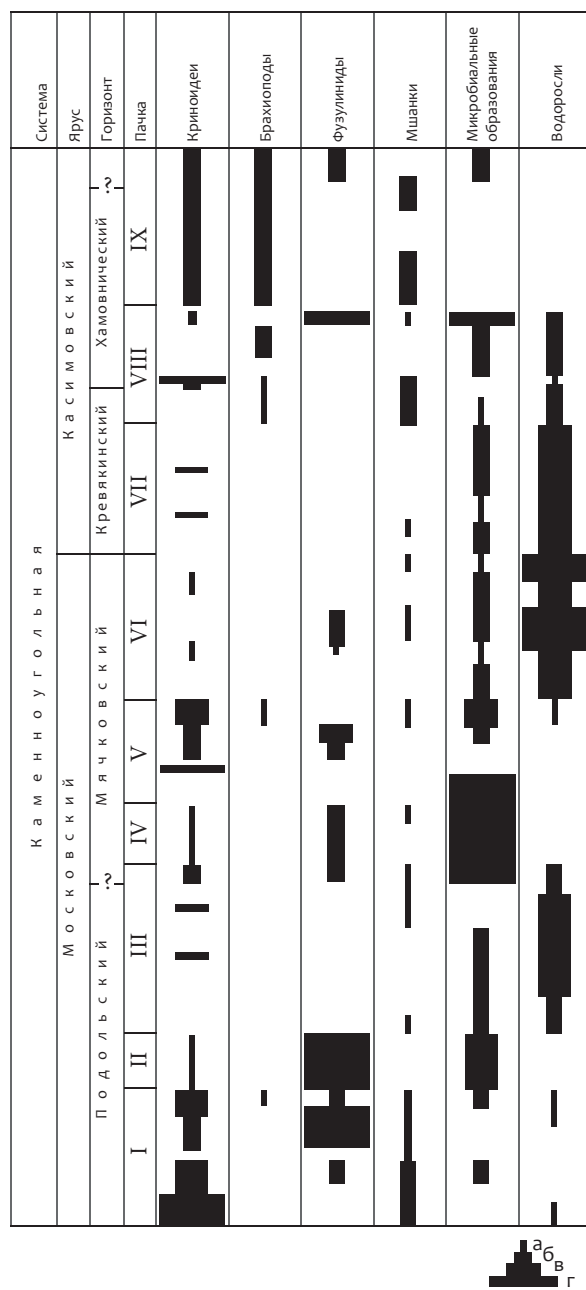


Рис. 34. Распределение биогенных компонентов в разрезе верхнемосковско-касимовских скелетных холмов. Количество органогенных компонентов в составе пород: а – менее 10 %; б – 10–20 %; в – 21–30 %; г – 31–70 %.

цикла смены гидродинамических обстановок во время формирования постройки как следствие абиогенных стрессоров.

Исходя из анализа распределения основных парагенетических ассоциаций **построена идеализированная схема строения скелетных холмов Северного Урала (рис. 35)**, широко представленных в составе верхнекаменноугольно-нижнепермской калейдовой формации. Их развитие шло на

склонах депрессий и было ограничено базисом действия волн¹⁸. Ярким маркером этому служат отложения стадии деструкции. Достижение базиса волн, по всей видимости, происходило вследствие быстрого роста холма на фоне медленного прогибания морского дна. **В строении холма снизу вверх наблюдается смена пород, производных от биоценозов филлоидных водорослей, к породам, производным от тубифитесов-мшанковых и брахиоподо-мшанковых биоценозов.**

Резкая трансгрессия моря в среднеассельское время привело к миграции рифогенных образований в западном направлении. В некоторых разрезах построек отмечаются следы размывов на некоторых стратиграфических уровнях, что связано с активизацией Илыч-Чикшинской валообразной структуры. **Восточнее зоны развития скелетных холмов выделен новый тип ассельско-нижнесакмарского разреза – камешковский. Образование отложений в среднеассельское время происходило в умеренно глубоководных обстановках; в позднеассельско-раннесакмарское время – в мелководных обстановках ниже базиса действия волн, где формировалась постройка типа илового холма.**

Маломощные (6 м) иловые холмы формировались в окружении депрессионных глинисто-карбонатных отложений. В строении иловых холмов выделены три генетические группы известняков: биохомогенная (пелоидные микробильные

известняки – преобладающая часть постройки), биогенная (биоморфные известняки и биоцементолиты – пятнистое распределение по разрезу) и хомогенная (пелитоморфные известняки – прослойки в постройке и вмещающие слои). **Было установлено, что трофическая структура сообщества иловых холмов состояла преимущественно из представителей пионерных сообществ и была трехуровневой (рис. 36 – уровень продуцентов и уровень первичных консументов подразделены на два подуровня по трофической специализации таксонов-эдификаторов).**

В электронно-парамагнитно-резонансном спектре (ЭПР-спектре) пробы нижнедевонского микробильно-фистулеллового¹⁹ биогермного известняка выявлены сигналы, характерные для органического вещества животного происхождения как низкой, так и высокой (шунгит) степеней метаморфизма и сигнал, характерный для органического вещества растительного или близкого к нему (цианобактериального?) происхождения, метаморфизированного примерно до стадии угля. **Присутствие этого сигнала вероятнее всего объясняется ассоциацией проблематичных организмов *Fistulella* и *Pedifolium* – важных рифообразователей палеозоя, с цианобактериями *Ikella vermicularis* Shuyski. С актуалистических позиций симбиоз метафитных водорослей с цианобактериями маловероятен – оба организма следует отнести к животным.**

¹⁸ Базис волны – расстояние от уровня моря, ниже которого практически прекращается вертикальное перемешивание водной толщи, вызванное ветровым волнением моря. Базис штормовых волн глубже базиса спокойных волн.

¹⁹ Т. е. сложенного с участием организмов рода *Fistulella*, о котором см. ниже.

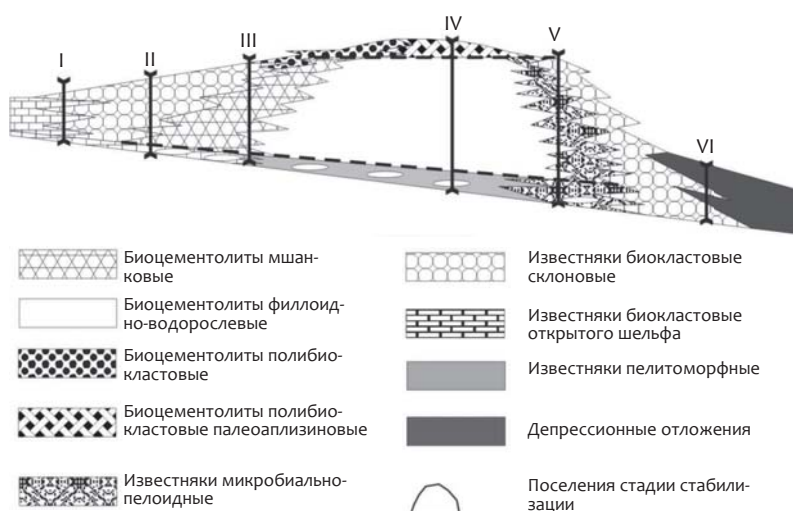


Рис. 35. Общая схема строения скелетных холмов Северного Урала. I – обн. 24 р. Унья (среднеассельская часть); II – обн. 61 р. М. Печора; III – обн. 84 р. Илыч; IV – обн. 28 р. Унья (нижнеассельская часть); V – обн. 28 р. Унья (средневерхнеассельская часть); VI – обн. 36 р. Илыч (сакмарская часть).

Рис. 36. Схема трофической структуры ассельско-сакмарской органогенной постройки Розы Кырта Изпыредский на р. Илыч, Северный Урал.

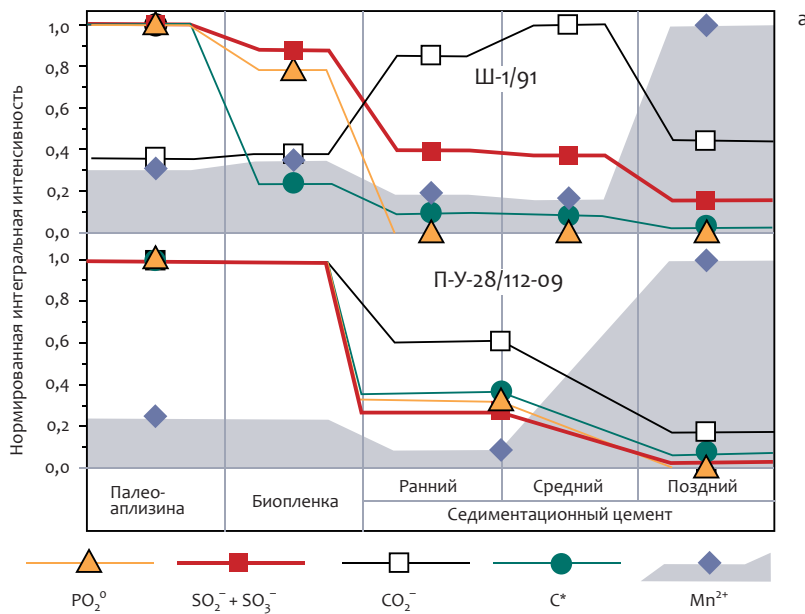
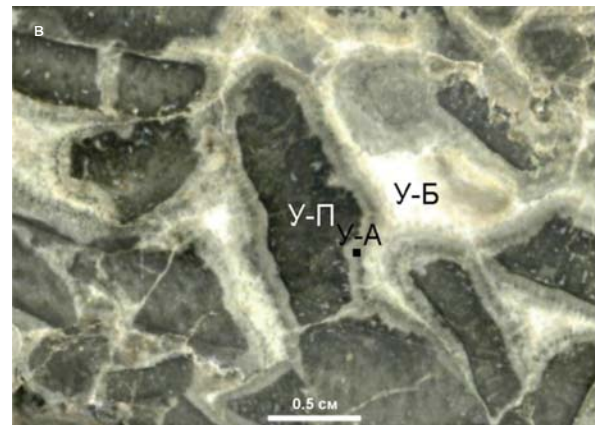
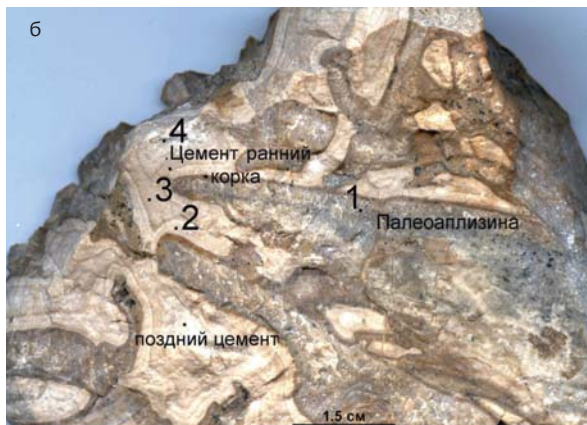


Рис. 37. Вариации концентраций парамагнитных центров в карбонате биоцементолитов (а), палеоаплизинный биогермный биоцементолит (б – Ш-1/91) и палеоаплизинный биокластовый биоцементолит (в – П-У-28/112-09).



Исследования методом ЭПР цементов разных генераций в биогермных и биокластовых типах ассельских палеоаплизинных биоцементолитов выявили вариации концентраций парамагнитных центров в карбонате разного генезиса, отражающие последовательность их формирования

(рис. 37). Тело палеоаплизин в основном сложено карбонатом их скелета – минерально-органическим композитом. Соответственно, здесь фиксируются высокие значения концентрации органических радикалов, сульфат- и фосфатных замещений в решетке минерала при низких кон-

центрациях «абиологичных» примесей ионов марганца. **Присутствие органических радикалов животного ряда дает полное основание относить представителей рода *Paleoaplysina Krotov* к животным, а не к организмам проблематического генезиса.**

По данным изотопов О и С, взятых на анализ из тех же участков, что и на ЭПР (рис. 37), отмечается уменьшение температурных градиентов и/или солености по содержанию $\delta^{18}\text{O}\%$, SNOW от 30,2 при формировании кальцита палеоаплизин до 28,0 к позднему цементу. Экскурсия содержания $\delta^{13}\text{C}\%$, PDB в карбонате биогермных палеоаплизиновых биоцементолитов имеет отчетливую тенденцию на снижение с 5,6 до 2 к цементу поздней стадии. Возможно, здесь играет роль фактор глубины, т. е. палеоаплизини начинали расти на несколько больших глубинах, чем сформировался цемент последней стадии. В кальците биокластовых биоцементолитов (ПУ-28/112-09) видна обратная направленность – увеличение содержания $\delta^{18}\text{O}\%$ от 27,0 до 28,3, $\delta^{13}\text{C}\%$ в биокластовых биоцементолитах – 7,4–6,9. **Такое содержание $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ (27,0–28,3) может свидетельствовать об условиях эвапоритизации/мелководности вод при образовании биокластовых биоцементолитов. Этот вывод может служить подтверждением того факта, что в строении ассельских скелетных холмов биокластовые, а не биогермные палеоаплизиновые биоцементолиты представляют финальную стадию (деструкции) рифовой экосистемы в каждом цикле формирования постройки.**

Таким образом, в ходе комплексного исследования было показано, что периодичность гео-биосферных процессов обусловила своеобразие филоценогенеза палеозойских рифовых сообществ. В частности, поэтому изменение структуры рифовых экосистем в сторону преобладания пионерных видов нужно рассматривать лишь в рамках глобальных изменений климата и ландшафта. Этапы палеозойского рифообразования на севере Урала можно оценить как индикаторы крупных климатических, тектонических и гидрхимических перестроек и использовать их для поиска их глобальных корреляций.

Стратиграфическая привязка, распространение и динамика биоразнообразия морских и неморских экосистем, а также влияние на них

абиотических факторов (циклы «трансгрессия–регрессия», климат) на протяжении фанерозоя Тимано-Североуральского региона исследовались в ИГ КНЦ УрО РАН группами д.г.-м.н. Т.М. Безносовой и д.г.-м.н. В.С. Цыганко.

2.9. Проект «Биотические и изотопные события на кризисных рубежах развития Тимано-Североуральского осадочного бассейна в силуре и раннем девоне» (рук. д.г.-м.н. Т.М. Безносова) был посвящен анализу динамики таксономического биоразнообразия бентосной фауны Тимано-Североуральского палеобассейна с позднего ордовика по ранний девон. Изменения седиментации в Тимано-Североуральском палеобассейне позволяют выделить следующие фазы повышения относительного уровня моря. Во-первых, в позднем ордовике (в самом начале кырьинского времени) в ходе постепенной трансгрессии сформировался мелководный шельфовый бассейн на территории от современного западного склона Урала до Северного Тимана. Для него были характерны сублиторальные обстановки седиментации, широкое распространение и высокая численность немногих космополитичных таксонов бентосных организмов. **Регрессия конца ордовика вызвала резкое сокращением площади шельфа. В итоге экосистемы бентосных Metazoa были замещены водорослевыми микробальными сообществами.** Вторая, уже силурийская, трансгрессия сопровождалась быстрым наступлением моря, постепенным восстановлением разнообразия метазойной биоты, которая, как и позднеордовикская, в основном представлена космополитами. На востоке бассейна формируются фации открытого мелководного шельфа, на западе – сублиторальные. **Нижнесилурийские толици, сложенные массивными вторичными доломитами, включают обилие остатков строматопороидей, табулят, брахиопод с толстостенными раковинами, адаптированными к условиям обитания в подвижных водах на твердых грунтах. В то же время находки ругоз, мелких тонкостенных брахиопод, криноидей свидетельствуют и о наличии тихоходных углубленных фациальных зон.**

Постепенное падение относительного уровня моря в начале филиппгельского времени (в среднем лландовери) обусловило обмеление всех фациальных зон и начало рифообразования в силуре.

На фоне резкого сокращения биоразнообразия, вызванного общим обмелением бассейна, лишь рифогенные филиппельские толщи сохраняют обилие остатков разнообразных бентосных организмов. Зарифовая часть представляла собой обширную отмель с накоплением иловых осадков и широким распространением строматопороидей и цианобактериальных сообществ.

Третья трансгрессия (начало маршрутинского времени) была менее значительна. *Затопление рифовых построек, непостоянство глубин и гидродинамики создавали условия для образования новых экологических ниш, смену фаунистических сообществ во времени, перестройки биоты и возможность для обновления и расселения фауны. Непродолжительная стабилизация экосистемы в среднемаршрутинское время способствовала расцвету колониального бентоса.*

Последовавшее затем обмеление бассейна с формированием литоральных фаций и широким развитием цианобактериальных сообществ привело к исчезновению в конце лландовери табулят, брахиопод, остракод, платформенных конодонтов. Этот биотический кризис на рубеже лландовери и венлока был результатом регрессии, достигшей максимума к окончанию лландовери. Рубеж между лландовери и венлоком определяется по исчезновению лландоверийских платформенных конодонтов и появлению в венлоке брахиопод спириферид, колоний ветвистых табулят, крупных пелеципод, мелких трилобитов. *Открытоморские условия начала венлока (четвертая незначительная трансгрессия) способствовали существенному обновлению родового и видового состава ругоз, а также табулят и брахиопод, вновь появившихся в Тимано-Североуральском палеобассейне.*

Лудловский век, чья нижняя граница определяется по характерным брахиоподами *Greenfieldia*, характеризуется накоплением преимущественно карбонатно-терригенных отложений в крайне мелководных условиях ровного дна и крайне бедным родовым и видовым составом бентоса. *На этом фоне островами биоразнообразия оставались рифовые и биогермные постройки, формировавшиеся в восточной части бассейна на территории современного Предуральского краевого прогиба и западного склона Урала, которые активно влияли на дифференциацию экологических ниш.* В рифогенных толщах заключены обильные остат-

ки крупных колоний табулят, строматопороидей, брахиопод, криноидей, головоногих моллюсков и другой фауны. Максимум падения относительного уровня моря приходится на окончание лудлова.

Пятая трансгрессия – обширная и геологически быстрая – пришла на начало пржидольского века и *вызвала существенное обновление биоты на обширных территориях с обстановками открытого мелководного шельфа.* Для раннепржидольского времени характерное большое разнообразие бентоса, среди которого доминировали брахиоподы («брахиоподовые слои» известняков мощностью до 20 м являются маркирующими не только в Тимано-Североуральском регионе, но и на Новой Земле, островах Долгий и Вайгач). Верхняя часть разреза пржидола в основании включает мощную пачку, сложенную кораллово-строматопоратовой фауной. *Регрессия конца силура сопровождалась сменой открытошельфовых фаций лагунными и вымиранием силурийской бентосной фауны.*

Рубеж силура и девона характеризуется стратиграфическим перерывом в фациальных отложениях. Этот рубеж, сопоставляемый с событием Клонк, охарактеризован палеонтологически и данными изотопного анализа. *Появление нормально-морских условий осадконакопления совпадает с широким развитием разнообразного раннедевонского бентоса в начале лохковского века.* Несмотря на изменение структуры брахиоподовых сообществ в раннем девоне и появление новых доминантных видов, прослеживается их эволюционная связь с позднесилурийскими сообществами.

Подводя итог, можно сказать, что исходная причина выявленных для Тимано-Североуральского палеобассейна биотических событий, таких, как вымирание и/или циклическое исчезновение/появление в бентофауне определенных таксонов, была абиогенной – это глобальная регрессионно-трансгрессионная циклика. Стратиграфически биотические события хорошо связываются с изменением условий седиментации, что имеет большое значение для дальнейшего поиска временных корреляций. Анализ распространения различных таксонов бентоса в позднем ордовике–раннем девоне показал избирательность их по отношению к ландшафту, глубинам, степени подвижности воды. *Латеральное распространение экосистем контролировалось*

фациальной зональностью, причем поскольку фациальные зоны лежали почти параллельно берегу, то трансгрессии и регрессии прежде всего влияли на сообщества брахиопод и табулят. Наиболее масштабным биогенным фактором, влияющим на биоразнообразие, следует считать рифообразование (тем не менее, это фактор локального масштаба).

Первые результаты исследования биохимических реакций захороненных сообществ брахиопод Тимано-Североуральского палеобассейна на изменение условий внешней среды в течение позднего ордовика, силура и раннего девона **показали, что изменения содержания в них аминокислот совпадают с переломными геологическими и биотическими событиями.** В случае подтверждения этих данных можно рассмотреть возможность использования аминокислотного анализа в распознавании событийных рубежей в раннем палеозое.

2.10. Исследования, проведенные в рамках проекта «Эволюция морских и наземных палеоэкосистем в фанерозое (на примере Тимано-Североуральского сегмента)» (рук. д.г.-м.н. В.С. Цыганко) позволили обосновать последовательность девонской регрессивно-трансгрессивной циклики Тимано-Североуральского палеобассейна. Начавшаяся в конце лохковского века крупнейшая в девоне регрессия моря продолжилась в пражском и раннеэмском веках. Основные биотопы бентосных организмов были приурочены к рифовым постройкам и пририфовым отложениям. **В начале позднего эмса установлено трансгрессивное вязовское событие (название по типовому разрезу), которое предположительно является проявлением в Тимано-Североуральском палеобассейне глобального события *serotinus*, зафиксированного практически на всем Еврамерийском континенте.** Трансгрессия вызвала существенную смену биоразнообразия табулят, ругоз, брахиопод, остракод, а также формируемых ими сообществ.

Следующая смена важнейших групп организмов была обусловлена значительным эвстатическим подъемом уровня моря на границе эмского и эйфельского ярусов: **афонинское событие, впервые описанное по стратотипу эйфельского яруса афонинской свиты из бассейна р. Чусовая и, видимо, соответствующее событию *partitus*.** На фоне

общего расцвета всех групп бентоса (головоногие, двустворчатые моллюски, тентакулиты, трилобиты) в среднем девоне Тимано-Североуральского палеобассейна существенно обновляется лишь таксономический состав брахиопод и кишечнополостных, в том числе за счет эндемичных видов и родов кишечнополостных из рифовых сообществ. **Закат среднедевонских морских экосистем и вымирание большинства существовавших в среднем девоне таксонов связаны с постепенным падением уровня моря в живетское время (таганик-паишское событие).**

В результате изучения растительных микроостатков из пограничных фран-фаменских отложений Южного Тимана установлено, что данный рубеж на континенте совпадает с глобальными геологическими и биотическими событиями, одним из которых является массовое вымирание морской биоты (событие Kellwasser). **Впервые для Южного Тимана в этом интервале выделены четыре палинокомплекса: для конца франского века – ливенский, «подволгоградский» (новый палинокомплекс), для начала фаменского века – волгоградский и задонский.** Наиболее значительные изменения таксономического состава палиноспектров выявлено на границе ярусов. **Палинологические данные свидетельствуют о том, что продолжительный экосистемный кризис на рубеже среднего и позднего девона (поздний фран-ранний фамен) связан прежде всего с понижением температуры и аридизацией климата.** С этим согласуются данные изучения изотопного состава углерода и кислорода в карбонатах: они свидетельствуют о дестабилизации условий в атмосфере и гидросфере.

Охарактеризовано сообщество, сформировавшее тафоценоз «рыбного доломита» (нижний фамен). Изменение величины $\delta^{13}\text{C}_{\text{карб}}$ свидетельствует о постепенно происходившем здесь переходе от ассоциации гидрологически открытого олиготрофного бассейна (преобладание водорослей-харофитов) к ассоциации закрытого эвтрофного водоема (микробальной). Положительный экскурс $\delta^{18}\text{O}$ свидетельствует, по-видимому, об увеличении солёности водоема вследствие уменьшения его глубины. Остатки позвоночных характеризуются низкой степенью дисартикуляции и относительно высокими индексами фрагментации, переориентации и сортировки, а также

почти полным отсутствием корразии (коррозия + абразия). Это свидетельствует о формировании данного тафоценоза в условиях довольно активной гидродинамики и высоких темпов карбонатной седиментации. **Указанные особенности, а также наличие темпестита в основании слоя «рыбного доломита», следы от выхода газов и многочисленные инкрустации харофитов по всей его толще позволяют предположить, что захоронение происходило в условиях мелководной лагуны или озера в результате обогащения растительных остатков и костей позвоночных штормовыми процессами. Общая картина изученных тафоценозов позволяет предположить, что массовая гибель позвоночных в конце сосногорского времени была вызвана крайним обмелением водоемов и, как следствие, резким изменением его гидрологического и трофического типа.**

Изучение обнаруженных в слое «рыбного доломита» частично сочлененных остатков новой, еще не описанной формы примитивного тетрапода показало, **что стратиграфически эта форма является наиболее древней, а морфологически – неспециализированной, что позволяет рассматривать ее в качестве предка ряда южнотиманских девонских тетрапод.**

Общепринятый критерий разграничения верхнего девона и нижнего карбона – появление аммоноидеи *Gattendorfia subinvoluta*, дополняется ввиду ее редкости на территории западного склона севера Урала появлением конодонта *Siphonodella sulcata*, который, как оказалось, тоже редок (встречен только в трех разрезах). Для повышения палеонтологической обоснованности данной границы было проведено изучение остатков ругоз и брахиопод. **Установлено, что большинство остатков принадлежат фаменскому ярусу, за исключением одного вида брахиопод, *Sikasella bisulcata*.**

Изучена динамика таксономического разнообразия остракод на рубеже девона и карбона. Фаменские их ассоциации, обитавшие в глубоководных шельфовых впадинах, полностью сменились в карбоне сообществами склонов внутришельфовых впадин и сообществами открытого шельфа. При этом общее видовое разнообразие остракод снизилось на четверть преимущественно за счет остракод зон мелководья и впадин шельфа; в зоне склонов внутришельфовых впадин, наоборот, шло постепенное увеличение видового и родового раз-

нообразия остракодовой фауны. **Таким образом, своеобразие динамики развития фауны остракод в позднефаменско–раннекаменноугольном североуральском палеобассейне обусловлено различной фациальной приуроченностью их сообществ.**

Изучение палинофлоры раннего триаса (усть-мыльский горизонт Тимано-Североуральского региона, аммоноидная зона *Hedenstroemia hedenstroemi* севера Средней Сибири) свидетельствует о широком развитии спор плауновидных и моховидных растений, систематическом распространении небольшого числа спор папоротникообразных и подчиненной роли пыльцы хвойных и пельтаспермовых птеридоспермов. **Таким образом, можно говорить о четком выявлении единого раннеоленинского этапа развития палинофлоры в пределах всего севера Евразии – от Баренц-региона через Тимано-Североуральский регион до севера Средней Сибири включительно. Указанная палинофлора свидетельствует о преобладании очень теплого влажного климата и богатой растительности.**

Впервые на территории северо-востока Европы установлены и изучены ископаемые спорово-пыльцевые и микрофитопланктонные комплексы оксфорд-киммериджского возраста. **Наличие микрофитопланктона согласуется с представлениями о существовании в позднеюрское время на данной территории морского бассейна.** Установлено, что для оксфордского моря были характерны ассоциации микрофитопланктона, в том числе различные гониаулякоидные формы (*Gonyaulacysta*, *Paragonyaulacysta*, *Leptodinium*), свойственные мелководным бассейнам. В киммеридже появились гистрихосферы (*Cleistosphaeridium*, *Olygosphaeridium*, *Histrichosphaeridium*, *Systematophora*), обитатели более значимых морских глубин, где вместе с фораминиферами они являлись основными компонентами планктонных экосистем.

Впервые получены датировки костных остатков крупных млекопитающих с территории Архангельской области, большая часть из которых ожидаемо укладывается в рамки средневалдайского межледниковья с относительно теплыми природными условиями. **Однако наибольший интерес вызывают три даты, полученные по зубам мамонта из местонахождений Топса, Архангельск и острова Вайгач (18–24 тыс. лет**

назад), которые приходятся на интервал максимума последнего оледенения. Новые данные свидетельствуют о том, что мамонты вымерли только позже 15000 лет назад, будучи, вероятно, вытеснены развившимся позже, чем в других частях Субарктики, восточным флангом Скандинавского ледникового щита (14,5–12,5 тыс. лет назад).

2.11. Раннепротерозойская удоканская ископаемая биота из Северного Забайкалья включает в себя микрофоссилии, строматолиты, микрофитолиты, дисковидные отпечатки и текстуры микробиального происхождения, но широкую известность ему придают цилиндрические минерализованные образования *Udokania* из бутунской свиты, для которых до сих пор не существует убедительных данных, доказывающих их биогенную либо абиогенную природу. Отдельные экземпляры удоканий с определенными оговорками и допущениями можно сравнивать с многоклеточными животными, но анализ большой выборки удоканий, собранной в ИНГГ СО РАН в рамках проекта «Крупнейшие эндогенные, палеоклиматические и биотические события в интервале 800–650 млн лет (на примере южного обрамления Сибирской платформы)» (рук. акад. Н.Л. Добрецов, ИГМ СО РАН; к.г.-м.н. А.А. Постников и к.г.-м.н. Д.В. Гражданкин, ИНГиГ СО РАН), показал, что такие экземпляры являются скорее исключением. Как массовый материал образование удоканий (рис. 38) удовлетворительно объясняется с позиций представлений о метакристаллах – кристаллах, возникающих при метасоматозе: замещении одного минерала другим, при котором и замещающий, и замещаемый минерал продолжают находиться в твердой фазе. Сопряжение процессов привноса ионов замещающего вещества и выноса замещаемых ионов происходит за счет диффузии в физически тонких капиллярных пленках питающего раствора, разделяющих поверхности растущего метакристалла и вмещающей породы. Именно такой механизм роста обуславливает хорошую повторяемость ограничений, налагаемых на рост метакристаллов и их характерные признаки. Одним из них является часто наблюдаемое включение окружающих минералов (матрикса), захваченных в процессе роста. Другим специфическим, но значительно реже встречающимся признаком метакристаллов явля-

ется футлярообразность. Такие кристаллы могут быть полыми внутри и состоять лишь из периферической кристаллической оболочки. Именно футлярообразность удоканий, а также тот факт, что их стенка и внутренняя полость образованы отличающимися друг от друга сложными агрегатами различных минералов, интерпретируется в пользу их биогенного происхождения.

Также среди признаков метакристаллов очень большое значение имеют особенности их пространственного размещения во вмещающих породах. Так, циркуляция питающих растворов по тончайшим трещинкам и расположение вдоль них зародышей, от которых начинается рост метакристаллов, приводит нередко к цепочечному расположению метакристаллов либо образованию скоплений из групп разноразмерных (в зависимости от насыщенности питающего раствора) индивидов. Изменчивость формы поперечного сечения удоканий может быть также вызвана нарушениями идеальных условий роста метакристаллов, обусловленными различной концентрацией минерального вещества, тектоническими подвижками или различного рода деформациями (рис. 38). Именно такие признаки, как ветвление, розетковидные и однорядовые скопления, продольная гофрировка, поперечные перегородки, а также признаки деформации при налегании экземпляров удоканий друг на друга интерпретируются в пользу биогенной природы удоканий. Кустистое расположение удоканий может быть связано с ростом метакристаллов в условиях неравномерной концентрации минерального вещества в породе в местах с наибольшей концентрацией кристаллообразующих элементов. «Ветвящиеся» удокании можно объяснить как деформированные и недоразвившиеся утыкающиеся или прорастающие кристаллы. Продольная гофрировка в кристаллах часто возникает в процессе их роста и, возможно, является спаянностью. Поперечные перегородки – трещины метакристаллов, возникшие в результате различных деформаций (например, в ходе усадки породы) (рис. 38).

Кроме того, на принадлежность массового материала удоканий к метакристаллам указывают такие признаки, как четкие, в ряде случаев идеально ограненные кристаллические очертания в виде удлиненных (шестоватых) тетрагональных призм у находок из местонахождений Бутун, Икабья,

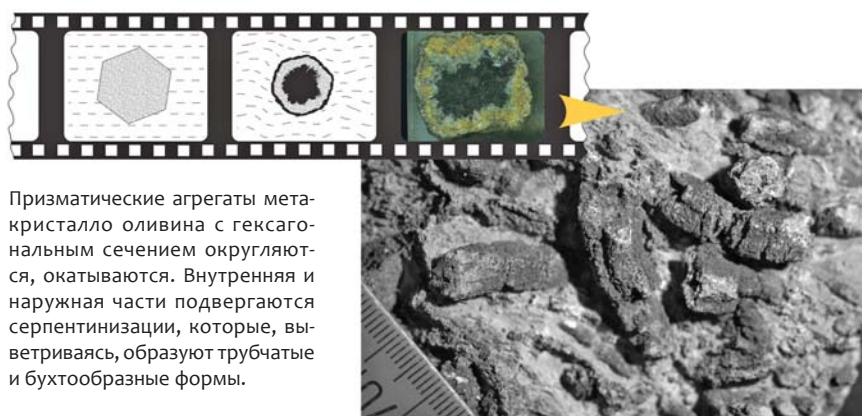
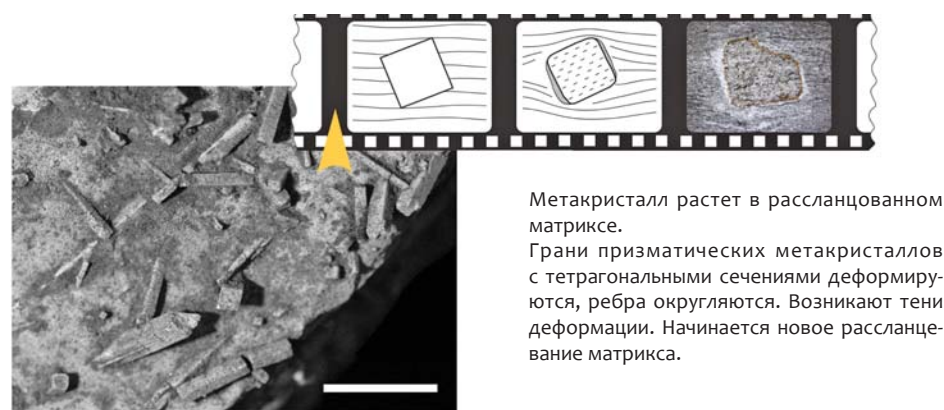


Рис. 38. Модель образования метакристалла удокании.

Талакан и Кличка (рис. 38). На некоторых образцах присутствуют проросшие друг сквозь друга и прилегающие вплитку удокании, отсутствует закономерная ориентировка во вмещающей породе, нередко экземпляры располагаются вкрест слоистости. Внутри удоканий и в оторочке часто присутствуют включения минералов матрикса, что характерно для метакристаллов. Наличие короны (оторочки) вокруг удоканий может свидетельст-

вовать об отеснении во время роста кристалла ранее образовавшихся зерен других минералов (например сульфидов) и последующем их скоплении на границе кристалла и вмещающей породы. Еще одна интересная особенность метакристаллов из удоканской серии – взаимоотношение со «слоистостью». При ближайшем рассмотрении оказалось, что «слоистость» на самом деле не осадочного происхождения, а образовалась в результате

метаморфизма (начальная стадия рассланцевания породы). В некоторых случаях обнаружен «захват» рассланцованной породы футляро- и бухтообразными метакристаллами. Следовательно, образование метакристаллов (удоканий) происходило в процессе метаморфизма. **Таким образом, с позиций представлений о метакристаллах можно объяснить все признаки, которые обычно приводятся в качестве аргументов в пользу биогенной природы удоканий. Цилиндрические минерализованные образования *Udokania* возрастом 1,9 млрд лет из Северного Забайкалья как массовый материал представляют собой вовсе не остатки древнейших многоклеточных, а метакристаллы лавсонита (*U. problematica*) и метакристаллические агрегаты оливина (*U. leitesi*), подвергшиеся микродеформациям. Следовательно, в геологической летописи, по крайней мере из удоканской биоты, в настоящее время не описаны достоверные свидетельства существования настоящих многоклеточных²⁰, за исключением отдельных удоканиеподобных находок, нуждающихся в переизучении.**

С поздним вендом связаны важнейшие морфологические и экологические инновации, связанные с появлением организмов крупного размерного класса. По всей вероятности, в таких экосистемах макроводоросли (макрофиты) играли такую же важную роль, как и в современных, продуцируя первичную органику и конструируя экониши в мелководных экосистемах и экспортируясь в виде детрита в глубоководные, приливно-отливные и наземные обстановки. В результате обобщения результатов многолетних оригинальных работ, проведенных в рамках проекта «Происхождение и эволюция биосферы», и литературных данных **впервые установлена периодизация в эволюции вендских макрофитов. В позднем венде выделяются три различных комплекса уплощенных органостенных макроостатков, отражающие основные этапы развития макроводорослевых биот: редкинский, хатыспытский и котлинский.** История вендской макроводорослевой биоты реконструируется по пяти наиболее представительным местонахождениям уплощенных органостенных макроостатков. Местонахождение с наиболее древними остатками находится в Южном Китае и

приурочено к нижней части формации Доушаньто (599,3 ± 4,2 млн лет). Второе местонахождение²¹ связано с обнажением перевалокской свиты редкинского возраста (558 млн лет) в среднем течении р. Усьвы. Третье местонахождение приурочено к верхней части формации Доушаньто (551,1 ± 0,7 млн лет), обнаженной возле г. Миаохэ. Четвертое местонахождение уплощенных органостенных макроостатков обнаружено в долине р. Хорбусуонки Оленекского поднятия Сибири в хатыспытской свите донемакит-далдынского возраста²². Пятое местонахождение установлено в котлинских отложениях в Подольском Приднестровье (Украина, 551 ± 4 млн лет, что можно рассматривать как наилучшее приближение к возрасту нижней границы котлинского горизонта).

Редкинский этап эволюции макрофитов, отвечающий одноименному горизонту Восточно-Европейской платформы, отчетливо обособляется 560 млн лет назад: впервые появляются нитевидные формы с моноподиальным ветвлением (*Eoholynia*), ленты и слоевища, растет разнообразие трубчатых форм, увеличиваются размеры микробных колоний. Среди лент различаются плотные широкие гладкие (*Mezenia*), спирально-винтовые ленты с продольными складками и ленты с боковыми выростами. Среди талломных организмов в редкинское время появляются два новых типа слоевища: со складчатым лопастевидным краем и многослойные слоевища (*Archyfasma*). Трубчатые формы редкинского горизонта могут иметь грубую кольчатую структуру (*Saarina*), тонкую поперечную морщинистость либо гладкую поверхность. Кроме того, на редкинском этапе становления макрофитов появляются спирально свернутые пучки нитей (*Liulingjitaenia*) и дисковидные микробные колонии (*Cyclomedusa*).

В составе комплекса уплощенных органостенных макроостатков четко диагностируются по крайней мере четыре группы ископаемых организмов: талломные грибоподобные организмы, макроводоросли, многоклеточные трихомы и микробные колонии. Группа

²¹ Изучено в ходе работ в рамках Подпрограммы II Программы № 25 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» в 2007 г.

²² Изучено в ходе работ в рамках Подпрограммы II Программы № 18 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» в 2008 г.

²⁰ Ср. Направление 3.1.

талломных грибоподобных организмов представлена уплощенными булавовидными остатками Longfengshania. Группа макроводорослей объединяет несколько морфологических разновидностей, в том числе трубчатые формы с тонкой кольчатой структурой Protoarenicola; уплощенные слоевища с лопастевидным краем; плотные лентовидные формы Mezenia; спирально свернутые пучки нитей Liulingjitaenia. Группа многоклеточных трихомов бактерий представлена плоскостриальными формами Grypania. Группа микробиальных колоний объединяет эллиптические остатки Tawuia, сферические остатки Beltanelloides и уплощенные дисковидные остатки Cyclomedusa.

Хатыспытский этап выделяется впервые и объединяет китайский (миаохенский) и сибирский (хатыспытский) комплексы. Оба комплекса имеют близкий возраст, и для обоих характерно наличие морфологически сложных форм. Например, миаохенский комплекс – формы ветвления, такие, как Doushantuophyton, Anomalophyton и др.; формы в виде слоевища, от которого отходят ризоидные структуры, такие, как Vasculiphysa. Хатыспытский комплекс – напоминающие органы прикрепления структуры, связанные между собой столонами в стелющиеся колонии; уплощенные бананообразные тела, пузыревидные тела, цилиндрические оболочки с кольчатым строением, многорядные нити с псевдоветвлением, нити и ленты с различными продольными и поперечными структурами, языкообразные остатки с органами прикрепления)²³. Хотя среди перечисленных форм можно выделить общие (близкие таксоны?)²² для миаохенского и хатыспытского комплексов, тем не менее, оба комплекса достаточно сильно отличаются друг от друга. **В миаохенском комплексе все остатки имеют маленькие размеры, редко превышающие 50 × 50 мм. Хатыспытский комплекс содержит как мелкие остатки, например, нити шириной около 0,3–0,5 мм и длиной до 100 мм, так и гигантские остатки до 3 м в длину при ширине 100–150 мм.** Различия между миаохенским и хатыспытским комплексами могут быть вызваны разными условиями обитания макрофитов. Следует отметить, что в составе китайско-сибирского комплекса встречаются почти все таксоны беломорско-уральского комплекса.

²³ Материал находится в процессе классификации.

Котлинский этап охарактеризован ископаемой вендотениевой флорой из отложений каниловской серии Подолии и люблинской серии Польши возрастом моложе 551 ± 4,0 млн лет. В составе комплекса описаны Vendotenia, Tyrasotaenia, Dvinia, Eoholynia, сохраняющиеся в виде лент шириной до 3 мм и длиной до 100 мм. Обычно остатки встречаются в большом количестве, обильно покрывая поверхность пород (до 60 % площади). Кроме Восточно-Европейской платформы, остатки вендотенид известны в Намибии из отложений с возрастом 548–542 млн лет. **В этом стратиграфическом интервале не встречены формы из двух более древних вышеуказанных комплексов.**

Обращает на себя внимание морфологическое сходство некоторых представителей уплощенных поздневендских органостенных макроостатков и органостенных микрофоссилий протерозойского возраста. Например, уплощенные спирально свернутые формы Grypania являются увеличенной в размерах репликой протерозойских плоскостриальных микрофоссилий Glomovertella, которые интерпретируются различными исследователями как остатки бактериального трихома. В качестве другого примера можно привести уплощенные булавовидные макроостатки Longfengshania, похожие по плану строения на протерозойские булавовидные микрофоссилии Caudosphaera, которые в настоящее время интерпретируются как спорангии грибоподобных организмов. На материале из перевалокской свиты Урала удалось показать, что «ножка» Longfengshania, как и у Caudosphaera, состоит из пучка нитей. Уплощенные лентовидные остатки с боковым полусферическим менее плотным выростом напоминают увеличенные реплики позднепротерозойских микрофоссилий Vanavarataenia, которые рассматриваются как спорангии грибоподобных организмов. Нитевидные и лентовидные остатки с продольной структурой, относящиеся к группе вендотенид, и цилиндрические оболочки с кольчатым строением похожи на увеличенные трихомы бактерий. **Сходство макрофоссилий с микрофоссилиями показывает, что наблюдаемое в верхнем венде «взрывообразное» увеличение размеров уплощенных органостенных макроостатков лишь частично сопровождалось усложнением морфологического плана строения. В ряде случаев можно предполагать простое изометричное увеличение размеров**

микроскопических планов строения. При таком подходе плоскостепиальные *Gyrodinium* можно интерпретировать как гигантские многоклеточные трихомы бактерий, прямые лентовидные остатки с продольной структурой – как гигантские трихомы бактерий. В позднем венде также отмечается увеличение размеров микробных колоний, макроскопические остатки которых часто принимают за отпечатки медуз и органов прикрепления многоклеточных организмов. **Все вышесказанное позволяет выдвинуть гипотезу о том, что в позднем венде таксоны, ныне представленные одноклеточными прокариотами и их колониями, могли формировать многоклеточные и/или синцитиальные агрегаты (организмы?) огромных размеров либо вследствие адаптации к необычным экологическим условиям, либо вследствие появления у них уровня организации, позволившего преодолеть барьеры, связанные с организацией прокариотической клетки и прокариотического генома²⁴.**

В эволюции макроводородослевой биоты в позднем венде можно выделить три основные тенденции: а) появление новых планов строения многоклеточных эвкариот (*Mezenia*, *Liulingjitaenia* и др.); б) изометричное увеличение размеров одноклеточных эвкариот (с приобретением синцитиальной организации?) без усложнения их плана строения (булавовидные *Longfengshania* и лентовидные остатки с боковым выростом мож-

но интерпретировать как гигантские спорангии талломных грибоподобных организмов); в) увеличение размеров трихомов прокариот (*Gyrodinium*, широкие ленты с четкой продольной структурой) и микробных колоний (*Tawuia*, *Beltanelloides*, *Cyclomedusa*) без усложнения организации²⁵.

Следует отметить, что резкое увеличение размеров и морфологического разнообразия органостенных макроостатков в редкинском горизонте сопровождается резким сокращением разнообразия органостенных микрофоссилий. Снижение разнообразия фитопланктона в позднем венде можно связать с появлением многоклеточных животных и рассматривать как следствие выедания фитопланктона зоопланктоном. Однако не исключена вероятность того, что сокращение разнообразия микроорганизмов связано с увеличением их размеров и переходом в разряд макрофитов.

Таким образом, изучено уникальное местонахождение мумифицированных остатков древнейших макроскопических организмов возрастом 555 млн лет из Арктической Сибири. Показано, что среди них наряду с макроводородослями представлены гигантских размеров микробные колонии и формы, напоминающие увеличенные реплики протистов. Дальнейшее развитие получила гипотеза, согласно которой различные группы прокариот и протистов в позднем венде могли формировать агрегаты (организмы) огромных размеров вследствие адаптации к необычным экологическим условиям и появления нового уровня организации, позволивших преодолеть физиологический барьер (обусловленный, в частности, биоэнергетикой клетки) и перейти в разряд макроорганизмов без усложнения плана строения.

2.12. В ходе реализации проекта «Эволюция палеозойской бентосной и пелагической биоты шельфовых и океанических бассейнов в связи с изменениями геодинамических и палеогеографических обстановок» (рук. д.г.-м.н. Н.В. Сенников и чл.-корр. РАН А.В. Каныгин, ИНГиГ СО РАН) проведено изучение биоразнообразия и закономерностей эволюции бентосных и пелагических групп в мелководных и глубоководных обстановках палеозойских бассейнов

²⁴ Современные прокариоты также способны формировать многоклеточные макроскопические агрегаты – биопленки и маты (см. Направление 3), в которых организмы разных видов объединены симбиотрофно (за счет обмена метаболитами), информационно (за счет обмена сигнальными молекулами и горизонтального переноса генов) и топически (единым органо-минеральным матриксом). Однако, такие макроагрегаты (в отличие от предполагаемых вендских) не имеют собственной формы, не являются потомками отдельной клетки и неспособны к размножению как целое, что не позволяет считать их многоклеточными организмами. Среди современных прокариот многоклеточными можно считать лишь цианобактерий, чьи трихомы (остающиеся в рамках малого размерного класса) являются потомками отдельной клетки, имеют характерную форму, в ряде случаев способны к движению, формируют долгоживущие терминально дифференцированные клетки (гетероцисты) и гормогонии, являющиеся органом размножения и расселения трихома. Прочие многоклеточные агрегаты прокариот либо не являются потомками отдельной клетки, либо существуют кратковременно, причем за время существования деление клеток в них подавлено. Полногеномные данные свидетельствуют, что для обслуживания многоклеточности необходимо порядка 1000 генов, что закрывает этот путь эволюции для многих прокариот с малыми геномами. Увеличение же размеров генома требует, минимум, качественных изменений как в компактизации генетического материала, так и в регуляции экспрессии генов.

²⁵ Ср. Направление 2.13, отчет акад. А.Э. Конторович, чл.-корр. РАН В.А. Каширцев, ИНГиГ СО РАН.

юга Сибири – Алтае-Салаирском, Минусинском и Тувинском – на фоне изменения геодинамики, палеогеографии и палеомагнетизма. В конце венда у пелагической биоты была **«примитивная» (по числу элементов и их взаимосвязей) структура – исключительно продуценты:** бактерии, водоросли (фитопланктон) и фитопланктонные представители «сборной» группы акритарх (рис. 39). На границе венд/кембрий сложилась **«простая» структура** пелагической биоты – к бактериально-водорослево-акритарховой продуцентной составляющей впервые добавились **первичные консументы** – радиолярии (микрзоопланктон), а также зоопланктонные представители акритарх. **Наиболее древние раннекембрийские представители радиолярий найдены на Горном Алтае. В других регионах мира самые ранние находки радиолярий датированы средним-поздним кембрием.**

Переход от «простой» структуры пелагических биот к **«средней» структуре** произошел в позднем кембрии с появлением **первого макронектона – конодонтов, являющихся вторичными консументами (рис. 39).** На Алтае их палеобиота встречена вместе с радиоляриями в глубоководных кремнистых образованиях океанического генезиса, **что свидетельствует о том, что пелагическая биота уже в позднем кембрии заняла экологические ниши как в шельфовых, так и в океанических бассейнах.** В позднем кембрии появились и первые представители макронектонных вторичных консументов: а) наутилоидеи; б) бесчелюстные. Однако они вели придонный некто-бентосный образ жизни и кардинально не изменили характер структуры пелагической биоты.

На границе кембрий/ордовик произошел переход от «средней» структуры пелагической биоты к **«сложной» структуре – появился первый микрзоопланктон (граптолиты) (рис. 39).** На уровне границы тремадок/арениг на Горном Алтае фиксируется усложнение структуры первичных консументов – появление хитинозой, которых условно относят к микрзоопланктону (в других районах мира хитинозой появились с середины тремадока). **Таким образом, трансформация «сложной» структуры пелагической биоты началась уже в тремадоке и отразилась на структуре первичных микрпланктонных и вторичных макропланктонных консументов.**

Такое преобразование привело к возникновению среди продуцентов (микрофитопланктонные акритархи) и первичных консументов (микрзоопланктонные хитинозой и макрозоопланктонные граптолиты) попарных симбиотических связей: акритархи-хитинозой (эпойкия – форма симбиоза, при которой более мелкие организмы живут на поверхности более крупных, но питаются самостоятельно), акритархи-граптолиты (эпойкия), хитинозой-граптолиты (комменсализм).

«Совершенная» (по сложности) структура пелагической биоты сформировалась в позднем ордовике при изменениях в структуре вторичных нектонных консументов: а) с усложнением структуры придонного макронектона (некто-бентоса) – появление телодонтов; б) с появлением настоящего активного нектона – единичные виды бесчелюстных (рис. 39). В раннем силуре (лландовери) структура макронектона пополнилась рыбами: хрящевыми, акантодами, костными, освоившими всю водную толщу и тентакулитами (придонный макронектон); произошел переход некоторых представителей типичного зообентоса к нектонному образу жизни (остракоды-энтомозоиды). В лудлове появляются плакодермы, однако на юге Сибири они известны только с эмса (Салаир). В конце силура фиксируется усложнение структуры нектона (появление ныне существующих наутилоид). Ранний девон характеризуется: а) усложнением структуры нектона – появлением агониатитов и эласмобранхий (класс хрящевые); б) упрощением структуры зоопланктона (вымирание планктонных граптолитов). Средний девон: усложнение структуры макронектона – появление гониатитов. Поздний девон: а) упрощение структуры придонного макронектона (вымирание гетеростраков, телодонтов и остеростраков, вымирание тентакулитов и всех раннесреднепалеозойских отрядов наутилоидей); б) упрощение структуры продуцентов (вымирание хитинозой); в) изменение структуры макронектона (появление и вымирание клименид). В раннем карбоне произошло упрощение структуры макронектона – вымирание плакодерм. В середине карбона резко сократилось родовое и видовое разнообразие фитопланктонных продуцентов – акритарх. **Таким образом, на протяжении палеозоя в сформировавшейся «совершенной», но динамически развивающейся структуре пелагической биоты происхо-**

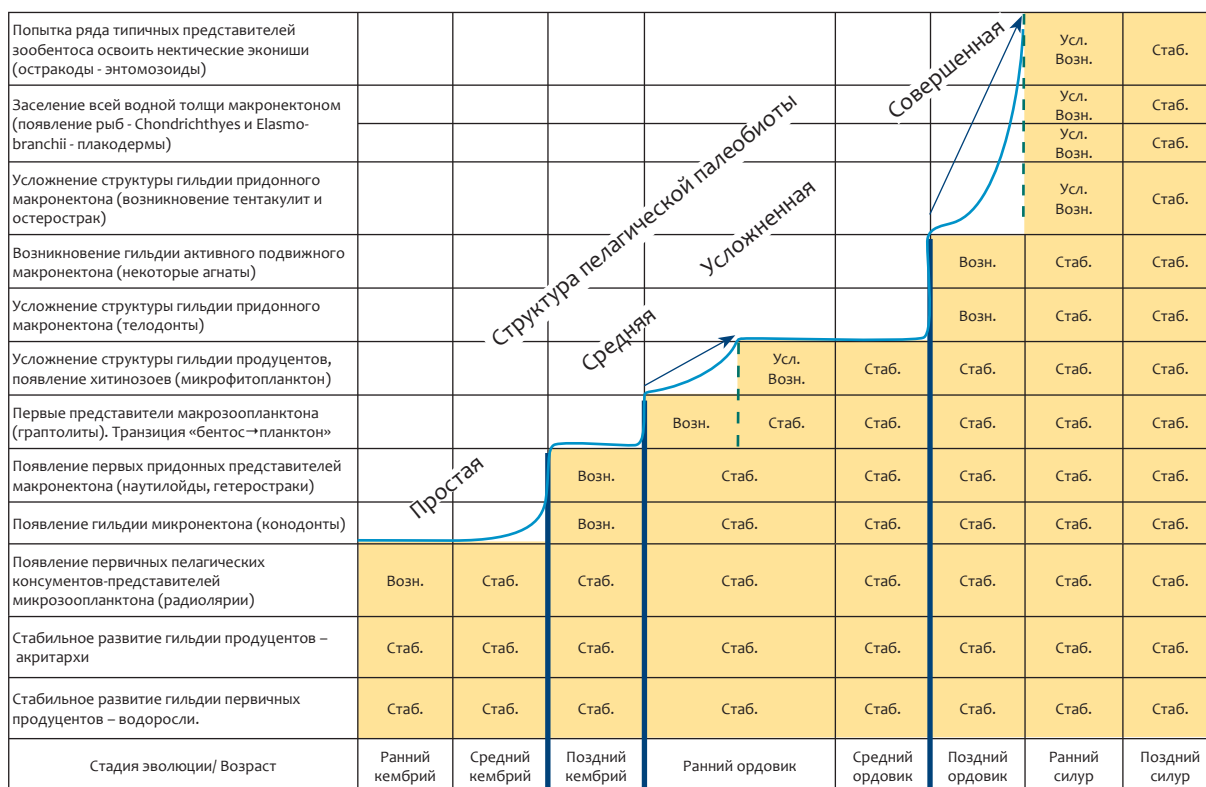


Рис. 39. Этапы развития пелагической биоты в раннем палеозое. Возн. – возникновение; Усл. – усложнение; стаб – стабилизация.

дили только замещения (часто в сочетании с дополнением) среди элементов вторичных консументов, т. е. вымирание (в том числе в конкурентной борьбе) части пелагических групп компенсировалось появлением (как правило, освоение новых экологических ниш и новых пищевых ресурсов) других пелагических групп, диверсификация в которых позволяла освоить ряд новых близких экологических ниш (дополнения). **Эволюционировавшая как единая экоцентрическая система познеордовикская «совершенная» пелагическая биота на основе трофических взаимоотношений контролировала (лимитировала или активизировала) развитие бентосных сообществ. Абиотические изменения среды оказывали свое позитивное или негативное воздействие на бентосные сообщества опосредованно, через вызванные ими изменения в структуре и строении пелагической компоненты.**

Проведен сравнительный анализ таксономического разнообразия граптолитовых сообществ. На одних и тех же хроностратиграфических

уровнях Алтайского и Салаирского ордовикских бассейнов, относимых к одной общей шельфовой акватории, выявлены значительные отличия как в общем видовом разнообразии, так и в видовом разнообразии одноименных родов, например, многочисленные виды рода *Isograptus Moberg* в разрезах Алтая и единичные виды в составе этого рода на Салаире (см. рис. 40, 41). Причиной этого может быть гетерогенность континентальной коры в районе Алтае-Салаирской ордовикской акватории и, как следствие, различающиеся истории и направленности развития Алтайского и Салаирского палеобассейнов. Сравнение динамики таксономического разнообразия ордовикских граптолитовых сообществ Алтайского и Салаирского бассейнов с глобальной кривой вариаций таксономического разнообразия граптолитов показало, что максимумы (в меньшей степени минимумы) таксономического разнообразия алтайской граптолитовой палеобиоты четко коррелируются с аналогичными пиками на глобальном тренде, а изменение таксономи-

Система	Ордовик								
	нижний	фломан	средний						
			дапингиан	ларвиниан					
		тремадок	тремадок	арениг	агшгилл				
Юрус МСШ	Юрус ОСШ	Юрус МСШ	Юрус ОСШ	Юрус МСШ	Юрус ОСШ				
Зональные граптолитовые подразделения Горного Алтая (Sennikov et al., 2008; Буколова, 2009 с уточнениями)					Зональные граптолитовые подразделения Салаира (Сенников, 1996 с уточнениями)				
<i>N. persculptus</i>					<i>N. persculptus</i>				
<i>C. supernus</i>		<i>D. ornatus</i>			(Слои с <i>Climacograptus? mimyensis</i>)				
<i>O. quadrimucronatus</i>		<i>C. supernus</i>			Граптолиты отсутствуют				
<i>M. multidentis / C. wilsoni</i>		<i>P. linearis</i>			(Слои с <i>Orthograptus ex. gr. quadrimucronatus</i>)				
<i>N. gracilis / A. serratulus</i>		<i>E. caudatus</i>			Граптолиты отсутствуют				
<i>H. teretiusculus</i>		<i>C. bicomis</i>			<i>H. teretiusculus</i>				
<i>E. jakovlevi / P. coelatus</i>		<i>C. wilsoni</i>			<i>E. jakovlevi / D. geminus</i>				
<i>E. balhaschensis / E. kirgisticus</i>		<i>C. peltifer / C. antiquus lineatus</i>			<i>E. balhaschensis / E. kirgisticus</i>				
<i>U. dentatus</i>		<i>U. sinodontatus / Cardiograptus</i>			<i>E. sparsus</i>				
<i>U. austrodentatus</i>		<i>I. caduceus imitatus</i>			<i>I. gibberulus</i>				
<i>E. hirundo</i>		<i>I. gibberulus</i>			<i>E. broggeri</i>				
<i>P. angustifolius elongatus / E. broggeri</i>		<i>P. densus</i>			<i>P. densus</i>				
<i>P. densus</i>		<i>A. balticus</i>			Граптолиты отсутствуют				
<i>T. approximatus</i>		?			Граптолиты отсутствуют				
<i>T. osloensis / A. hyperboreus</i>		<i>C. tenellus / K. kiaeri</i>			Слои с <i>Dictyonema, Dendrograptus, Callograptus</i>				
Граптолиты отсутствуют		Граптолиты отсутствуют			Граптолиты отсутствуют				

Рис. 40. Сравнение ордовикских зональных граптолитовых подразделений, отражающих специфику динамики разнообразия граптолитовых сообществ палеобассейнов Горного Алтая и Салаира.

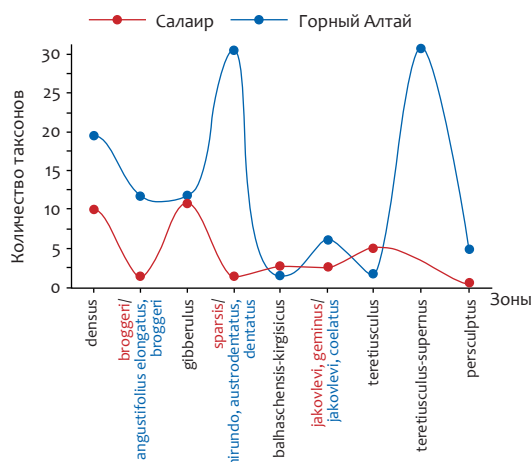


Рис. 41. График динамики разнообразия нижне-среднеордовикских граптолитов Горного Алтая и Салаира.

ческого разнообразия салаирской граптолитовой палеобиоты отражает значительное влияние региональных факторов.

Проанализированы калиброванные по эмским (ранний девон) конодонтовым зонам уровни появления и исчезновения из сибирских и среднеазиатских разрезов характерных, широко географически распространенных, доминирующих в разрезах видов брахиопод (рис. 42). Установлены виды с более продолжительным существованием в тьянь-шаньских разрезах и виды, более продолжительно существовавшие в салаирских разрезах, что может объясняться относительной стабильностью (различные карбонаты) фациальных обстановок в эмсе Тянь-Шаня и последовательным чередованием многообразных фациальных обстановок Салаирского эмского бассейна. Также оказывают свое специфическое влияние в каждом из палеобассейнов и конкурентные взаимоотношения с другими таксонами брахиопод и другими бентосными группами фауны. При этом явление рекурренции на Салаире пока не зафиксировано – «вторичное» появление в разрезах сходных фациальных условий на более высоком уровне не приводит к повторному «появлению» в разрезах какого-либо из «исчезнувших» таксонов брахиопод, в то время как такой вид продолжал существовать в Тянь-Шаньском палеобассейне на этом и более поздних хроностратиграфических рубежах. Взамен такого исчезнувшего вида в разрезах эмса Салаира появляются другие эндемичные виды.

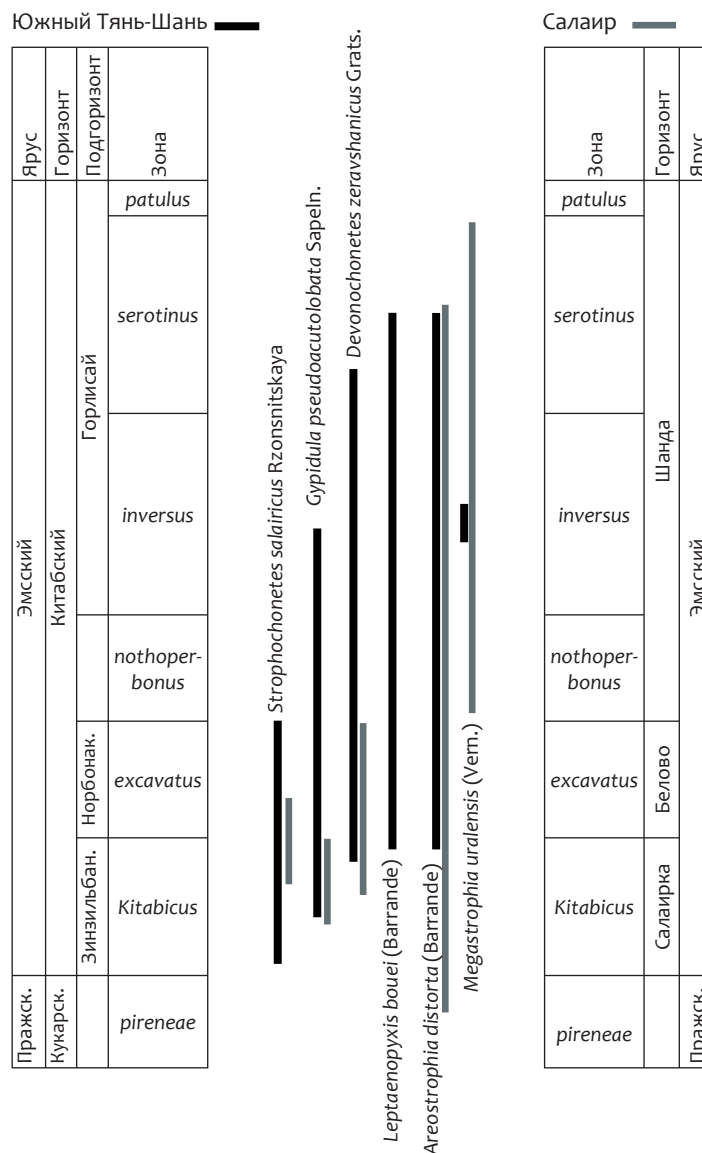
Выявлены строение и различия в составе фаунистических бентосных и пелагических групп средне-позднедевонских и раннекарбонатовых терригенно-карбонатных и карбонатных стратонев в фундаменте центральной части Западно-Сибирской геосинеклизы. Фациально различные одновозрастные герасимовская («рифидные» фации) и чузыкская («депресссионные» фации) свиты среднего девона фундамента Западно-Сибирской геосинеклизы отвечают модели формирования резко асимметричного «каркасного рифа» с крутой тыловой частью, обращенной в сторону «депресссионной» зоны, и более по-

Рис. 42. Стратиграфическое распространение общих видов брахиопод эмского яруса в разрезах Салаира и Южного Тянь-Шаня.

логой фронтальной в сторону «предрифовых» акваторий. Строение позднедевонских фациально различных лугинецкой («рифонидные» фацции) и чагинской («зарифовые» фацции) свит соответствует модели «бескаркасного рифа» («илового холма»). Строение раннекарбонových фациально различных табаганской («рифонидная» и «межрифовая» фацции) и кехорегской («зарифовые» фацции) свит – модели «каркасного рифа» со слабо выраженной асимметрией углов наклона склонов²⁶.

Фаунистические сообщества среднедевонской чузикской свиты отличаются от сообществ ее возрастного аналога герасимовской свиты полным отсутствием «рифостроителей», малым числом групп «рифоллюбов» и пелагических обитателей. Среди отмеченных групп в чузикской свите наибольшее видовое разнообразие принадлежит фораминиферам (более 20 видов). Фаунистические сообщества позднедевонской лугинецкой свиты отличаются от фаунистических сообществ ее возрастного аналога чагинской свиты присутствием: а) бентосных групп – водорослей (11 видов в составе 7 родов), строматопорат, брахиопод; б) пелагических групп – хитиновой, акритарх, конодонтов, а также единичных радиолярий.

²⁶ Ср. Направление 2.8 отчет межинститутской группы С.В. Рожнова–Г.А. Заварзина.



Фораминиферы, представленные в лугинецкой свите 105 видами в составе более 20 родов, в чагинской свите крайне редки. В разрезах чагинской свиты, кроме фораминифер, установлены пелагические группы: тентакулиты, конодонты, радиолярии (до пороодообразующих) и бентосные остракоды. Фаунистические сообщества раннекарбоновой кехорегской свиты отличаются от фаунистических сообществ ее возрастного аналога табаганской свиты следующим: отсутствием групп рифостроителей: табулят, ругоз, строматопорат; 2) отсутствием в составе комплексов остракод видов рифоллюбов; 3) бедным таксономическим составом комплексов фораминифер (в 5 раз меньшее количество родов и в 10 раз меньшее количество видов); 4) отсутствием пелагических групп: тентакулитов, радиолярий; 5) отсутствием организмов с кремнистым скелетом: губок, радиолярий; 6) присутствием остатков растений.

Выявлены специфические особенности таксономического состава позднедевонских конодонтов в регионах Западной

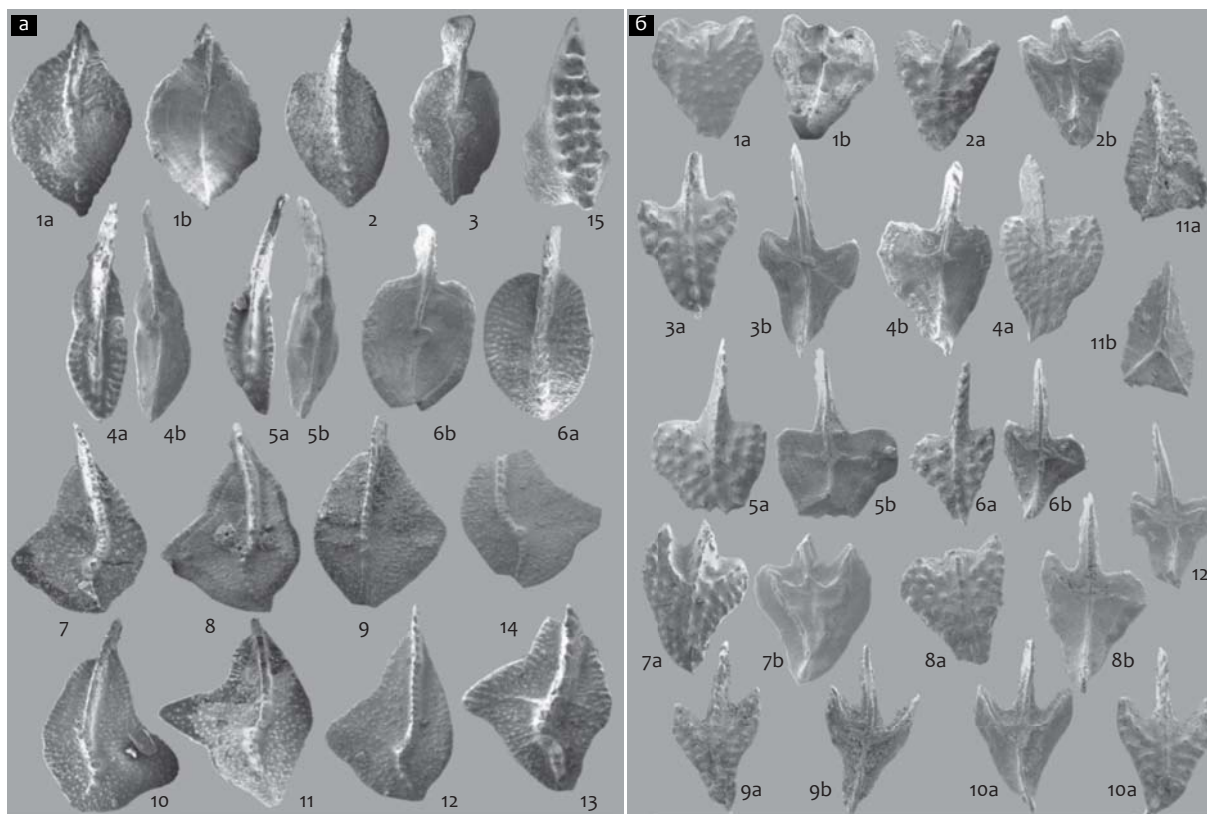


Рис. 43. Позднедевонские конодонты Западной Сибири.

(а): 1 – *Mesotaxis falsiovalis* Sandberg, Ziegler et Bultynck; 2, 3 – *Klapperina ovalis* (Ziegler et Klapper); 4 – *Polygnathus uchtensis* Ovnatanova et Kononova; 5 – *Polygnathus decorosus* Stauffer; 6 – *Klapperina unilabius* (Huddle); 7, 8 и 10 – *Palmatolepis jamieae* Ziegler et Sandberg; 9 – *Palmatolepis transitans* Müller; 11–14 – *Palmatolepis hassi* Müller et Müller; 15 – *Icriodus symmetricus* Branson et Mehl.

(б): 1, 6 и 8 – *Ancyrodella alata* Glenister et Klapper; 2, 3 и 12 – *Ancyrodella rugosa* Branson et Mehl; 4, 5 – *Ancyrodella rotundiloba* (Bryant); 7, 9 и 10 – *Ancyrodella gigas* Youngquist; фиг. 11 – *Ancyroides* sp.

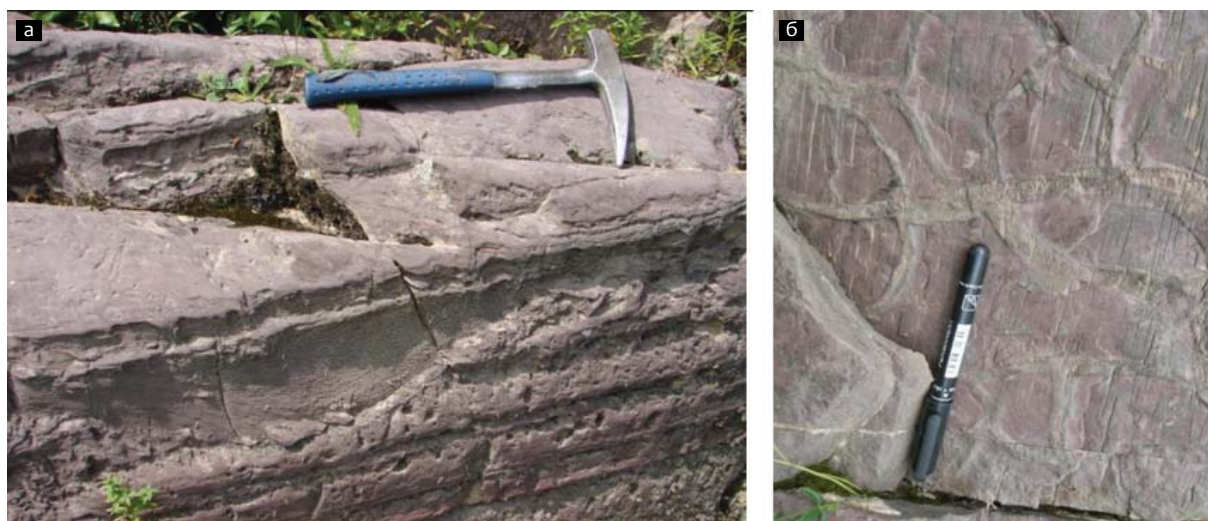


Рис. 44. Текстурные особенности позднеордовикских пород чебоксарской свиты

в северо-восточной части Горного Алтая.

а – «промоины», б – трещины усыхания.

Сибири – Рудном Алтае, юго-восточной части Горного Алтая, северо-западной окраине Кузнецкого бассейна, в центральной и северо-западных частях фундамента Западно-Сибирской геосинеклизы (рис. 43). Наибольшее разнообразие франских конодонтов, характеризующих всю зональную последовательность франского яруса (с зоны *falsiovalis* по зону *linguiformis*), установлено в Рудном Алтае. На северо-западной окраине Кузбасса по левому и правому берегам р. Томь представлена непрерывная последовательность франского и нижней части фаменского ярусов верхнего девона. Франская и низы фаменской ассоциации конодонтов относятся к так называемой «мелководной биофации». Она представлена таксонами родов *Polygnathus* и *Icriodus* и единичными *Palmatolepis*, *Ancyrodella*, *Ancyrognathus*, *Polylophodonta* и *Belodella*. Отчетливо фиксируемое изменение разнообразия и плотности палеопопуляций конодонтов установлено в низах митихинских слоев нижнего фамена (зона *crepida*). На этом уровне резко возрастает таксономическое разнообразие родов *Palmatolepis* и *Polygnathus*, а также их количественное представительство (сотни экземпляров элементов/кг образца). **Увеличение таксономического разнообразия в составе рода *Palmatolepis* свидетельствует о масштабном изменении палеоусловий обитания конодонтов в бассейне Кузнецкого моря в сторону повышения глубины палеобассейна – появление так называемой «глубоководной биофации» конодонтов. Выявленный «взрыв» таксономического разнообразия конодонтов в низах митихинских слоев отвечает новому этапу «возрождения» («восстановления») этой группы организмов, которое после глобального вымирания на рубеже франа и фамена (событие Кельвассер) достигло первого максимума в интервале зон *Late triangularis* и *Early crepida* нижнего фамена.** На территории фундамента Западно-Сибирской геосинеклизы верхний девон охарактеризован конодонтами неравномерно, и их находки приурочены в основном к ее центральной части, вскрытой глубокими скважинами.

В рамках работ по второй задаче исследований – «анализ палеомагнитных данных и палеогеографических, палинспастических и геодинамических построений» – в 2010 г. получены следующие результаты:

а) в верхнем ордовике в северо-восточной части Горного Алтая выделяются гурьяновская (сероцветные конгломераты, песчаники, алевролиты, аргиллиты, прослой известняков) и чеборская (пестро-красноцветные песчаники, конгломераты, алевролиты, аргиллиты) свиты. В разрезах верхов гурьяновской свиты и в разрезах чеборской свиты выявлены текстуры, свидетельствующие о крайне мелководных условиях их накопления в морском ордовикском палеобассейне, – косяя слоистость, эрозионные карманы, «промоины» (рис. 44), волновая рябь, следы штормовой деятельности, водорослевые «закатыши», строматолиты и др.

В отличие от пород нижней части гурьяновской свиты, формировавшихся в условиях неглубокого шельфа ниже уровня волнового воздействия, породы верхней части гурьяновской свиты образовывались в условиях мелкого шельфа в зоне влияния регулярных волн. Породы чеборской свиты откладывались в экстремально мелководных условиях. **Таким образом, строение верхнеордовикских разрезов северо-восточной части Горного Алтая характеризуется отчетливо выраженной регрессивной направленностью развития: от средних глубин формирования нижней части гурьяновской свиты до экстремально мелководных прибрежно-морских (или лагунных) чеборской свиты. Такая направленность четко согласуется с глобальным регрессивным позднеордовикским трендом, выявленным по материалам крупных платформенных областей Земли, и отличается от трансгрессивного тренда, фиксирующегося в позднеордовикских разрезах западной, северо-западной и центральной частей Горного Алтая (рис. 45).**

Фаунистические комплексы брахиопод и остракод гурьяновской и чеборской свит характеризуются высоким уровнем эндемизма. Ряд обнаруженных новых таксонов брахиопод (*Glyptomena subgirvanensis* Sev., *Hesperorthis lebediensis* Sev., *Dactylogonia subgeniculata* Sev. и др.) встречаются только в северо-восточной части Горного Алтая, а другие являются региональными (алтайскими или алтае-салаирскими) эндемиками. В составе относительно богатого комплекса остракод гурьяновской свиты (18 родов) присутствуют 11 новых видов, пока не известных в остальных районах Алтая и в других регионах. Из ранее известных ви-



Рис. 45. Сравнение седиментационных кривых северо-западной и центральной (а) и северо-восточной (б) частей Горного Алтая.

дов только один вид – *Steusloffina cuneata* (Steus.) – является космополитным таксоном. Он известен в верхнем ордовике Балтоскандии, Гренландии, арктических районов Канады, Урала, Таймыра, Сибири. Вид *Longidorsa? baltica* Meidla был описан из верхнего ордовика Прибалтики. Другие ранее известные виды: *Grammolomatella valdari* V. Ivan. et Meln., *Leperditella* aff. *parvipunctata* V. Ivan. характерны для Восточного Таймыра и Сибирской платформы.

Впервые выявленные в гурьяновской свите комплексы конодонтов представлены таксонами *Belodina compressa* (Branson et Mehl), *Panderodus gracilis* (Branson et Mehl), *Phragmodus* cf. *Ph. undatus* Branson et Mehl, *Drepanoistodus suberectus* (Branson et Mehl), *Scandodus* sp. (см. рис. 46). Эти виды характерны для тепловодноморских и мелководных фаций верхнего ордовика (катийского яруса) мид-континентальной биогеографической провинции, к которой относится и Сибирская платформа.

Таким образом, северо-восточная часть Горного Алтая (именуемая как Уймено-Лебедская зона) в позднем ордовике представляла собой палеобассейн с отличными от других частей региона специфичными условиями осадконакопления и иным составом палеобиот.

Обобщены и дополнены палеомагнитные данные по нижнему палеозою Тувино-Монгольского региона. Установлено совпадение (в пределах ошибки палеомагнитных определений) палеомагнитных полюсов ордовикского возраста для Мугураксинского блока, Хемчигско-Систигхемской аккреционно-коллизонной зоны, Агардагской офиолитовой зоны, Сангиленского кристаллического блока, что свидетельствует о том, что указанные элементы Тувинской складчатой системы с этого времени составляли единую тектоническую структуру или Тувинский композиционный (составной) террейн. Палеомагнитные полюса Тувинского композиционного террейна обнаруживают существенные отличия от одновозрастных полюсов Сибирской платформы, что предполагает и различное пространственное положение и характер перемещения этих блоков относительно друг друга. Различия в положении палеомагнитных полюсов для позднекембрийских и раннеордовикских комплексов Тувинского композиционного террейна указывают на значительный ($87,4 \pm 11,1^\circ$) разворот этого блока по часовой стрелке в течение позднего кембрия–раннего ордовика, без существенного смещения по широте ($7,7 \pm 10,8^\circ$). Такой харак-

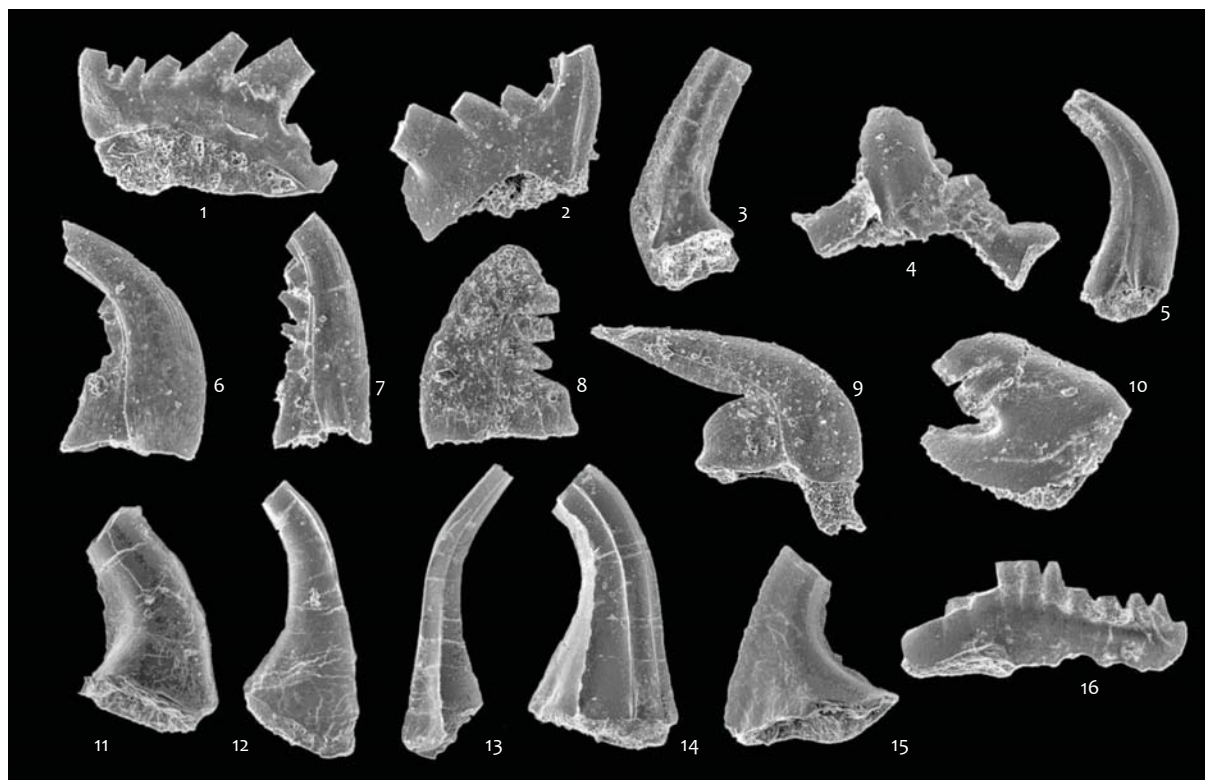


Рис. 46. Позднеордовикские конодонты гурьяновской свиты разреза «Лебедь» Горного Алтая. 1–4 – *Phragmodus undatus* Branson et Mehl; 5 – *Panderodus* cf. *P. gracilis* (Branson et Mehl); 6, 8 и 9 – *Belodina compressa* (Branson et Mehl); 7 – *Belodina* sp.; 10 – *Drepanoistodus suberectus* (Branson et Mehl); 11–15 – *Scandodus* sp.; 16 – *Aphelognathus* sp.

тер перемещения кардинально отличается от одновременной (500–440 млн лет назад) кинематики Сибирского континента, для которого общепринято постепенное смещение к экватору с разворотом против часовой стрелки. Для позднего кембрия широтное расстояние между Тувинским композиционным террейном и Сибирским континентом (в зависимости от выбора базовой ТКДП Сибири) составляет 17–22°, а относительный разворот блоков – 8–17°. В ордовикское время широтное расстояние между блоками сократилось до 3–13°, а разворот составил 69–86°.

Проведено сопоставление переломных рубежей в эволюции экосистем в двух крупнейших эпиконтинентальных палеобассейнах ордовикского периода, располагавшихся на Сибирской и Русской платформах. Проведен анализ таксономического состава и динамики изменений биоразнообразия четырех доминирующих групп фауны, существенно различавшихся по экологическим и хороволожеским характеристикам: трилобитов (преимущественно илоеды), брахиоподам

(донные фильтраторы), остракод (экологические универсалы с разнообразными типами питания), конодонтофорид (нектонные организмы-хищники). Сравнение таксономического состава этих основных компонентов биот показывает, что бентосные сообщества существенно различались в течение всего ордовикского периода. В сообществах трилобитов, остракод и брахиопод не установлено ни одного общего вида. В раннем ордовике (тремадок, арениг) нет также общих родов этих групп. На родовом уровне некоторое сходство в составе сообществ трилобитов и брахиопод начинает проявляться в среднем ордовике (с лланвирна). Из этих регионов описано 6 общих родов трилобитов и 5 родов брахиопод, но их стратиграфические диапазоны существенно различаются: на Сибирской платформе они встречаются только в волгинском горизонте (лланвирн), соответствующем начальной стадии крупной трансгрессии, а в Балтоскандии эти роды продолжали существовать до середины ашгилла. Еще более значительные различия установлены в таксоно-

мическом составе бентосных сообществ остракод, среди которых нет ни одного общего рода или даже семейства. **В это же время на примерах многих надежно диагностируемых таксонов остракод (в частности, видов с лопастным расчленением раковин) хорошо видна относительная синхронность фенотипических изменений в параллельных филогенетических линиях.** Такие однотипные фенотипические изменения в изолированных популяциях видов со сходной морфологической архитектурой в генетике получили название «мутационная мода», которая, безусловно, может проявляться только под влиянием глобальных факторов среды. Таксономическим выражением этой «моды» является наличие в параллельно развивающихся филолиниях видов-двойников, относящихся, например, на Сибирской платформе к семейству Cherskiellidae, а в Балтоскандии – к семейству Tetradellidae.

Автохтонный характер бентосных сообществ Сибирской и Русской платформ свидетельствует об их значительной палеогеографической разобщенности, особенно в раннем ордовике. **Появление общих родов трилобитов и брахиопод в пограничном интервале раннего и среднего ордовика может служить доказательством сближения этих палеобассейнов, что вполне согласуется с современными палинспатическими реконструкциями.** В жизненном цикле трилобитов и брахиопод имеется меропланктонная стадия развития, во время которой личинки способны преодолевать сравнительно небольшие океанические пространства и таким образом обеспечивать внедрение в сходные биотопы другого эпиконтинентального бассейна. Показательно, что в это же время в обоих палеобассейнах появляется большое количество общих родов и даже некоторых видов пелагических остракод (*Coelochilina*, *Eurychilina*, *Lassochilina*, *Sigmobolbina*, *Oepikella* и др.), которые доказывают установление миграционных связей между ними в пелагиали океана без существенных климатических барьеров.

Наиболее адекватное представление об общих тенденциях в развитии биот, их связи с глобальными экосистемными перестройками и эстатическими событиями дают графики изменения биоразнообразия, несмотря на некоторую условность их синхронизации. Типизация данных по двум регионам – Сибирской и Русской

платформам – проводилась по региональным стратиграфическим шкалам, а их сопоставление на основе прежнего британского стандарта ярусного расчленения ордовикской системы и деления ее на отделы в интерпретации Межведомственного стратиграфического комитета СССР–России. **Графики изменений биоразнообразия как в отдельно взятых группах фауны, так и в интегральном виде хорошо совпадают и удовлетворительно коррелируют с глобальными эстатическими событиями (рис. 47).**

Наиболее отчетливо коррелируют два максимума биоразнообразия бентосной фауны в среднем ордовике. Первый из них на Сибирской платформе приурочен к волгинскому горизонту, а в Балтоскандии – к трем подразделениям эстонской шкалы: азери, ласнамяги и ухаку. Второй пик на Сибирской платформе соответствует чертовскому и баксанскому горизонтам, а в Балтоскандии – кукрузе и хальяла. Оба максимальных пика биоразнообразия так же, как и другие, менее контрастные, совпадают с трансгрессивными фазами в развитии палеобассейнов, а минимумы биоразнообразия – регрессивными фазами. Относительная изохронность трансгрессивно-регрессивных событий и изменений биоразнообразия доминирующих групп фауны в разобщенных океаническом пространстве эпиконтинентальных палеобассейнах доказывает глобальный характер таких переломных рубежей. **Таким образом, данные по таксономическому составу и динамике изменений биоразнообразия четырех доминирующих групп фауны, несмотря на их существенные хронологические и экологические различия, непротиворечиво свидетельствуют о сходных тенденциях в развитии биот и постепенном изменении палеогеографических позиций палеобассейнов в течение ордовикского периода: от значительной пространственной и климатической разобщенности до сближения вблизи экватора.**

Рассмотрены четыре хроностратиграфических уровня развития рифогенных комплексов в Алтае-Салаирском палеобассейне (рис. 48). Общая длительность позднеордовикско-раннесилурийского этапа формирования карбонатных платформ в Алтае-Салаирском палеозойском бассейне составляла 35 млн лет. Продолжительность формирования крупных рифовых систем в составе

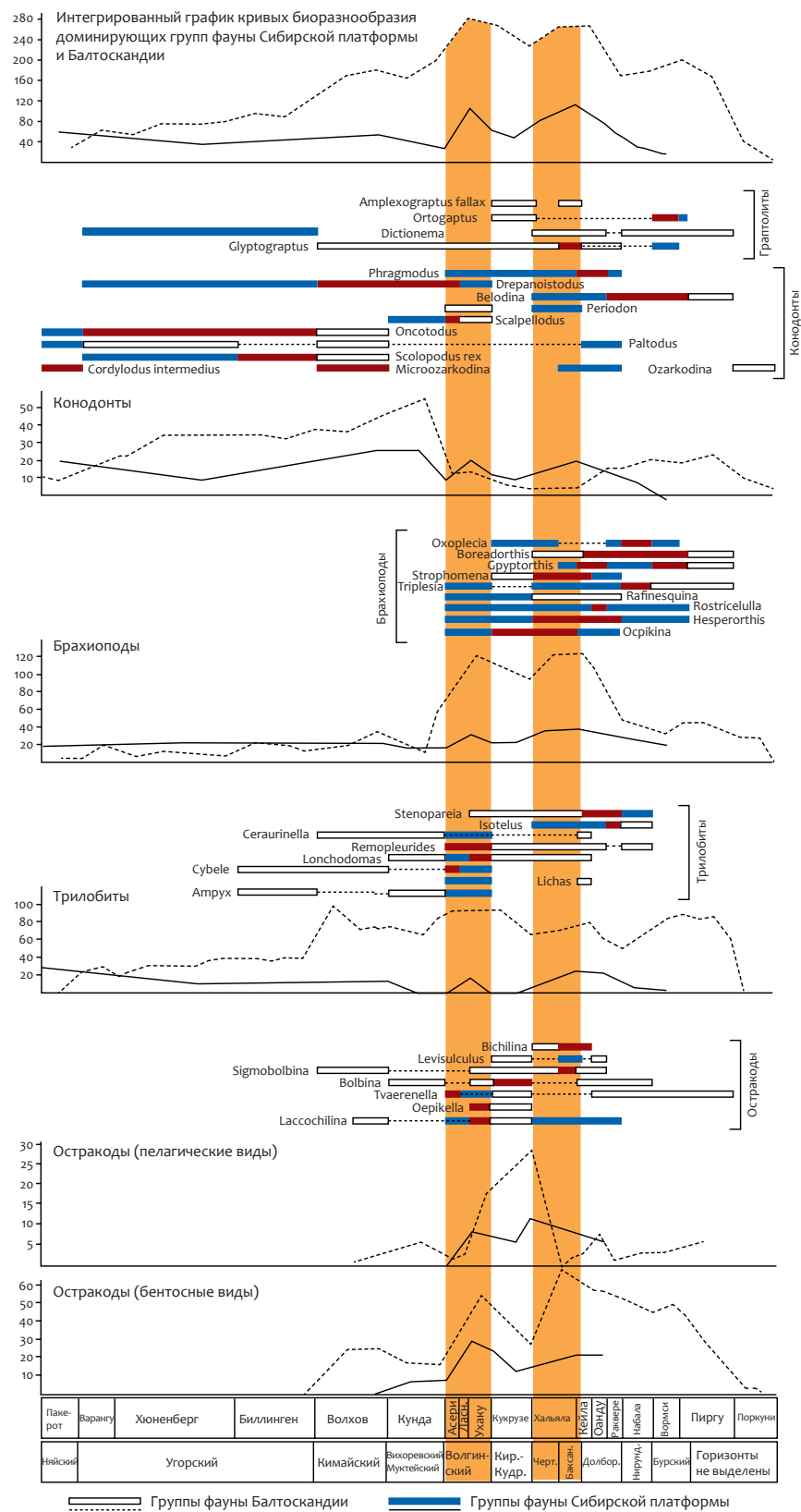


Рис. 47. Сравнительные диаграммы биодиверсификации групп фаун Сибирской платформы и Балтоскандии.

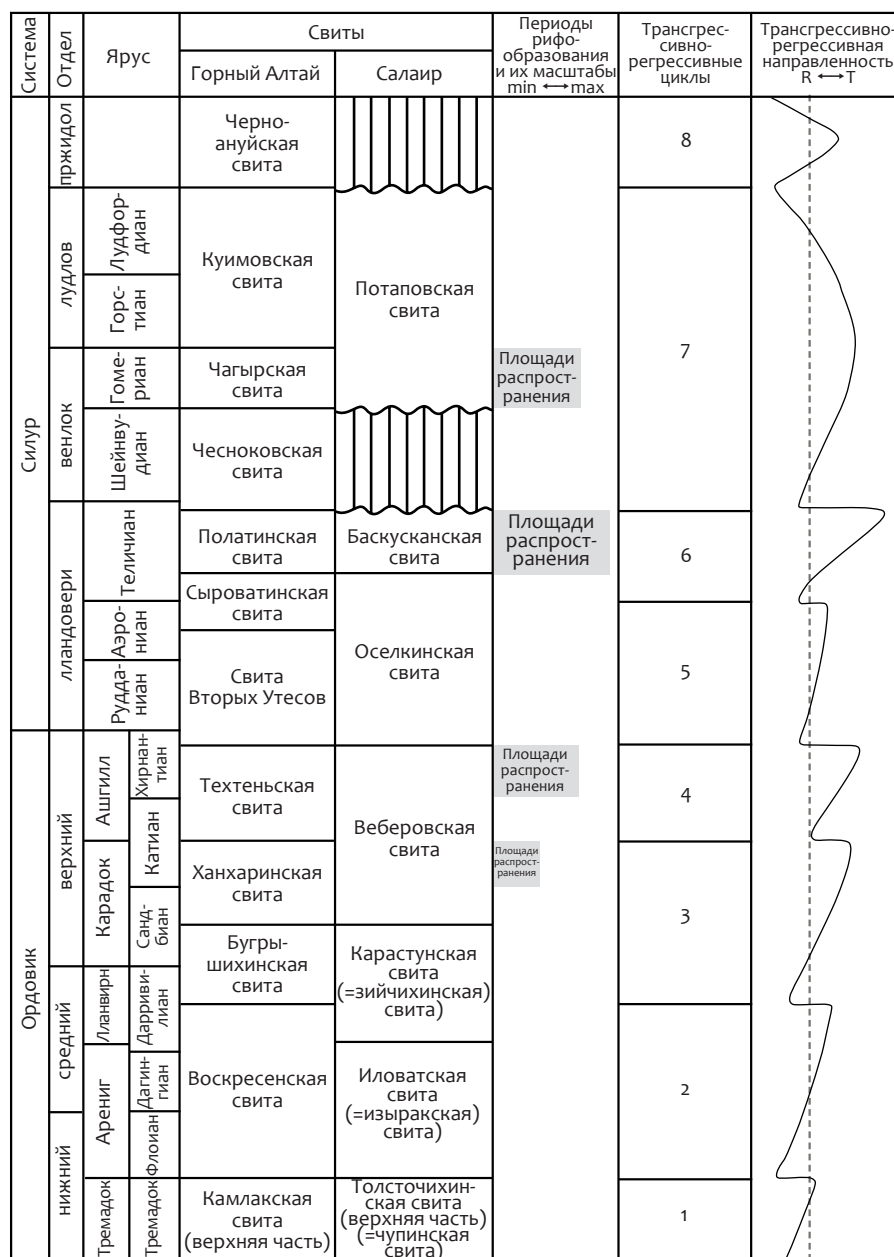


Рис. 48. Стратиграфическое положение периодов рифообразования и масштабы их площадного распространения в ордовикско-силурийском Алтае-Салаирском бассейне.

карбонатных платформ в Алтае-Салаирском позднеордовико-раннесилурийском бассейне охватывала интервалы от 0,5 до 3 млн лет (ранне-средний катиан, ранний хирнантиан, поздний теличиан, гомериан). Промежутки между такими этапами интенсивного рифообразования, когда наблюдалось замедление рифообразования, сокращение площадей его развития вплоть до полного прекращения, составляли от 10 до 12 млн лет.

Масштаб площадей распространения карбонатных платформ в позднеордовикско-силурийском Алтае-Салаирском бассейне не имеет

прямой зависимости от продолжительности формирования таких массивов. Рифовые системы в Алтае-Салаирском позднеордовикско-раннесилурийском бассейне имеют протяженность более 300 км и сравнимы по масштабу с современной системой Большого Барьерного рифа Австралии – крупнейшей кайнозойской рифовой системой «каркасных рифов».

Максимальные по размеру рифы (до 2–3 км в диаметре) в Алтае-Салаирском позднеордовикско-раннесилурийском бассейне концентрировались ближе к внешнему борту карбонатной

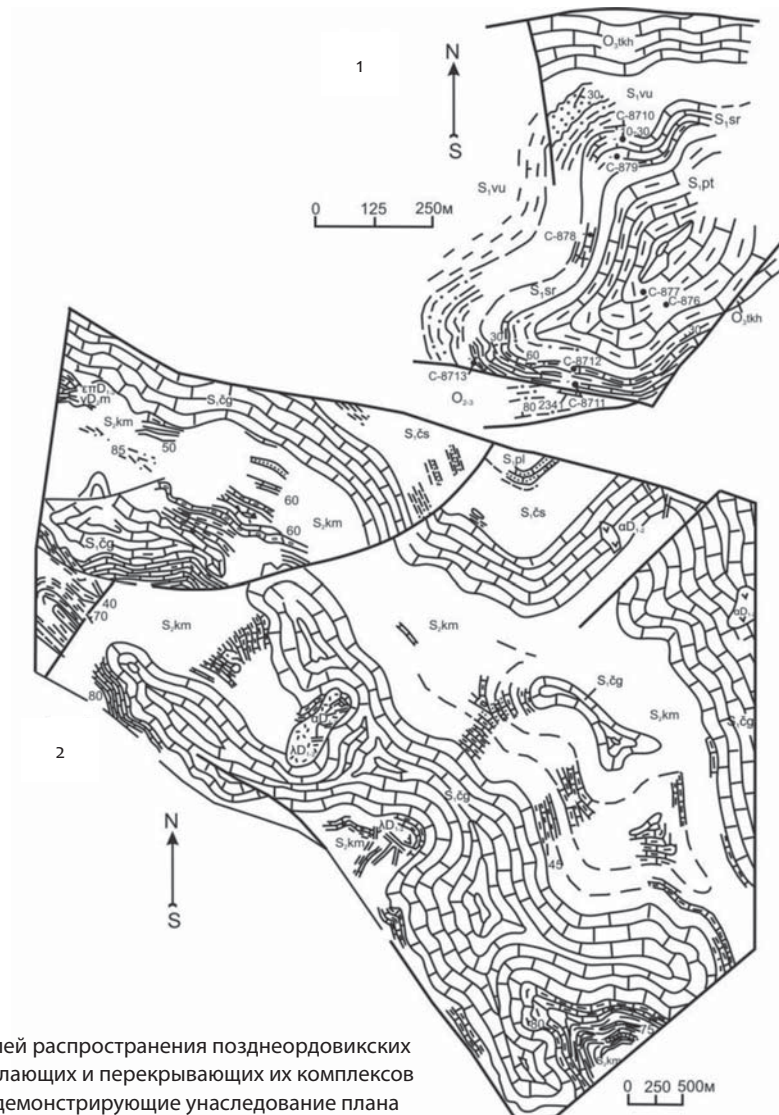


Рис. 49. Геологические схемы полей распространения позднеордовикских и силурийских рифовых и подстилающих и перекрывающих их комплексов в западной части Горного Алтая, демонстрирующие унаследование плана строения складок от рельефа и формы («островной» и «лагунной») древних рифов.

1 – участок «Дорожный» на р. Громотуха; 2 – участок «Чагырский» у с. Усть-Чагырка.

платформы. Именно на таких крупных рифоидах формировались крупные водорослевые биогермы диаметром до 15–25 м. Выявлена унаследованность плана структур позднеордовикско-раннесилурийских южносибирских рифов геологическим строением изученных объектов в виде характерных брахискладок (рис. 49).

Рифовые системы в Алтае-Салаирском позднеордовикско-раннесилурийском бассейне формировались на внешнем шельфе, а их внешние склоны были близки к континентальному склону. В поперечном разрезе Алтае-Салаирские позднеордовикско-раннесилурийские карбонат-

ные системы имели ярко выраженную асимметрию углов наклона склонов – крутой внешний и пологий внутренний. Ранне-среднекаштанская, позднепелеческая и гомерская Алтае-Салаирские карбонатные платформы формировались на фоне региональных и совпадающих с ними глобальных пиков трансгрессии. Раннехирнантская Алтайская карбонатная платформа формировалась при подъеме уровня моря за счет регионального прогибания (более 500 м), компенсирующего синхронную глобальную регрессию (рис. 50). На протяжении позднего ордовика и раннего силура происходила миграция границ

внешнего и внутреннего краев Алтае-Салаирской карбонатной платформы. Наиболее масштабные перемещения (до 10 км) испытывала внутренняя граница карбонатной платформы.

Уточнено стратиграфическое положение ряда свит в ордовике, силуре и девоне Горного Алтая, Салаира, Рудного Алтая, Кузбасса, Тувы и Западно-Сибирской геосинеклизы: а) по новым находкам граптолитов и определением их зональных комплексов положение границы между тулойской и карасинской свитами Горного Алтая определено в средней части зоны *hirundo* дапингиана (аренига) (см. рис. 51), а ранее эта граница сопоставлялась с серединой лланвирна (на три граптолитовых зоны моложе); б) по конодонтам доказан позднекембрийский (позднебатырбайский) возраст нижней подсвиты камлакской свиты Горного Алтая (см. рис. 52), ранее считавшийся раннеордовикским (раннетремадокским); в) по конодонтам доказан позднесилурийский (пржидольский) возраст хондергейской свиты Тувы, ранее относимой к нижнему девону.

Впервые для Сибири (и России) описаны находки амmonoидей рода *Cabrieroceas Bogoslovsky* из верхнеэйфельских отложений Салаира (сафоновский горизонт) (см. рис. 53). **Исученные**

амmonoидеи позволяют относить вмещающие отложения к узкому стратиграфическому интервалу на границе эйфельского и живетского ярусов – зоне *Cabrieroceas crispiforme*, которая фиксируется во многих разрезах Западной Европы, Северной Америки и Северной Африки.

2.13. Проект «Эволюция липидных комплексов живых систем протерозоя и фанерозоя (биохимия, изотопный состав углерода) на примере малометаморфизованного рассеянного органического вещества (углеводороды, гетероциклические соединения, кероген) и нафтидов (битумы, нефти)» (рук. акад. А.Э. Конторович, чл.-корр. РАН В.А. Каширцев, ИНГИГ СО РАН) был посвящен изучению биохимических «следов жизни» – динамике изотопного состава и соотношения различных алифатических, циклических насыщенных и ароматических углеводородов-биомаркеров в асфальтово-смолистых фракциях и керогене нижнего протерозоя Алданского и Балтийского щитов, протерозоя Юдомо-Майского прогиба, протерозоя и мезозоя Енисей-Хатангского регионального прогиба и Анабаро-Хатангской седловины, мезозоя

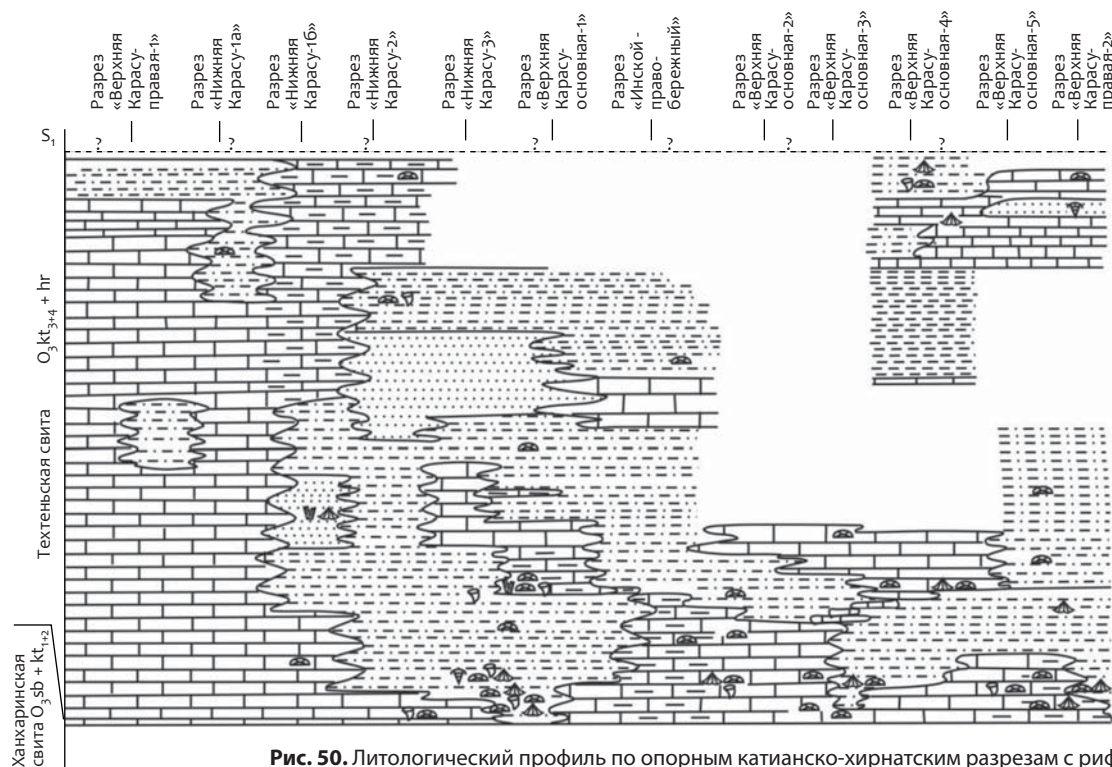


Рис. 50. Литологический профиль по опорным катианско-хирнатским разрезам с рифовыми отложениями в центральной части Горного Алтая.



Рис. 51. Граптолиты верхов тулойской свиты Горного Алтая в разрезе «Придорожный».
 1 – *Isograptus maximo-divergens* (Harris); 2, 3 – *Isograptus* aff. *walcottorum* Ruedemann; 4 – *Isograptus* aff. *walcottorum* Ruedemann; 5 – *Isograptus primulus* Harris; 6 – *Isograptus reduncus* Tzaj; 7 – *Isograptus caduceus nanus* (Ruedemann); 8–10 – *Isograptus elegans* Tzaj; 11 – *Isograptus divergens* (Harris); 12–16 – *Pseudisograptus manubriatus* (Hall); 17 – *Paradelograptus* sp. Линейка 1 mm.

о. Котельный. Подведен итог многолетнему изучению распределения углеводородов-биомаркеров в нижнепротерозойских углеродистых сланцах заонежской свиты ($2100 \pm 20 - 1950 \pm 10$ млн лет назад), Онежского синклиория Балтийского щита и ханинской свиты (1950 ± 110 млн лет назад) и Нижнеханинской грабен-синклинали Алданского щита. **Биопредшественниками изученных углеводородов были планктонные авто- и гетеротрофные эукариоты (распределение стеранов) и разнообразные прокариоты, в том числе цианобактерии (гопаны, ациклические биомаркеры), обитавшие в морском (отсутствие континентальных биомаркеров, распределение ациклических алканов, стеранов, трицикланов) бассейне, осадконакопление в котором характеризовалось низким содержанием карбонатов (высокие содержания диастеранов)** (рис. 54). Органическое вещество подверглось диагенетическим преобразованиям в восстановительных обстановках без сероводородного

заражения (соотношение гомогпанов C_{35} и C_{34}) и мощной катагенетической переработке (высокие содержания трицикланов, прегнанов), которая могла разрушить часть биомаркеров.

Показано, что органическое вещество сакуканской и намингинской свит удоканской серии, относящейся к нижнему протерозою (1,86 млрд лет назад), является аквагенным планктоно- и бактериогенным²⁷, на что указывает распределение в битумоидах нормальных алканов с максимумом на C_{18-20} , изопреноидов с соотношением Pr/Ph ≤ 1 (рис. 55), стеранов с преобладанием стерана C_{27} , трицикланов с низкими значениями C_{19-20} и трициклановым индексом ≤ 1 .

Судя по высокому содержанию диастеранов (отношение Dia/Reg $\geq 0,4$), исходное органическое вещество накапливалось в бассейне седиментации с глинистым характером осадков. Органическое

²⁷ Ср. Направление 2.11, отчет по периодизации эволюции вендских макрофитов акад. Н.Л. Добрецова, к.г.м.-н. А.А. Постникова и к.г.-м.н. Д.В. Гражданкина, ИНГИГ СО РАН.

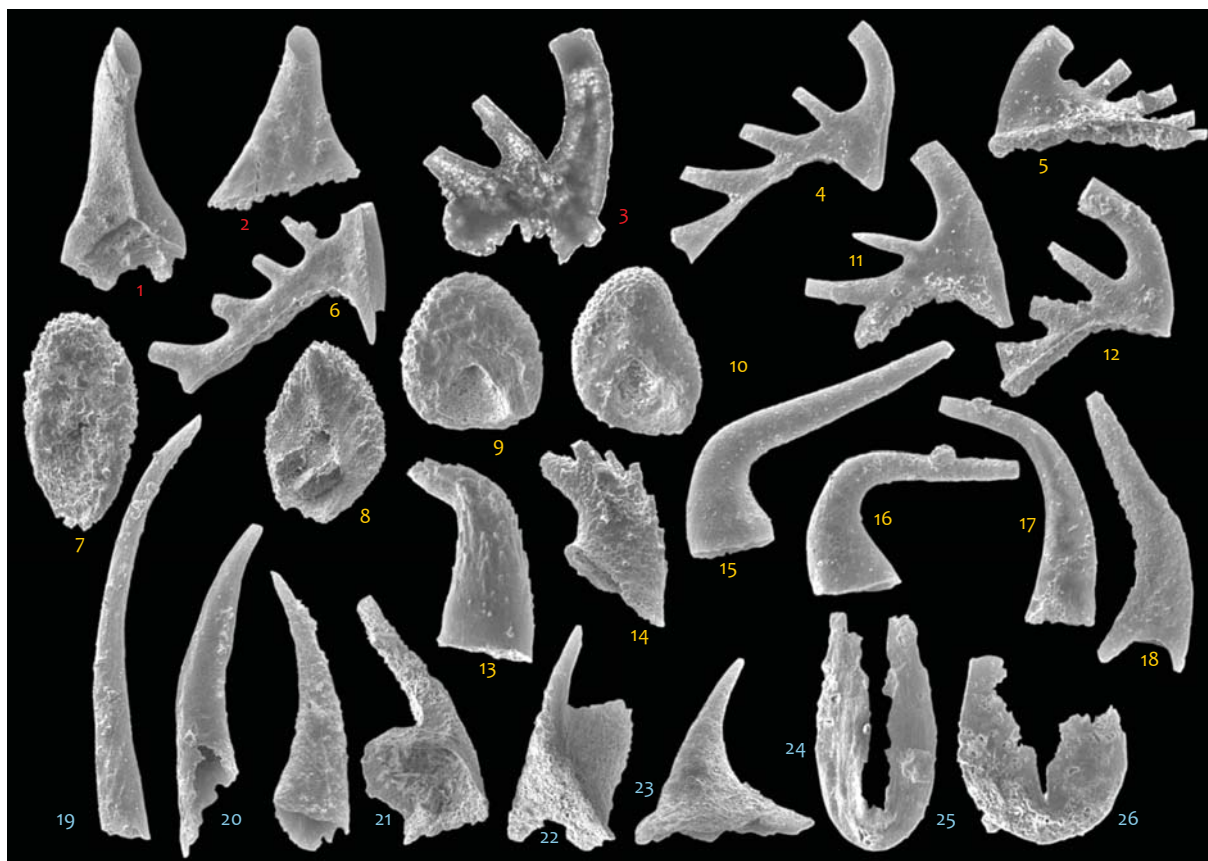


Рис. 52. Конодонты позднекембрийско-раннеордовиковской камлакской свиты разреза «Камлак» Горного Алтая. 1, 2 – *Iapetonodus* sp.; 3. *Cordylodus lindstromi* Druce et Jones; 4, 5 и 6 – *Cordylodus caseyi* Druce et Jones, emend. Landing; 7–10 – *Hispidodontus* cf. *triangularis* (Abaimova); 11, 12 – *Cordylodus proavus* Müller; 13 – *Hirsutodontus* sp.; 14 – *Hirsutodontus simplex* (Druce et Jones); 15, 16 – *Variabiloconus* sp.; 17, 18 – *Eoconodontus notchpeakensis* (Miller); 19 – *Phakelodus tenuis* (Müller); 20 – *Proconodontus muelleri* Miller; 21 – *Prooneotodus* sp.; 24 – *Prooneotodus gallatini* (Müller); 22, 23 – *Furnishina* sp.; 25, 26 – *Westergaardodina* sp.

Синими цифрами отмечены кембрийские конодонты зоны *Proconodontus*, желтыми – верхнекембрийские конодонты зоны *Cordylodus proavus* и *Cordylodus intermedius*, а красными – ордовиковские конодонты зоны *Iapetognathus*.



Рис. 53. Салаирские представители рода *Cabrieroceceras* Bogoslovsky.

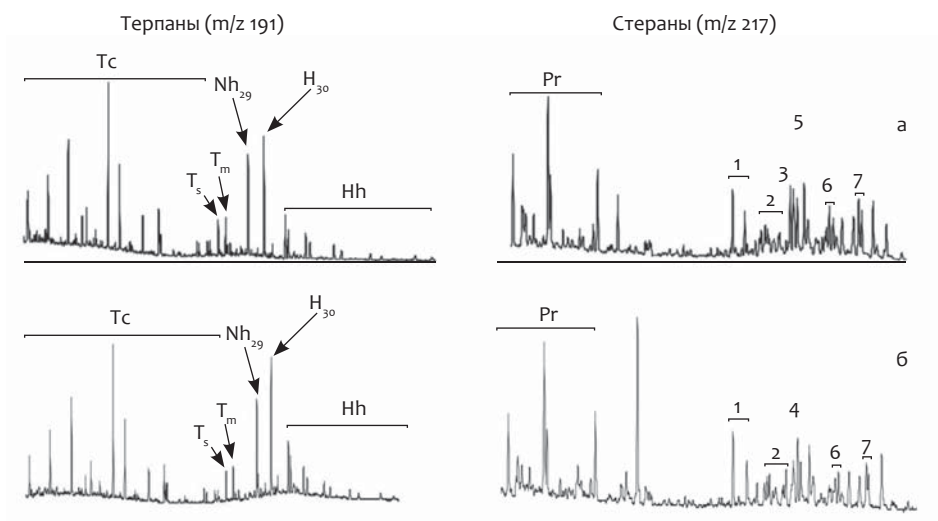


Рис. 54. Насыщенные углеводороды в битумоидах заонежской свиты Онежского синклиория Балтийского щита (а) и ханинской свиты Нижнеханнинской грабен-синклинали Алданского щита (б). Типовые масс-фрагментогаммы терпанов: Тс – трицикланы состава C_{19-29} ; T_s – триснор: неогопан C_{27} ; T_m – трисноргопан C_{27} ; Nh_{29} – норгопан C_{29} ; H_{30} – гопан C_{30} ; Нh – гомогопаны состава C_{31-35} и стеранов Pr – прегнаны состава C_{21-22} ; 1 и 2 – диастераны состава C_{27-28} S- и R-конфигураций; 3 – α -стеран C_{27} S-конфигурации; 4 – сумма изостерана C_{27} R-конфигурации и диастерана C_{29} S-конфигурации; 5 – α -стеран C_{27} R-конфигурации; 6 – изостераны C_{28} S- и R-конфигурации; 7 – изостераны C_{29} S- и R-конфигураций; 8 – α -стеран C_{29} R-конфигурации)

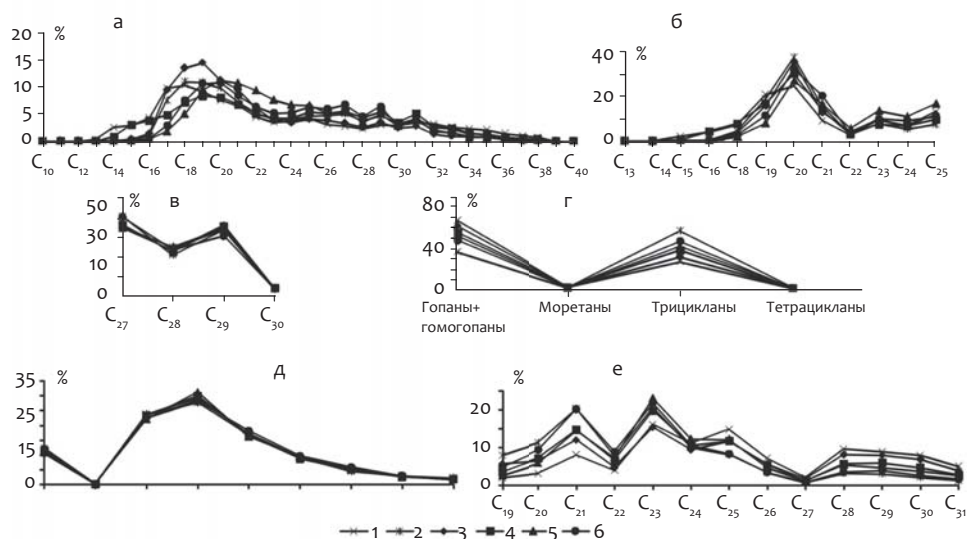


Рис. 55. Распределение нормальных алканов (а), ациклических изопреноидов (б), стеранов (в), групп терпанов (г), гопанов (д) и трицикланов (е) в битумоидах сакуканской (обр. 1, 2) и намингинской (обр. 3–6) свит Кодаро-Удоканского прогиба.

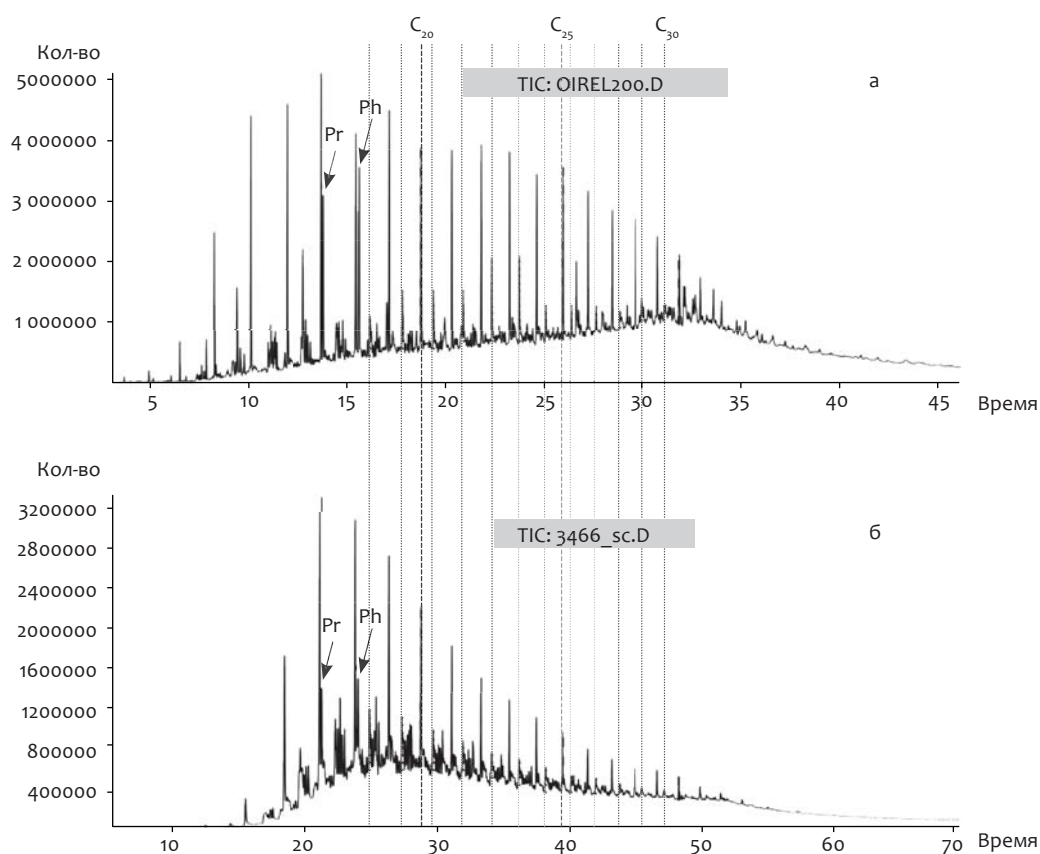


Рис. 56. Хроматограммы по общему ионному току типовой отбензиненной нефти из улаханского горизонта (венд) скв. Иреляхская-155-21, гл. 2136-2147 (а) и битумоида кумахинской свиты Майской плиты (б). C_{20} – число атомов углерода в молекуле нормального алкана, Pr – пристан, Ph – фитан, пунктирные линии – положение нормальных алканов C_{20} , C_{25} , C_{30} , точечные линии – положение 12- и 13-монометилалканов.

вещество подверглось диагенетическим преобразованиям в восстановительных обстановках без сероводородного заражения, о чем свидетельствует распределение гомогпанов с отношением $C_{35}/C_{34} < 1$. Судя по изотопно тяжелому углероду, низким концентрациям битумоида и результатам пиролиза, органика значительно метаморфизована.

Показано, что биопредшественниками органики кумахинской свиты (рифей востока Сибирской платформы, 1000–850 млн лет назад) в районе р. Мая были авто- и гетеротрофные эукариоты (распределение стеранов) и разнообразны прокариоты, в том числе цианобактерии (гопаны, ациклические биомаркеры), обитавшие в морском (отсутствие биомаркеров континентальной органики, распределение ациклических алканов, стеранов) бассейне с глинистым осадконакоплением (высокие содержания диастеранов). Органическое вещество

подверглось диагенетическим преобразованиям в восстановительных обстановках без сероводородного заражения (отношение гомогпанов $C_{35}/C_{34} < 1$). Таким образом, биопредшественники органического вещества рифей Алдано-Майской впадины по распределениям углеводородов-биомаркеров подобны нижнепротерозойским за несколькими исключениями. В битумоидах в небольших количествах обнаружены 12- и 13-монометилалканы, которые ранее на Сибирской платформе были зафиксированы только в древних нефтях (рис. 56). Отмечено необычное для аквагенных углеводородов распределение трицикланов с высоким трициклановым индексом, причина которого на фоне аквагенности распределений остальных биомаркеров не ясна.

Хотя в конце XX в. в докембрийских и нижнекембрийских нефтях Сибирской платформы и в органическом веществе докембрийских от-

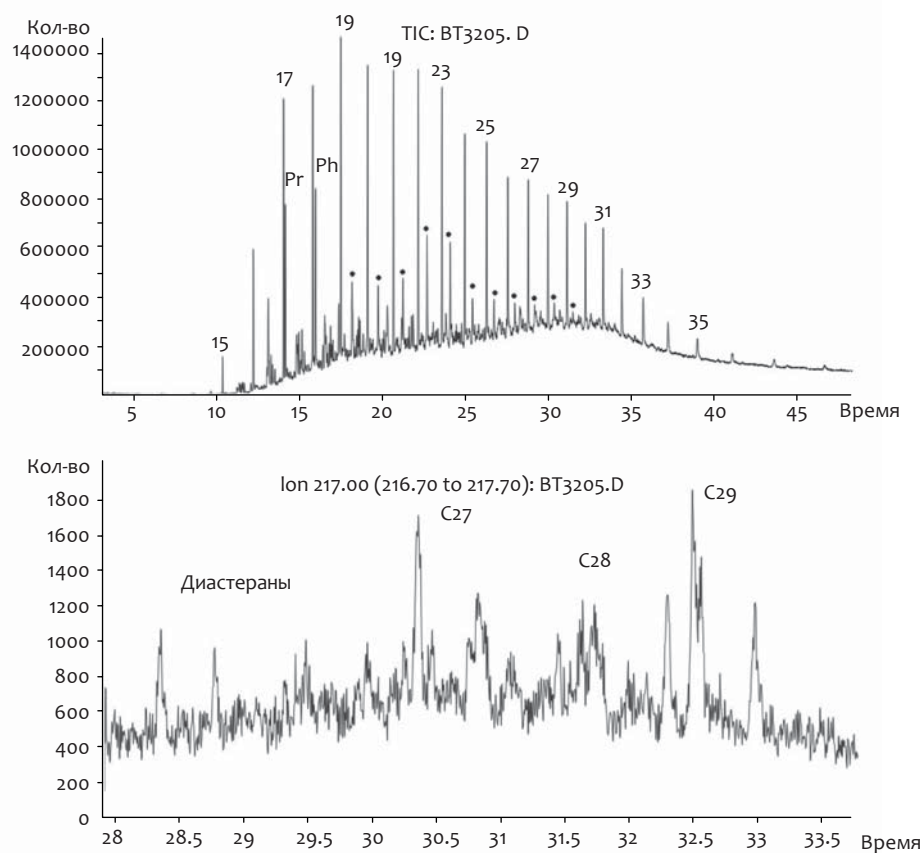


Рис. 57. Масс-хроматограмма фракции насыщенных углеводородов битумоида из куонамской свиты кембрия и масс-хроматограмма этой же фракции по m/z 217, иллюстрирующая характер распределения стеранов C_{27} – C_{29} . Точками обозначен гомологический ряд 12- и 13-монометилалканов.

ложений и нефтях Омана среди ациклических биомаркеров были обнаружены в сравнительно высоких концентрациях алканы с разветвлением в середине цепи (12- и 13-метилалканы), но до последнего времени сведений о присутствии таких хемофоссилий, как 12- и 13-монометилалканы, в материнских отложениях фанерозоя не имелось. При исследовании хлороформенного битумоида из нижнекембрийских аргиллитов куонамской свиты (возраст 535–500 млн лет, местоположение разреза – правый берег р. Оленек напротив устья р. Некекит). 12- и 13-монометилалканы присутствуют в количестве 18 % от суммы насыщенных ациклических углеводородов и хорошо диагностируются по индивидуальным масс-спектрам. Поскольку масс-фрагментограмма (m/z 217) распределения стерановых углеводородов, типичная для битумоидов куонамской свиты, существенно отличается от подобного

распределения стеранов в древних докембрийских нефтях Сибирской платформы (рис. 57), можно предположить, что 12- и 13-монометилалканы использовались бактериями в экологических нишах Сибирской платформы не только в докембрии, но и в кембрии, но уже в совершенно другом экологическом окружении.

В хлороформенных экстрактах из вендских (возраст 650–535 млн лет) постледниковых озерных аргиллитов юго-запада Сибирской платформы (Бирусинское Присаянье) описан другой необычный гомологический ряд разветвленных насыщенных углеводородов – 2,7-диметилалканов – в достаточно высоких концентрациях (по отношению к *n*-алканам). В современной геохимической литературе такие биометки в виде гомологического ряда пока не описаны. Среди возможных предшественников можно рассматривать липиды некоторых современных бактерий, в

которых обнаружены 9,10-метилгексадекановая и 9,10-метиленоктадекановая кислоты, а также 11,12-метиленоктадекановая (лактобацилловая) кислота, которые вполне могли быть предшественниками 5- и 6-, а также 7- и 8-метилалканов.

Исследования насыщенных углеводородов из карбонатных углеродистых ($C_{орг}$ достигает 12–14 %) пород хатыспытской свиты, распространенных на западном и северном склонах Оленекского поднятия (венд, северо-восток Сибирской платформы, 650–535 млн лет назад), показали: 1) максимум в *n*-алканах лежит в области *n*- C_{16-19} ; 2) отношение пристана к фитану и четных *n*-алканов к нечетным на уровне 1; 3) отсутствие 12- и 13-монометилалканов; 4) доминирование среди хейлантанов C_{21} и C_{23-26} , а трицикловый индекс $2C_{19-20}/C_{23-26}$ меньше 1. **Эти черты органического вещества свидетельствуют о том, что его источником были водорослевые и бактериальные организмы**²⁸. Обнаружено два типа

²⁸ Ср. Направление 2.11, отчет по периодизации эволюции вендских макрофитов акад. Н.Л. Добрецова, к.г.м.-н. А.А. Постникова

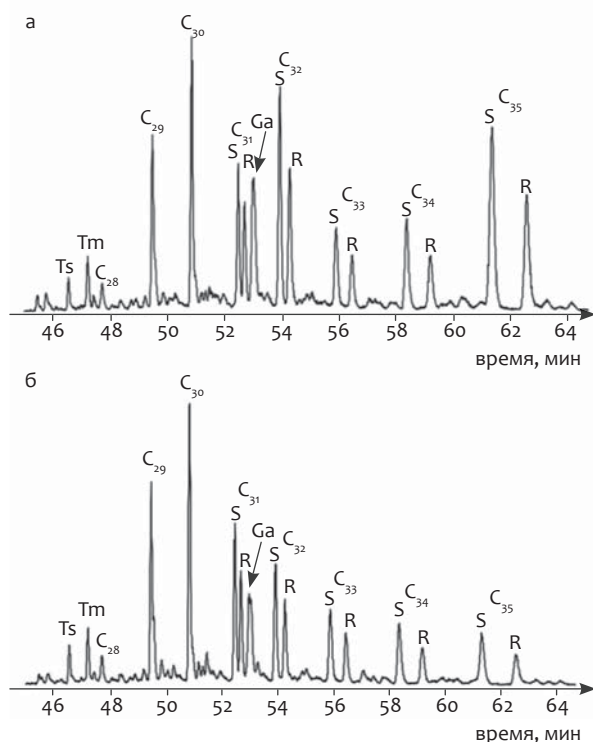


Рис. 58. Типовые масс-хроматограммы по *m/z* 191 фракций насыщенных УВ битумоидов хатыспытской свиты. а – с аномальным распределением гомогопанов $C_{32} > C_{31}$ и $C_{35} > C_{34}$; б – с нормальным распределением гомогопанов. Ts – триснорнеогопан, Tm – трисноргопан, Ga – гаммацеран, S и R – стереоизомеры гомогопанов.

распределений гомогопанов: с преобладанием гомогопана C_{32} над C_{31} , C_{35} над C_{34} (рис. 58, а) и $C_{35}/C_{34} > 1$ и другое: $C_{31} > C_{32} > C_{33} > C_{34} > C_{35}$ (рис. 58, б) и $C_{35}/C_{34} < 1$. Следовательно, окислительно-восстановительная обстановка в хатыспытском морском бассейне менялась. Во всех образцах на хроматограммах по *m/z* 191 после выхода гомогопанов C_{31} фиксируется высокий пик гаммацерана. Содержание гаммацерана (рис. 58) превышает 3 %, что является свидетельством аномальной солёности вод. Таким образом, **водоросли и бактерии обитали в морском бассейне с высокой солёностью и карбонатным осадконакоплением. Окислительно-восстановительная обстановка в диагенезе менялась.** Выявлено, что в стернах среднее содержание C_{29} составляет 66 %, C_{27} – 22 %, C_{28} – 12 %. Такое распределение стеранов с преобладанием этилхолестанов характеризует протерозойское органическое вещество. На хроматограммах по *m/z* 191 кроме гопанов C_{27} , C_{29} , C_{30} и гомогопанов C_{31-35} идентифицирован 29,30-бисноргопан C_{28} (рис. 58), который ранее не встречался в ископаемой органике Сибирской платформы данного возраста. Образование этого биомаркера связывают с карбонатным осадконакоплением. Известно, что битумоиды синской свиты кембрия северного склона Алданской антеклизы и битумы юрских отложений Мунского поднятия обогащены 28,30-бисноргопаном.

Изучены углеводороды-биомаркеры в известняках синской свиты нижнего кембрия (535–509 млн лет назад) на северном склоне Алданской антеклизы в юго-восточной части Сибирской платформы. Органическое вещество этой толщи имеет близкие характеристики с таковым куонамской и иниканской свит нижнего и среднего кембрия Сибирской платформы. **В битумоидах синской свиты обнаружены два изомера ланостана и четыре изомера нор-ланостана (рис. 59). Ланостаны, найденные ранее в незрелых нефтях и незрелом органическом веществе пород кайнозоя, впервые встречены в нефтях и рассеянной органике протерозоя и фанерозоя Восточной Сибири.** Литологическими, палеонтологическими и геохимическими исследованиями показано, что органическое вещество пород синских отложений накапливалось в морском бассейне с избытком се-

и к.г.-м.н. Д.В. Гражданкина, ИНГИГ СО РАН.

роводорода в карбонатных осадках и, возможно, в придонных водах. **Следовательно, ланостаны являются показателем восстановительных условий, карбонатных или карбонатсодержащих отложений озерных или морских бассейнов.**

Изучены пробы углей разных генетических групп (по Потонье) и возрастов из различных районов Сибири: девонские липтобиолиты в Барзасском районе Кузбасса и нижнемеловые гумиты и сапропелиты соответственно на Кангаласском и Таймыльском месторождениях Ленского угольного бассейна. **Для древнейших девонских липтобиолитовых углей показано, что их формирование, как и каменноугольных углей Германии, проходило в паралических прибрежно-морских условиях, причем, важно отметить, что источником молекул-биомаркеров были липиды двух совершенно различных биот морского и континентального происхождения²⁹. У мезозойских гумусовых и сапропелитовых углей по биометкам хемофоссилиям не выявлено существенных различий, что, по всей вероятности, связано с биосинтезом хемофоссилий в них преимущественно прокариотами.**

Исследованы асфальтены и асфальтогеновые кислоты органического вещества современных озерных осадков и тор-

²⁹ Таким образом, удается разрешить противоречие между данными Н.В. Горденко и А.В. Броушкина (см. Направление 1.1), которые рассматривают девонские угли как производное примитивной наземной растительности, и традиционными взглядами на девонские угли как производные морских экосистем.

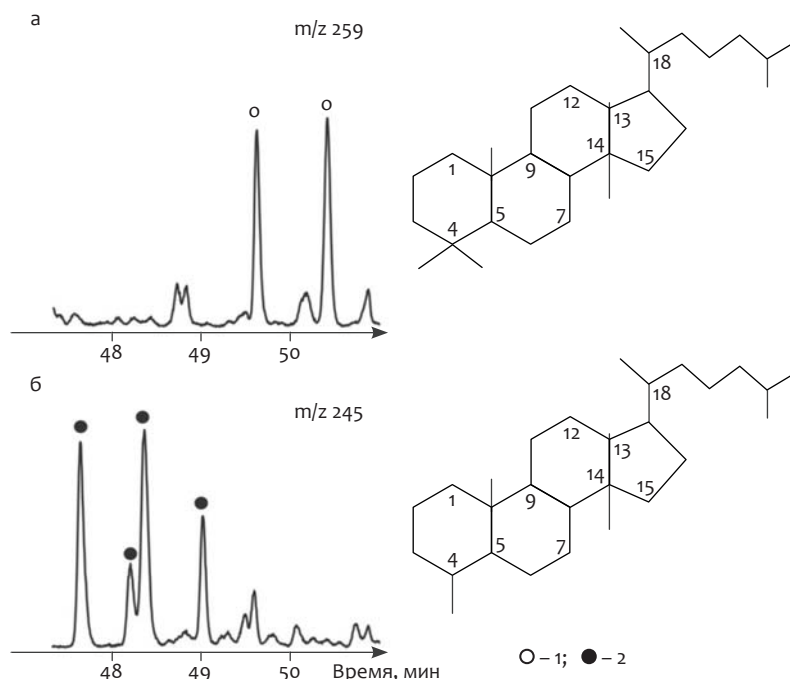


Рис. 59. Масс-хроматограммы по m/z 259, 245 углеводородов синской свиты. а – ланостаны (1), б – нор-ланостаны (2).

фов Западной Сибири. Установлено, что формирование основных структурных черт асфальтенов происходит на стадии диагенеза. **Тип будущих битумоидов и нефтей формируется еще в диагенезе. Химическая и надмолекулярная структуры протоасфальтенов предопределены составом исходной липидно-липоидной фракции живого вещества. Различия в составе асфальтенов контролируются не только особенностями биохимии липидных комплексов исходного живого вещества, но и средой в осадках и диагенезе.**

2.14. В проекте чл.-корр. РАН Б.Н. Шурыгина и д.г.-м.н. Б.Л. Никитенко (ИНГиГ СО РАН) «Мезозойская и кайнозойская эволюция бореальной биоты: биологические и геологические параметры периодов кризисов и стабилизаций» была исследована динамика морских и континентальных бореальных биот мезозоя и кайнозоя на фоне изменения основных абиотических факторов с учетом как автохтонных видов, так и эпизодически внедряющихся видов-мигрантов.

В ходе проведенных в последние годы исследований верхнего триаса центральной части о. Котельный (Новосибирские о-ва) (совместно с ГИН РАН) были получены новые данные по биоразнообразию различных групп фауны морских беспозвоночных позднего триаса Арктики (рис. 60, 61). **Установлено широкое распространение тепловодных таксонов в составе радиолярий, головоногих и двустворчатых моллюсков. Смешанный состав комплексов, состоящий из**

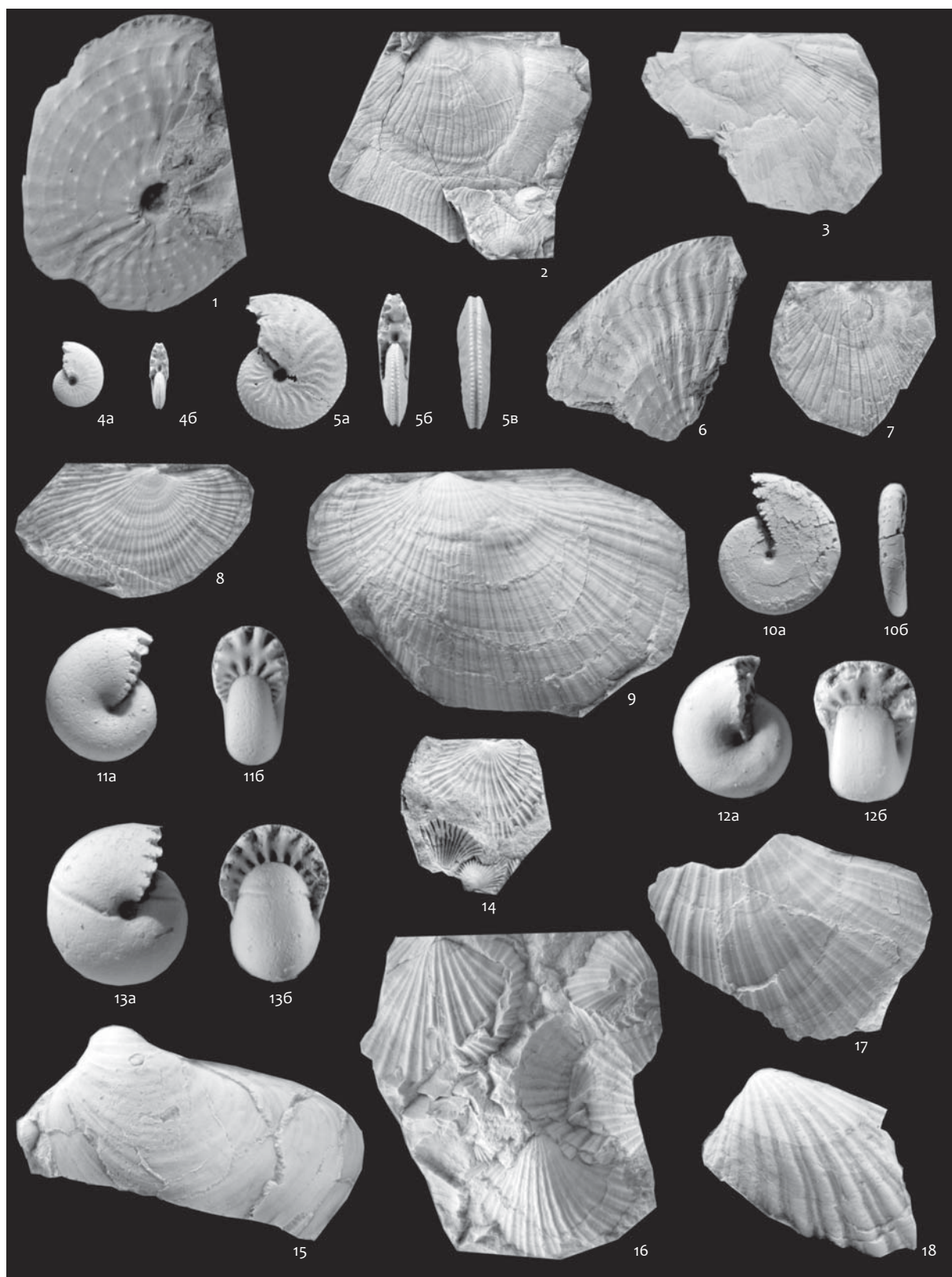


Рис. 60. Макрофауна верхнего триаса о. Котельный.



Рис. 61. Микрофауна верхнего триаса о. Котельный.

тетических и бореальных элементов (при этом последние все-таки преобладают), наблюдается по всему разрезу карнийского и норийского ярусов, что свидетельствует о своеобразии поздне триасовой фауны и обосновывает принадлежность региона к самостоятельной палеобиохории. Наличие элементов как сибирской, так и североамериканской фауны позднего триаса подчеркивает особое положение этой палеобиохории и наличие в прошлом широких связей между канадскими и сибирскими бассейнами.

На основании детального изучения изменчивости на массовом материале с применением статистических методов, современных представлений о половом диморфизме, исследований внутренних структур раковин ревизованы представления о систематике юрской микрофауны Сибири. *Установлено, что степень эндемизма юрской микрофауны Сибири не столь велика, как это представлялось ранее. На основе анализа динамики таксономического разнообразия фораминифер и остракод, изменения в структуре сообществ и смен доминирующих таксонов обособлены шесть этапов развития юрской микрофауны Сибири.*

Отмечено несколько волн проникновения мигрантов родового и видового уровней, связанных с крупными трансгрессиями. *Наибольшее таксономическое разнообразие отмечается на начальных этапах трансгрессий или регрессий. Максимальные этапы трансгрессивных или регрессивных событий обычно характеризуются пониженным таксономическим разнообразием.* Установлена сопряженность резких смен ассоциаций фораминифер юры с крупными изменениями абиотических факторов, и в частности с изменениями климата и эвстатическими колебаниями мирового океана. *Определены два разных типа кризисов юрской арктической биоты и выявлены возможные причины этих перестроек (рис. 62).*

Проведена палеоэкологическая типизация основных родов фораминифер и остракод Сибири. Установлено, что число и ширина звеньев катен³⁰ разных групп макро- и микробентоса (рис. 63), а также зон латерального распределения ассоциаций микрофитопланктона часто не совпадают: *появляется возможность вычленив в па-*

³⁰ Катена – закономерная последовательность расположения элементарных природных комплексов.

леобассейнах узкие зоны перекрытия звеньев катен разных сообществ бентоса и ассоциаций микрофитопланктона со специфическими абиотическими параметрами.

Двустворчатые моллюски семейства Oxytomidae хорошо известны из юрских и меловых отложений Северной Америки, Европы, Азии, Австралии, Новой Зеландии, где зачастую являются доминирующей группой двустворок в ориктоценозах. Многочисленны они и в триасе. Однако представления разных авторов о филогении, стратиграфическом распространении и систематическом составе основных родов этого семейства существенно различаются. *В рамках проекта осуществлена ревизия Oxytomidae (рис. 64), описаны онтогенезы и реконструирован морфогенез замочных структур юрско-меловых представителей этого семейства. Проведена оценка таксономического веса морфологических признаков существующих классификаций. Определены комплексы специфических признаков при классификации родов, подродов и видов внутри семейства* и приведены уточненные диагнозы родовых таксонов Meleagrinnella Whitfield, 1885 и Arctotis Bodylevsky, 1960. Дано описание двух новых подродовых таксонов: Meleagrinnella (Praemeleagrinnella) subgen. nov. (геттанг-аален) и Arctotis (Praearctotis) subgen. nov. (тоар-аален), выделяемых на материале из юрско-меловых разрезов Восточной Сибири. Возникновение эндемичного рода Arctotis Bodylevsky, 1960 в эпиконтинентальных морях на территории Сибири объясняется поэтапными преобразованиями лигаментного и биссусного блоков северосибирских представителей Praemeleagrinnella Lutikov et Shurygin, 2010 и Praearctotis Lutikov et Shurygin, 2010.

Завершено детальное исследование комплексов двустворок приграничных отложений юры и мела в бассейне р. Маурынья (Приполярный Урал). *Впервые получена полная характеристика таксономического разнообразия двустворок для всех аммонитовых зон переходных юрско-меловых слоев.* Анализ тафономических характеристик слоев показал, что большинство родов двустворчатых моллюсков захоронены на месте жизни либо вблизи него, что открывает широкие возможности для палеоэкореконструкций. *Путем анализа вариаций доминирующих в ассоциациях двустворок групп установлены эпизоды станов-*

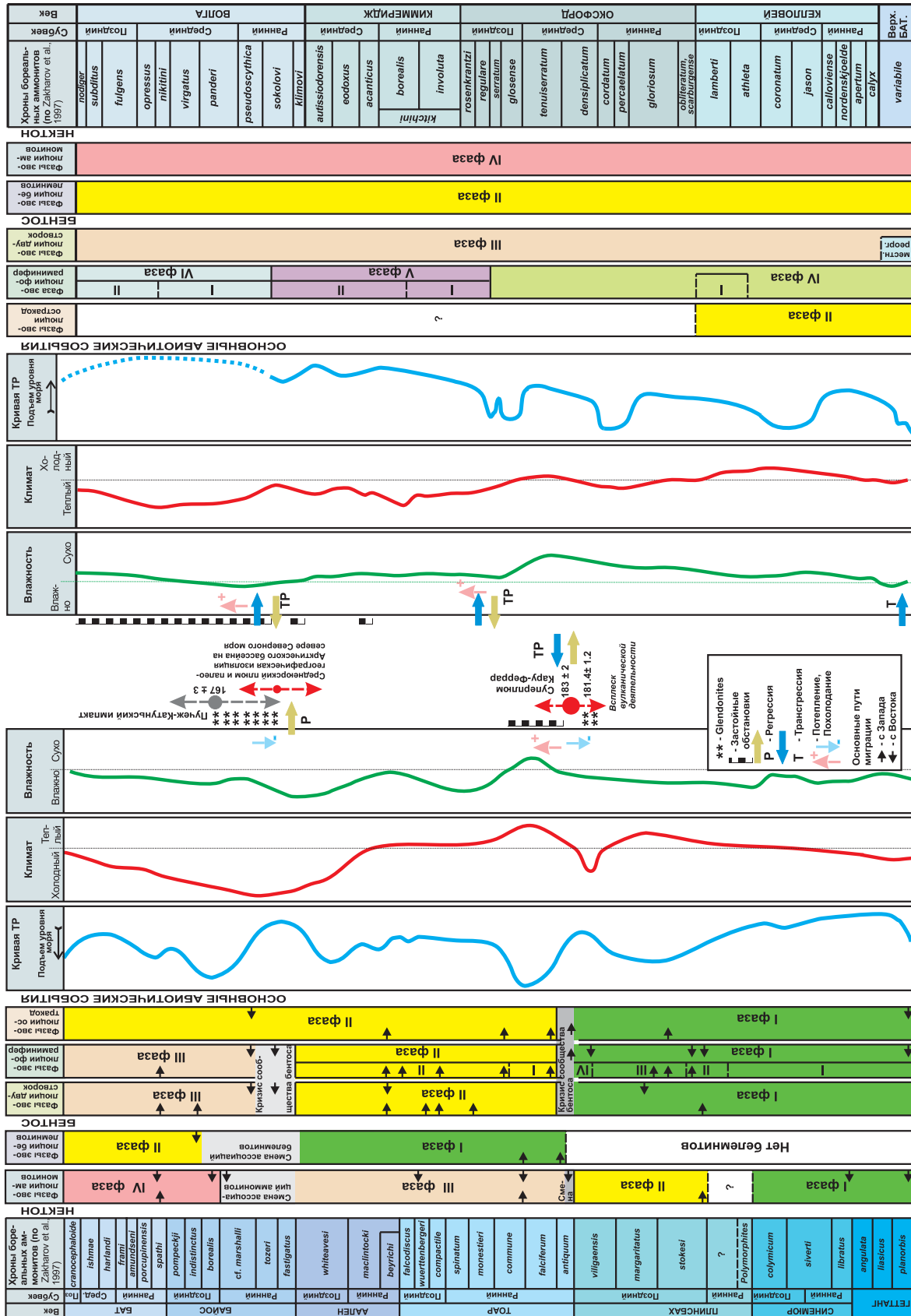


Рис. 62. Этапы развития бентоса и нектона арктических бассейнов юры и главные абиотические события.

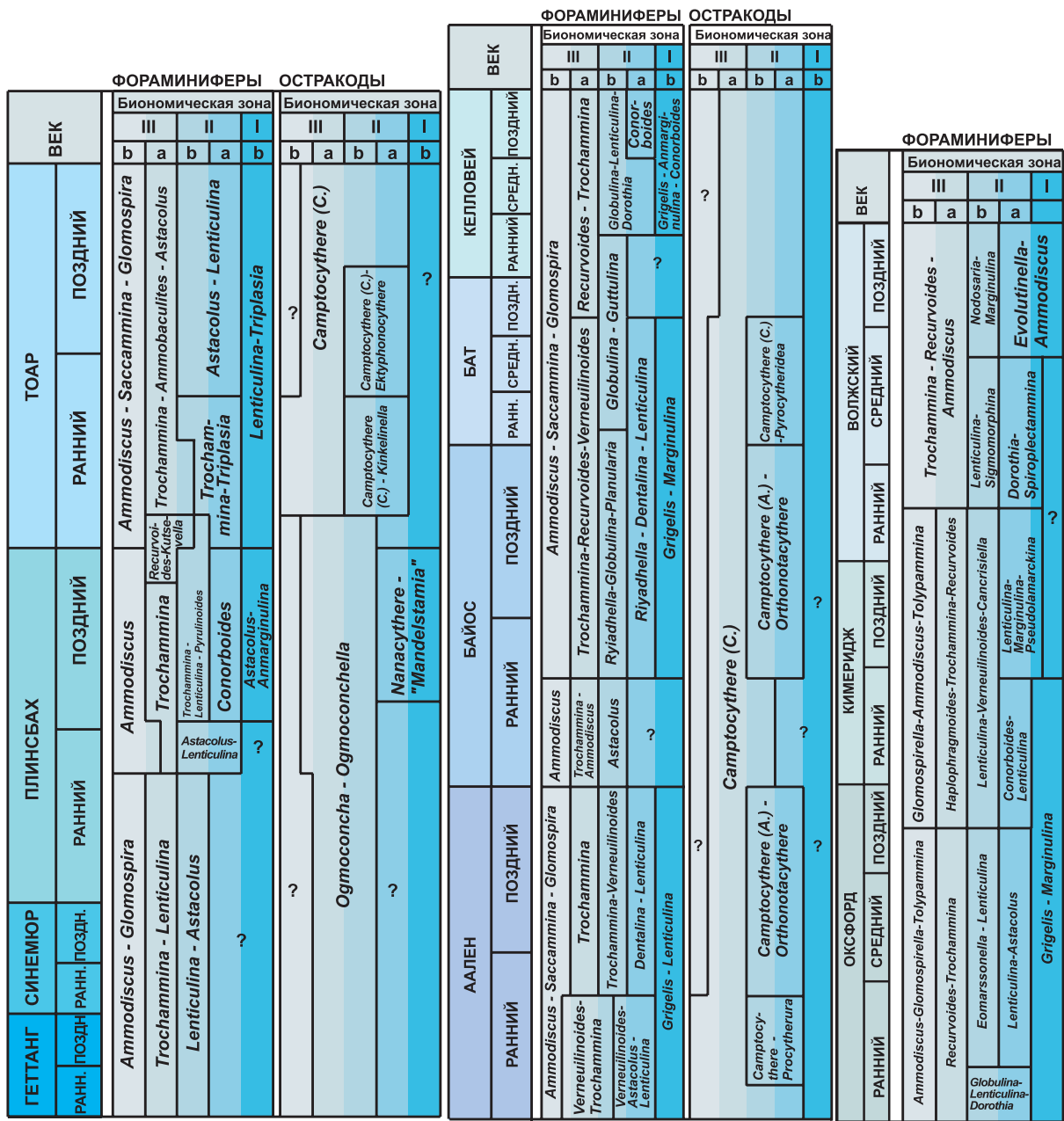


Рис. 63. Принципиальная модель распределения ассоциаций микрофауны (катен микрофауны) по биономическим зонам в юрских бассейнах Арктики. III – верхняя сублитораль, II – средняя сублитораль, I – нижняя сублитораль.

ления зрелых сообществ двустворок (рис. 65).

Рассмотрены пути морфогенеза раковин аммонитов на раннем этапе развития подсемейства *Cardioseratinae* – в позднем бате. Установлены отдельные ступени развития подсемейства, отвечающие фазам *craniocephaloide*, *variabile* и *calyx*, на протяжении которых формировались разные морфологические черты раковины. **Намечены филогенетические тренды среди позднебат-**

ских кардиоцератин. Показано, что последние и привели к всплеску видовой разнообразия в раннем келловее.

Существенно скорректированы представления о начальном (байосском) этапе развития белемитов бореального семейства *Cylindroteuthididae*. Установлено, что гипотеза, связывающая зарождение подсемейства *Cylindroteuthidinae* с нижним байосом северо-западной Палеопацифики, оши-

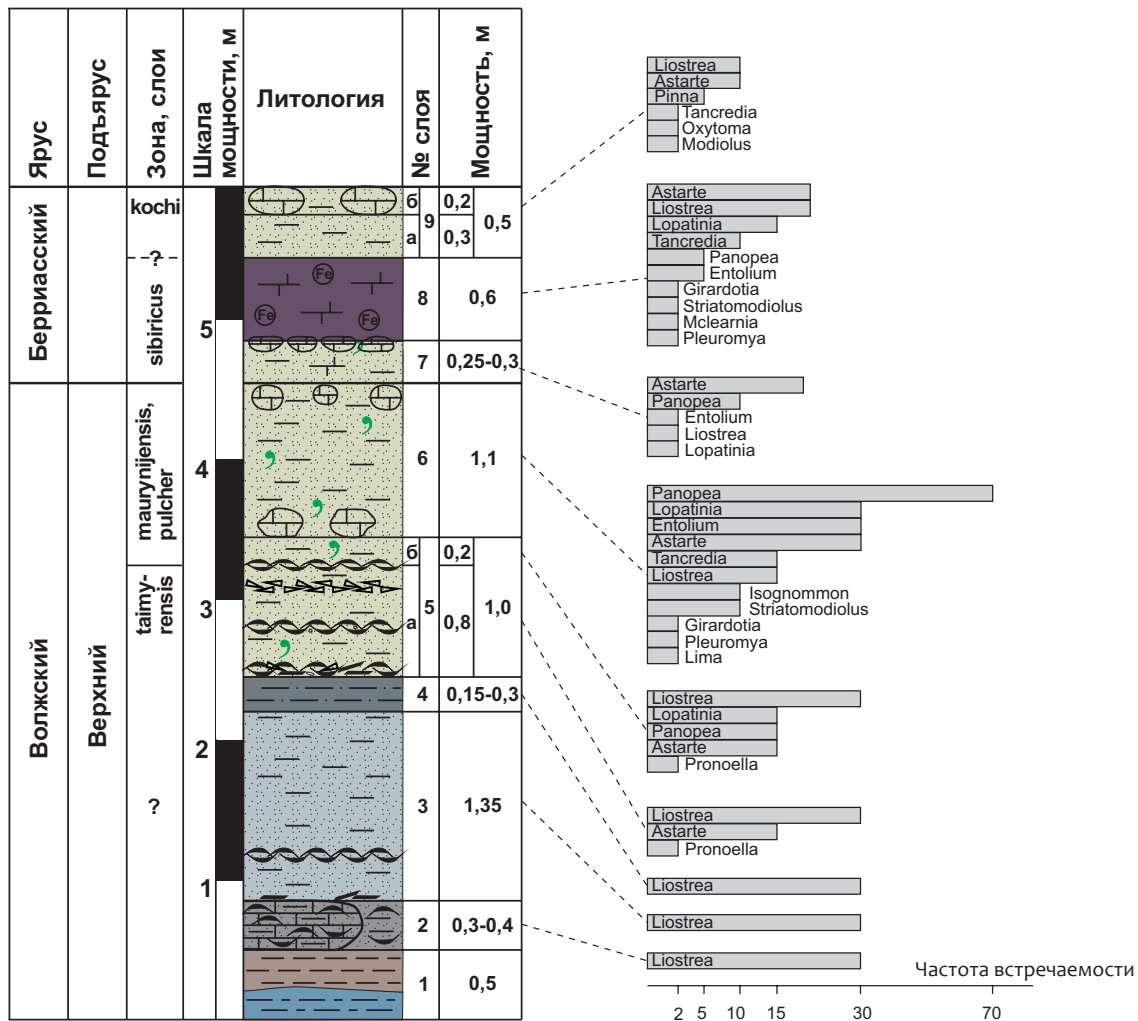


Рис. 65. Родовая структура сообществ волжско-берриасских двустворок (бассейн р. Маурунья, Приполярный Урал).

бочна: роствр, считавшийся древнейшим представителем таксона *Cylindroteuthis*, переопределен как представитель семейства *Megateuthididae*. **Верхний байос – это наиболее древние отложения, в которых доказано присутствие роствров *Cylindroteuthis*.** Такие местонахождения установлены в Арктике (арктическая Канада, Восточная Гренландия, Сибирь). **Анализ распространения белемнитов позволил предположить, что в дальневосточных морях в байосском веке обитали только представители семейства *Megateuthididae* (роды *Megateuthis*, *Mesoteuthis*, *Paramegateuthis*). Позднебайосские ассоциации головоногих моллюсков по составу здесь существенно отличались от арктических.** В частности, новые бореальные семейства аммонитов (*Cardioceratidae*) и белемнитов (*Cylindroteuthididae*) в них отсутствовали.

Проникновение *Cylindroteuthididae* в дальневосточные акватории вероятнее всего в конце бата–начале келловя (рис. 66). Это событие могло быть связано с крупной бореальной трансгрессией. В связи с обнаружением на о. Хонсю роствра *Cylindroteuthis* в одной формации с бореальными аммонитами *Kerplerites* (*Seymourites*) из семейства *Kostoceratidae* предполагается, что в конце бата – начале келловя холодное течение из Арктики достигало бассейна Тетори (Япония).

Анализ данных по изотопам кислорода, полученных для пограничных юрско-меловых отложений в разрезах бореального (п-ов Нордвик, Северная Сибирь – роствры белемнитов) (рис. 67) и тетического типов (Бродно, Западная Словакия и Puerto Escaño, Южная Испания – известняк), показал, что в сибирских разрезах интервал от

оксфорда до низов рязанского яруса характеризуется постепенным уменьшением значений $\delta^{18}\text{O}$ (от +1,6 ‰ в оксфорде до значений между +0,3 и -0,8 ‰ в верхневолжском подъярусе и низах берриаса). Этот тренд, который ранее был установлен в разновозрастных отложениях Русской платформы и в тетических разрезах, соответствует либо постепенному климатическому потеплению, либо уменьшению содержания $\delta^{18}\text{O}$ в морской воде. Если предположить, что кислородно-изотопный состав арктических (бореальных) и тетических морей был схож, тогда различия в значениях изотопов кислорода будут указывать на разницу в температурах между этими бассейнами. Различия в 7–9 °С, установленные между ними для оксфорда, уменьшаются по направлению к границе юры и мела, свидетельствуя о значительном уменьшении широтного климатического градиента в течение поздней юры.

Одноклеточные водоросли динофлагелляты являются важным компонентом микропланктона. Кроме того, их цисты (дингоцисты) разносятся ветром, поэтому широко представлены в палинологических комплексах. Совместное присутствие диноцист в палинологических спектрах со спорами и пылью открывает большие возможности для детальной корреляции морских и континентальных толщ. Возможность детального расчленения отложений на основе изменений в комплексах диноцист определяется достаточно высокими, как у многих других планктонных организмов, темпами эволюции и повсеместным географическим распространением динофлагеллят. По материалам разрезов валанжина и готерива, расположенных на севере Западной Сибири и в Хатангской впадине, изучена морфология сибирских видов динофлагеллят рода *Muderongia*. В ходе исследования было установлено, что непрерывного морфологического ряда между видами *M. australis* и *M. mcwhaei* не существует. Было исследовано стратиграфическое и географическое распространение видов рода *Muderongia* как по сибирским материалам, так и по литературным данным. Первые представители рода *Muderongia* появились в поздней юре. В титоне и раннем берриасе они обнаружены в основном в районах Средиземноморья и атлантического

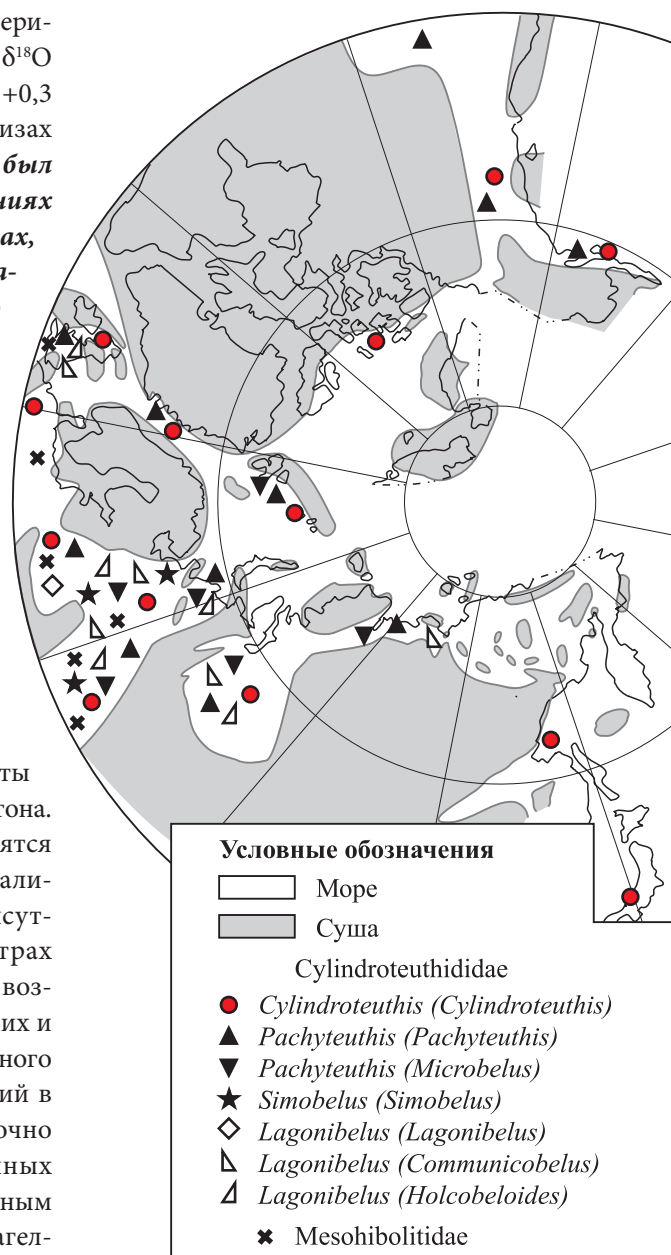


Рис. 66. Распространение белемнитов (Cylindroteuthididae) в бореальных и смежных с ними бассейнах в келловее.

побережья Северной Америки, что, возможно, объясняется изолированностью Тетического и Бореального бассейнов в это время. С открытием проливов в позднем берриасе и валанжине эти диноцисты распространились севернее. Об этом свидетельствуют их находки в арктической Канаде, Норвегии и Приполярном Зауралье. В валанжине увеличивается разнообразие этого рода, а в готериве наблюдается его расцвет:

reticulata), так и типичные валанжинские виды (*Trichodinium speetonense*, *Aprobolocyta galeata*). Такая ситуация характерна для этапа развития раннемеловых альгофлор (валанжин–начало готерива): разнообразие диноцист и количество валанжинских видов среди них постепенно увеличиваются, что и наблюдается выше по разрезу. Появляются *Oligosphaeridium complex*, *Dingodinium cerviculum*, *Apteodinium maculatum*, *Muderongia australis*, *M. tomaszowensis*, *Cribroperidinium muderongense*, *C. orthoceras*, *Aldorfia sibirica* и др. С другой стороны, в нижней части разреза восстанавливаются обстановки относительного глубоководья, приближенного к берегу. Ассоциации диноцист здесь не очень разнообразны, роды представлены 1–2 видами. В основном это проксиматные формы семейств Gonyaulacaceae и Pareodiniaceae. Бедность сообществ диноцист, возможно, связана с низкой температурой воды, так как данная область Сибирского палеобассейна находилась в зоне непосредственного

влияния холодных арктических течений. Для средней части раннего валанжина характерно достаточно частое чередование обстановок умеренных глубин и мелководья, удаленного от берега. Количество и разнообразие диноцист увеличивается. **Возможно, это связано с лучшим прогревом воды в более мелководной зоне и более благоприятными условиями для развития динофлагеллят, что и повлекло за собой всплеск видообразования.** В конце раннего валанжина разнообразие диноцист снова сокращается, их ассоциации по структуре сходны с ассоциациями из нижней части разреза, что отражает небольшое углубление палеобассейна. Следует отметить, что исчезают юрские и берриасские формы (*Sirmiodinium grossii*, *Wallodinium kturzschii*, представители *Gochteodinia* и *Pareodinia*). **Таким образом, установлено, что динамика таксономического разнообразия микрофитопланктона в ранневаланжинском Сибирском палеобассейне отражает как эволюционные тенденции, так и**

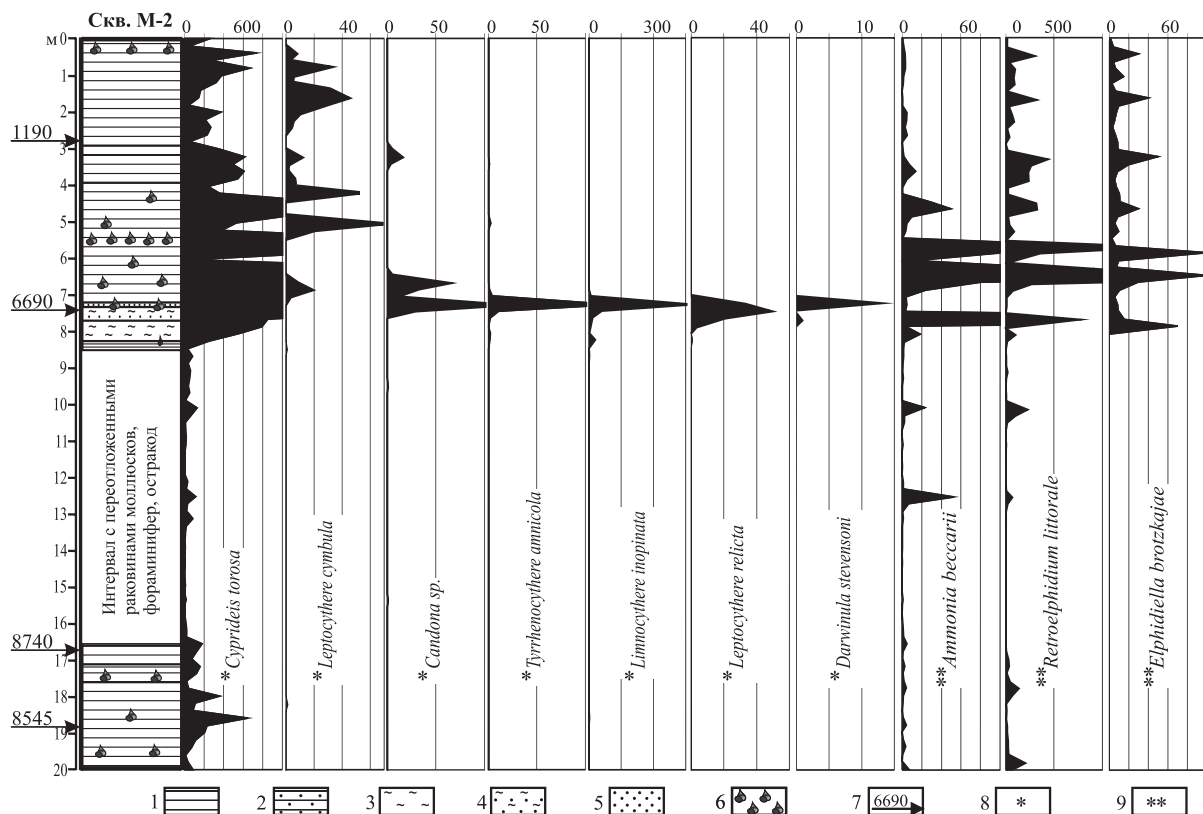


Рис. 68. Количественное распределение фораминифер и остракод по разрезу голоценовых отложений Аральского моря. 1–5 – литологический состав: 1 – глина, 2 – глина опесчаненная, 3 – алеврит, 4 – алеврит песчанистый, 5 – песок; 6 – раковины моллюсков; 7 – положение образцов, датированных ¹⁴C методом, и их возраст; 8, 9 – микрофауна: 8 – остракоды, 9 – фораминиферы.

смену палеообстановок. Разнообразие диноцист значительно возрастает от умеренно-глубоководной зоны к мелководью. Это правило справедливо и для гониаулякоидных и хоратных форм, хотя они часто рассматриваются как показатели глубоководных обстановок. При смене обстановок на менее благоприятные сокращение разнообразия происходит за счет более древних форм. Более молодые прогрессивные виды продолжают существование в обновленных ассоциациях.

Новые данные, полученные в процессе изучения позднечетвертичных сообществ микрофауны (фораминиферы, остракоды) из внутренних водоемов юга Западной Сибири, Тургай и Арала, подтверждают, что в отложениях атлантического оптимума голоцена фиксируются следы миграции микрофауны из Арало-Каспийской области на юг Западной Сибири (рис. 68) – следствие катастрофических наводнений. Хронологический рубеж перемива аральских осадков (6690 тыс. лет назад) совпадает со временем появления аральских фораминифер на юге Западной Сибири.

Установлена общая закономерность развития сообществ фораминифер для всех межледниковых голоценовых бассейнов Западной Сибири. Начальные этапы развития каждого микрофаунистического комплекса характеризуются появлением холодноводной ассоциации фораминифер, типичной для стадии ингрессионного заполнения переуглубленных зон суши морскими водами при общем низком стоянии уровня океана (рис. 69).

Изучено распространение динофлагеллят в олигоценных и миоценовых отложениях Западной Сибири. Впервые установлены интервал распространения диноцист рода *Pseudokomewuia* в осадках Западной Сибири (поздний олигоцен – ранний миоцен) и диапазон их максимального развития и распространения (в начале журавского времени) в прибрежной южной части Туртасского

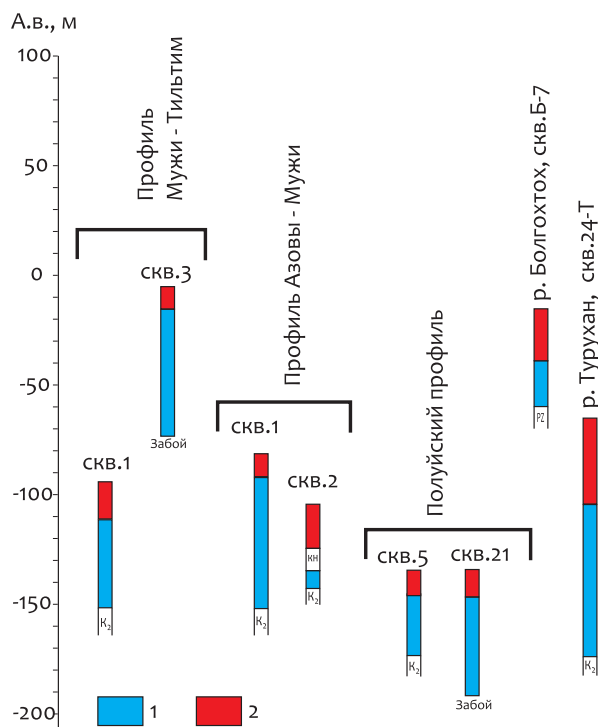


Рис. 69. Закономерность смены фораминиферовых сообществ в обском комплексе на севере Западной Сибири. Ассоциации фораминифер: 1 – холодноводная; 2 – тепловодная.

озера-моря. Реконструкция климата по наземной растительности, оценка температуры воды палеобассейна по результатам минералогического анализа дают основание полагать, что обнаруженные диноцисты были тепловодными организмами. Изучение морфологии диноцист позволяет заключить, что обнаруженные сообщества диноцист не являются солоноватоводными, хотя и известно, что в раннем и позднем олигоцене на прилегающих к Западной Сибири территориях (Тургай, Казахстан) существовали бассейны с пониженной соленостью.

Палеобиология докембрия

Руководители – акад. Г. А. Заварзин (Институт микробиологии РАН)
и акад. А. Ю. Розанов (Палеонтологический институт РАН)

3.1. Группа акад. А.Ю. Розанова (ПИН РАН) в проекте «Бактериально-палеонтологическое изучение архейско-протерозойских пород» продолжала изучение микрофоссилий древних кор выветривания и вулканогенно-осадочных пород архея и протерозоя зеленокаменных поясов различных регионов. В ходе многолетних работ по данной тематике стало очевидным, что все попытки реконструкции древнейшей – архейско-раннепротерозойской – истории биосферы Земли должны быть тесно связаны с изучением древнейших осадочных пород. Осадочные породы – наиболее эволюционирующие элементы земной коры, которые способны воспринимать, записывать и сохранять на миллиарды лет информацию как о собственной истории, так и о развитии других геосфер (атмосферы, гидросферы и биосферы). **Именно поэтому осадочные породы являются основными историческими документами в геологии и бактериальной палеонтологии, они ясно и определено отражают развитие Земли, а также ее недр.** сновными и, пожалуй, единственными индикаторами условий континентального осадконакопления, а значит и континентальных обстановок и условий, в которых происходило развитие биосферы, являются коры выветривания. Выветривание происходило на Земле всегда (по крайней мере, с момента образования горных пород). **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.**

В связи с этим продолжалось исследование архейских и протерозойских кор выветривания Карелии и Кольского п-ва. **В результате проведенных исследований подтверждено, что уже в**

раннем докембрии существовало морфологическое разнообразие бактериальных форм жизни. Новые интересные данные были получены из древнейших кор выветривания возрастом около 2,45 млрд лет из скважины, пробуренной норвежскими коллегами по Международной программе континентального бурения (ICDP). Скважина расположена в Мончегорском районе Кольского п-ва. Были обнаружены фоссилизированные остатки очень высокоорганизованных для того времени форм (рис. 70). Эти формы местами сливаются с породой, местами погружаются в породу, а иногда создается впечатление, что вся вмещающая порода буквально пронизана подобными формами, поэтому можно считать, что в этом случае мы имеем дело с прижизненным захоронением, а не с более поздним загрязнением. Найденные структуры, судя по морфологии, по всей видимости, относятся к красным или зеленым водорослям. Точнее говорить пока преждевременно. Но точная систематическая принадлежность этих находок не столь важна. Главное – они относятся к эвкариотам. Причем это не просто эвкариоты, а многоклеточные формы³¹. **Таким образом, в раннем докембрии микроорганизмы, бактерии, возможно, цианобактерии и даже, возможно, эвкариоты, сопровождали и способствовали образованию кор выветривания. Значит, можно говорить о колонизации суши минимум микробами уже в это время.**

Вулканогенные и вулканогенно-осадочные породы (к которым и приурочены поверхности раздела вулканогенная порода–вода) архейских зеленокаменных поясов Западной Гренландии, Южной Африки и Австралии являются самыми древними земными породами, в которых об-

³¹ Обнаружение многоклеточных форм в протерозойских корах выветривания при проблематичности (см. Направление 2.11) находок многоклеточных в морских обстановках протерозоя заставляет скорректировать представление о морских обстановках как первичном биотопе многоклеточных форм.

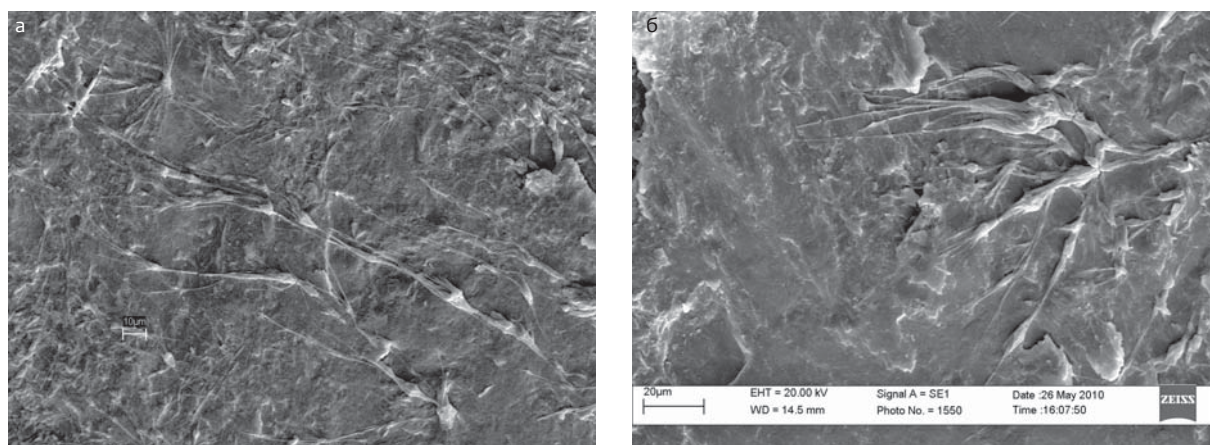


Рис. 70. Ископаемые водорослеподобные организмы (Rhodophyta ?) из раннепротерозойской (около 2,4 млрд лет) коры выветривания Карелии.

наружены микрофоссилии. Наиболее древние ископаемые микроорганизмы описаны из мезоархейских пиллоу-лав (или подушечных лав) зеленокаменного пояса Барбетон в Южной Африке. Предполагается, что микробная жизнь заселила эти подводные вулканические породы сразу после их извержения около 3,5 млрд лет назад.

Пиллоу-лавы, как известно, образуются при подводном излиянии базальтовых лав. Размер «подушек» может достигать нескольких метров. В разрезе «подушек» отчетливо видны внешняя быстро застывшая стекловатая корка и более раскристаллизованное внутреннее ядро, нередко имеющее радиальную отдельность. Промежутки между лавовыми «подушками» заполнены либо осадочным материалом, либо продуктами разрушения лав – мелкими стекловатыми обломками. Ископаемые бактериальные комплексы различных частей пиллоу-лав прежде не сопоставлялись. **Сравнение микрофоссилий стекловатого обрамления пиллоу-лав раннего палеопротерозоя с микрофоссилиями современных пиллоу-лав показало, что можно говорить о присутствии довольно разнообразного ископаемого микробного комплекса в базальтовых стеклах пиллоу-лав, как современных, так и раннепротерозойских.** Исследования проводились на примере прокариотных комплексов межподушечного вещества, краевых и внутренних частей «подушек» нижнепротерозойских базальтовых пиллоу-лав суйсарской свиты (стратотипа для людиковийского горизонта карельского комплекса) нижнего протерозоя Центральной Карелии (рис. 71).

Образование пиллоу-лав суйсарской свиты, очевидно, связано с многократными подводными извержениями, в результате которых ранее образованные пиллоу-лавы перекрывались продуктами более поздних извержений. Распределение микрофоссилий в пиллоу-лавах свидетельствует о том, что наиболее благоприятные условия для развития и процветания жизни были в осадке на поверхности пиллоу-лав, за счет которого и был сформирован межподушечный материал. Краевая часть пиллоу-лав, граничащая с осадком, также была довольно благоприятна для развития микроорганизмов. **Таким образом, проведенные исследования подтверждают предположение, что практически все древнейшие вулканогенные породы перспективны для бактериальной палеонтологии и что наиболее благоприятные условия для развития и процветания жизни были в осадке на поверхности пиллоу-лав.**

3.2. В ходе выполнения проекта «Становление скелетных организмов» (рук. к.б.н. П.Ю. Пархаев, ПИН РАН) подведен промежуточный итог многолетнему изучению кембрийской фауны Сибирской платформы. **Показано, что Лено-Алданский регион в раннем кембрии являлся областью с наиболее высоким биоразнообразием скелетной фауны, а также крупнейшим центром происхождения и ранней диверсификации многих групп скелетных организмов.** На основе анализа оригинальных сборов и литературных данных издана монография: Розанов А.Ю., Пархаев П.Ю., Демиденко Ю.Е. и др. «Ископаемые из стратотипов ярусом нижнего

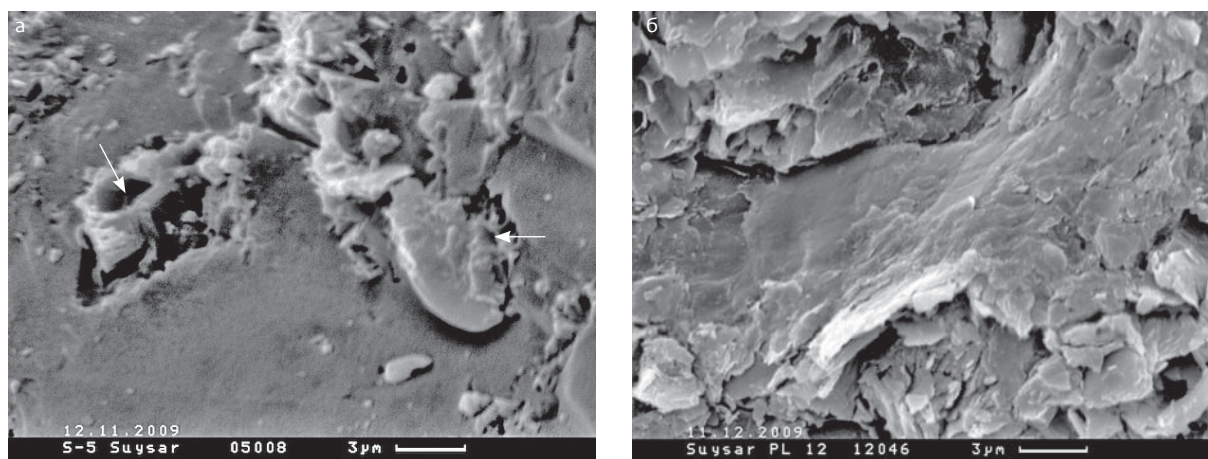


Рис. 71. Ископаемые прокариоты из нижнепротерозойских базальтовых пиллоу-лав. а – краевая часть подушек с межподушечным материалом – следы нитевидных форм (стрелкой отмечено отверстие в породе); б – краевая зона подушек – следы биопленки.

кембрия». М.: ПИН РАН, 2010. 228 с., содержащая описание изученных таксонов и атлас ископаемых организмов. На 62 фототаблицах изображены 519 экземпляров основных видов ископаемой фауны и флоры Лено-Алданского района Сибирской платформы. Все фотоизображения оригинальны и выполнены авторами монографии, большинство из них основано на новейших сборах палеонтологического материала и публикуются впервые.

Проведена ревизия кембрийской мелкоракочной фауны местонахождения Мейшучунь (восток провинции Юньнань, Китай) – классического разреза для стратиграфии и палеонтологии кембрия Китая, стратотипа мейшучунского региона. Результаты оформлены в виде монографии: Parkhaev P.Yu., Demidenko Yu.E. «*Zooproblematica and Mollusca from the Lower Cambrian Meishucun Section (Yunnan, China), and Taxonomy and Systematics of the Cambrian Small Shelly Fossils of China*», в которой описаны 66 видов 52 родов зоопроблематик и моллюсков. В ходе работы составлен аннотированный список видов мелкоракочной фауны, описанных из кембрийских отложений Китая, включающий 744 номинальных названия видовой группы (из них 502 вида – зоопроблематики, 228 – моллюски, 14 – другие группы). Установлено, что из 502 рассмотренных видов зоопроблематик валидными являются 229 форм, из которых 87 видов отнесены к этой категории условно, а из 228 рассмотренных видов моллюсков валидными можно считать 96. Таким образом, номинальное видовое биоразно-

образие кембрийской мелкоракочной фауны Китая завышено более чем вдвое по сравнению с реальным биоразнообразием из-за значительного числа синонимичных таксонов, а также описаний по экземплярам неудовлетворительной или фрагментарной сохранности, лишенным диагностических признаков, или описаний, не удовлетворяющих прочим требованиям пригодности.

Брюхоногие моллюски рода *Aldanella* (брюхоногие моллюски) широко распространены в отложениях раннего кембрия многих регионов мира. Массовость находок и приуроченность их к относительно узкому стратиграфическому интервалу делает алданелл удобным инструментом при решении задач по расчленению и корреляции нижнекембрийских толщ в глобальном масштабе (в рамках концепции GSSP для конструирования международной стратиграфической шкалы в целом). Очевидно, что для успешного решения биостратиграфических задач нужно опираться на выверенную таксономию, для чего проведена таксономическая ревизия рода *Aldanella*. Из 14 номинальных видов валидными признаны 5, один вид описан как новый. Восемь видовых названий рассматриваются как младшие синонимы, один вид исключен из состава рода. Переописаны все валидные виды, уточнено их стратиграфическое и географическое распространение. Результаты оформлены в виде монографии, где на основе ревизованной морфологии и таксономии видов с учетом уточненных данных по их распространению

обсуждаются проблемы систематического положения, происхождения и эволюции рода *Aldanella*.

3.3. Целью проекта «Гипергенное минералообразование – индикатор условий существования континентальных экосистем 2,8–1,9 млрд лет назад» (рук. д.г.-м.н. С.М. Фелицын, ИГиГД) являлась реконструкция первичного минерального состава кор выветривания и содержания ведущих элементов в дренажных растворах на Балтийском щите в раннем протерозое. Для этого проведен отбор образцов из профилей выветривания с возрастом 2,4 и 2,2 млрд лет в Ципрингской структуре в Северной Карелии (часть образцов передана в ПИН РАН для микропалеонтологических исследований), а также продолжены эксперименты по лабораторному моделированию палеопротерозойских условий химического выветривания на примере выщелачивания пород гранитоидного состава в различных условиях (совместно с Институтом эволюционной физиологии и биохимии РАН, Санкт-Петербург). В 2010 г. проведено 16 серий экспериментов при рН растворов от 3 до 10 в различных средах – окислительной и нейтральной (в среде Ar), время взаимодействия раствор/порода – от 10 секунд до одного года. Полученные выщелоки проанализированы с помощью методов индуктивно связанной плазмы и атомной адсорбции. Выявленное распределение щелочных и щелочноземельных элементов в отдельных кристаллах плагиоклазов и калиевых шпатов, подвергавшихся воздействию закисленных современных атмосферных осадков в течение 50–200 лет, **свидетельствует о протекании низкотемпературных ионно-обменных реакций типа щелочного метасоматоза³² при омывании минералов водами атмосферных осадков (метеорными водами). При этом калий является наиболее мобильным элементом:** в ходе лабораторного эксперимента на инициальных стадиях химического разложения гранитоидов в растворах дренажных вод получена величина отношения $K/Na > 1,0$ при времени взаимодействия порода/раствор от 10 мин до 10^5 мин. В ходе метасоматоза позиции калия в решетке калиевых полевых шпатов замещаются натрием и кальцием. Биотит

³² Ср. Направление 2.11, отчет акад. Н.Л. Добрецов, ИГМ СО РАН; к.г.-м.н. А.А. Постников и к.г.-м.н. Д.В. Гражданкин, ИНГиГ СО РАН.

из выветриваемых блоков пород гранитоидного ряда практически не изменяется, поскольку чешуйки биотита удаляются эоловой дефляцией. **Таким образом, установлены главные закономерности формирования дренажных растворов на начальных стадиях кислотного химического выветривания гранитоидов.**

Также изучено распределение микроэлементов в минералах группы железа (гетит, гидрогетит, магнетит и гематит) различного возраста – от палеопротерозоя до современных. Сравнение распределения редкоземельных элементов в палеопротерозойских профилях континентального химического выветривания, минералах группы железа различного возраста с распределением таковых в экспериментальных выщелоках **позволило выявить важные особенности геохимии редкоземельных элементов в гипергенных условиях: увеличение устойчивости хлоридных и сульфатных комплексов лантаноидов от Li до La в водных растворах имеет следствием формирование специфического спектра редкоземельных элементов в аутигенных минералах палеопротерозойских кор выветривания, отличного от такового в их фанерозойских и современных аналогах.**

Поскольку данные по распределению редкоземельных элементов в оксидах и сульфидах железа различного возраста **свидетельствуют об определяющей роли гидрооксидов железа в транспорте легких редкоземельных элементов в гипергенных условиях на протяжении всей истории Земли,** становится обоснованным предположение о выносе легких редкоземельных элементов из раннедокембрийских профилей выветривания на оксидах железа, **иными словами, окислительная среда при образовании кор химического выветривания в континентальных обстановках минимум 2,4 млрд лет назад, чем обосновывается ранее выдвинутое группой А.Ю. Розанова в рамках проекта «Происхождение и эволюция биосферы»³³ предположение о формировании окислительных обстановок на Земле уже в раннем протерозое.**

³³ См. «Происхождение и эволюция биосферы. Важнейшие результаты 2004–2007 гг.» / Под ред. Н.Л. Добрецова, Г.А. Заварзина, Н.А. Колчанова, А.Ю. Розанова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 192 с. Направление 4, проект «Бактериально-палеонтологическое изучение архейско-протерозойских пород», отчет А.Ю. Розанова (ПИН РАН).

Карбонаты легких редкоземельных элементов были обнаружены как в палеопротерозойских профилях Балтийского щита, так и в остаточном материале при лабораторном выщелачивании содержащих ортит гранитоидов. **Образование карбонатов легких редкоземельных элементов (минералы группы паризита-бастнезита) при разрушении ортита позволяет использовать данную минеральную фазу для определения возраста гипергенных процессов с помощью Sm-Nd систематики³⁴.**

3.4. В ядрах 15 скважин, пробуренных по плану Международной программы континентального бурения (ICDP) на территории Кольского полуострова и Карелии, удалось собрать коллекцию из 63 образцов строматолитов, перекрывавшую границу архей-протерозой. Коллекция была изучена в ходе проекта «Микробиальные сообщества раннего докембрия: состав, распространение, условия существования, стратиграфическое значение» (рук. д.г.-м.н. В.Н. Кожевников, ИГ Кар. НЦ РАН). В шлифах большой площади под оптическим микроскопом изучались детали строения строматолитовых построек, помогающие в их диагностике (рис. 72). В разрезах буровых скважин определены строматолитовые сообщества, характерные для нижней части людиковийского (низы заонежского горизонта) и верхней части ятулийского надгоризонтов региональной стратиграфической шкалы. Для ятулия достоверно установлены строматолиты из 4 «био-стратиграфических» единиц (снизу вверх): слоев с *Omachtenia kintsiensis*, слоев с *Sundosia*, слоев с *Butinella* и слоев с *Calevia ruokanensis* (рис. 73). По выявленным строматолитовым сообществам сделаны корреляция скважин в Онежском синклинории (Карелия) и сопоставление со скважинами, пробуренными на Кольском п-ве (Печенга и Имандра-Варзуга). Показано отличие ятулийских строматолитовых сообществ от людиковийских.

Проведен поиск биогенных структур и эвапоритовых минералов (сульфатов). В результате в обычных петрографических шлифах под сканиру-

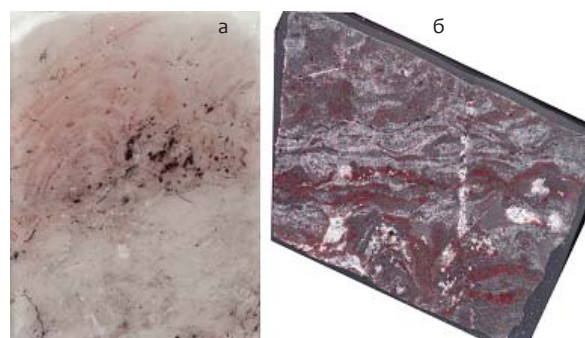


Рис. 72. Структура строматолитовых наслоений в шлифах. а – желваковые постройки из колосьекской свиты: людиковий, Печенга, Кольский полуостров; б – пластовые и столбчатые постройки из верхнеонежского подгоризонта ятулия: Онежский синклинорий, Карелия.

НАДГОРИЗОНТ	ГОРИЗОНТ	ПОДГОРИЗОНТ	ТОЛЩА СЛОИ С ФИТОЛИТАМИ	ЛИТО-ЛОГИЧЕСКАЯ КОЛОНКА	МОЩНОСТЬ (м)	ФИТОГЕННЫЕ ПОСТРОЙКИ	
ЛЮДИКОВИЙ		sn			>10	<i>Calevia ruokanensis</i> , <i>Djulmekella sundica</i>	
ЯТУЛИЙСКИЙ	ОНЕЖСКИЙ	ВЕРХНИЙ (on ₂)	on ₂ ^b		9	<i>Butinella boreale</i> , <i>Calevia olenica</i> , <i>Stratifera ordinata</i>	
			on ₂ ^a		58		
		НИЖНИЙ (on ₁)	B		54		
			A	on ₁ ^d		130	<i>Omachtenia kintsiensis</i> , <i>Carelozoon jatulicum</i> , <i>Palia septentrionatis</i>
				on ₁ ^c		60	<i>Sundosia mira</i> , <i>Carelozoon metzgerii</i>
				on ₁ ^b		42	<i>Nucleophyton confertum</i> , <i>Osagia genulna</i>
				on ₁ ^a		140	<i>Lukanoa completa</i> , <i>L. simplicis</i>
СЕГО-ЗЕРСКИЙ	Sg ₂	C		20			
		B		9			

Рис. 73. Расчленение ятулийского надгоризонта (онежский горизонт) на слои с *Litophyta* (сверху вниз): верхний подгоризонт – слои с *Calevia ruokanensis* (b), слои с *Butinella* (a); нижний подгоризонт – слои с *Omachtenia kintsiensis* (d), слои с *Sundosia* (c), слои с *Nucleophyton* (b), слои с *Lukanoa* (a).

³⁴ Sm-Nd систематика – это распределение в породе или минерале изотопов редкоземельных элементов самария и неодима, используемое как для определения возраста породы, так и для изучения ее геологической истории.

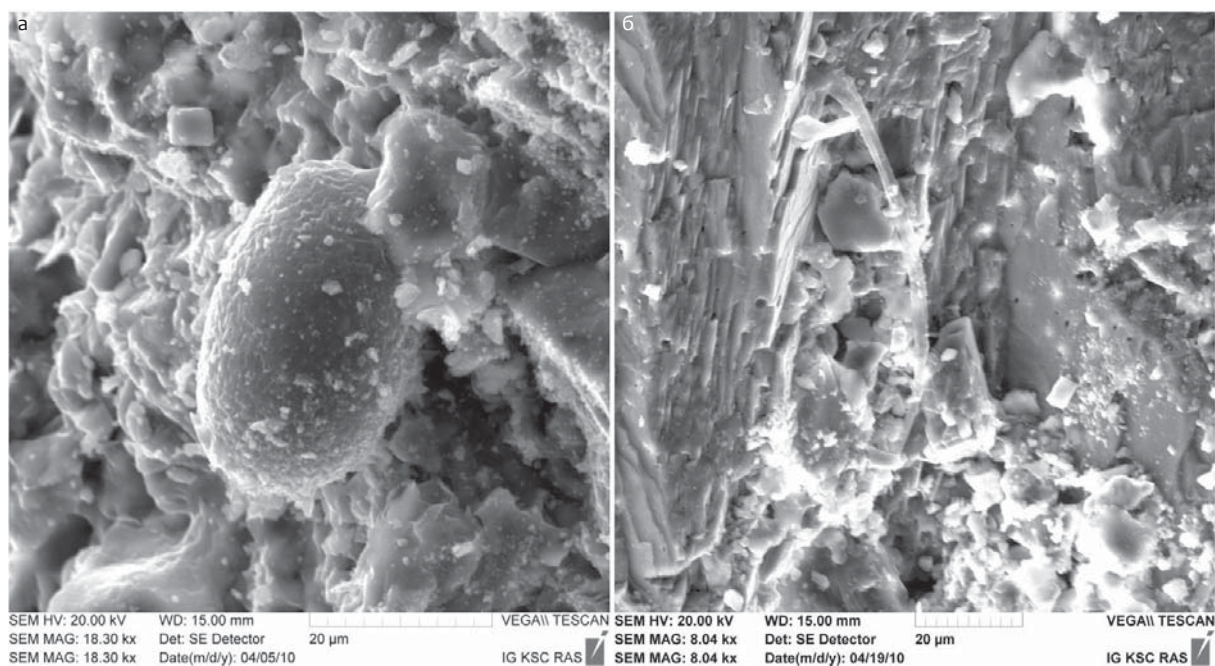


Рис. 74. Объекты, похожие на фоссилизованные микроорганизмы. а – сферические (коккоидные?), б – нитчатые (цианобактерии?). Фото СЭМ.

ющим электронным микроскопом, оборудованным микроанализатором (SEM TESCAN VEGA II LSH), обнаружены объекты, похожие на фоссилизованные микроорганизмы (рис. 74), и сохранившиеся зерна сульфатов (ангидрита и барита).

Проведено изучение палеопротерозойских строматолитов Карелии и Кольского полуострова методами оптической и сканирующей электронной микроскопии, а также определение изотопного состава карбонатного углерода и кислорода. **В итоге выявлено сходство палеопротерозойских строматолитов Карелии с современными микробными матами, формирующимися в условиях гиперсоленых лагун Вермела в Бразилии, как по структуре, так и по изотопному составу карбонатного углерода – обогащение доломита в палеопротерозойских строматолитах тяжелым изотопом углерода ($\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ до 9,69‰ vs PDB) оказалось близким к таковому у построек, формируемых современными микробными матами из гиперсоленой лагуны Вермела.** Это поможет реконструировать фациальные условия палеопротерозойского строматолитообразования в Онежском синклиории.

В ходе электронно-микроскопических исследований (SEM-EDX) обнаружены многочисленные

свидетельства микробной активности, сохранившиеся внутри карбонатной породы палеопротерозойского возраста, например, фрагменты деформированных пленок экзополимерного вещества (EPS) (рис. 75).

Сравнительное изучение кернов ранее пробуренных и новых скважин позволило существенно дополнить перечень сообществ фитогенных построек с целью описания родового и видового составов строматолитов, совершенствования классификации фитогенных построек, в том числе и с учетом других проявлений раннедокембрийской биоты (микрофоссилии, акритархи, онколиты, катаграфии, признаки клеточных структур, органическое вещество) (рис. 76). В ходе экспедиционных работ летом 2010 г. на территории центральной и южной Карелии в северной части оз. Суоярви в доломитах онежского горизонта ятулия обнаружены строматолиты, диагностированные как *Stratifera janisjarvica* Mak., 1983 (рис. 77, а) и *Carelozoon jatulicum* Metzger, 1924 (рис. 77, б), характерные для нижнего подгоризонта (слои с *Omatchtenia kintsiensis*). **Ряд местонахождений и отдельные территории, содержащие уникальные раннедокембрийские окаменелости, предложен для включения их в список особо охра-**

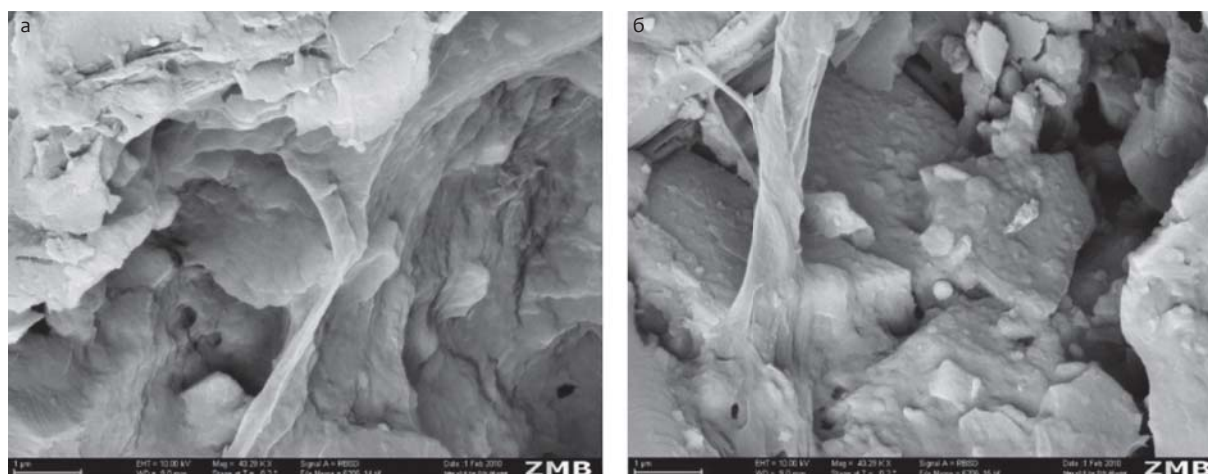


Рис. 75. Деградировавшее вещество цианобактериального мата (EPS) из строматолитов палеопротерозоя (куетсъярвинская свита). Печенга (Кольский полуостров). Фото СЭМ.

няемых природных объектов как геологических памятников природы.

3.5. Появление почвенного покрова свидетельствует о формировании полноценного, автономного от биомассы морских организмов, континентального сектора биосферы. В ходе проекта «**Эволюция процессов выветривания и педогенез в неопротерозое**» группой чл.-корр. РАН А.В. Маслова (ИГГ УрО РАН) продолжено исследование тафономических, палеоэкологических и геомикробиологических характеристик экосистем почв неопротерозоя. Проведены детальные полевые седиментологические исследования горизонтов развития ископаемых рифейских палеопочв из осадочных последовательностей бедерышинской подсвиты верхнего рифея и басинской свиты верхнего венда (разрезы вдоль автотрассы Уфа-Инзер, по руч. Зиган, в окрестностях д. Искусшта, г. Юрюзань и пос. Инзер). В окрестностях д. Искусшта в бассейне р. Лемеза (бедерышинская подсвита зильмердакской свиты верхнего рифея) по макроскопическим признакам в полевых условиях установлена и послойно описана последовательность примитивных палеопочв, в которой выделен «шаркраукский» (по протекающему вблизи ручью) тип палеопочв. **Шаркраукский педотип (рис. 78), приуроченный к маломощным пластам тонкослоистых песчаников, проникает на глубину до 6 см и представлен исключительно выветрелым материнским материалом с блоковой отдельностью, характеризующим первые стадии почвообразования.**

В составе горизонта с шаркраукским педотипом, в свою очередь, выделяются два подгоризонта, которые можно рассматривать как зачатки будущих почвенных горизонтов³⁵. Подгоризонты ясно различаются степенью сохранности реликтовой структуры: верхний подгоризонт разбит трещинами, но слоистая почвенная структура в нем практически не сохранилась. В нижнем подгоризонте система трещин, заполненная брекчией, в сочетании с хорошо сохранившейся слоистостью, обусловила своеобразное плитчато-блоковое строение. **В целом подгоризонты шаркраукского педотипа характеризуют недифференцированный примитивный почвенный профиль.**

К числу характерных диагностических признаков палеопочв относятся структурные характеристики: стратификация на почвенные горизонты, плитчато-блоковая отдельность песчаников и алевролитов, слепки трещины высыхания и текстуры деформации (см. рис. 78). Другим важным диагностическим признаком палеопочв является характерная темная красновато-серая (5YR7/2–8/3 по цветовой системе Манселла) и желтовато-серая (2.5Y7/2) окраска алевролитов с голубовато-серыми (5GY7/1) пятнами оглеения (рис. 79, 80). Именно из слоев песчаников и алевролитов с хорошо выраженными указанными диагностическими признаками палеопочв в разрезах на северной окраине г. Усть-Катав (Челябинская область) описаны отпечатки организма, названного *Noffkarkys*

³⁵ Ср. Направление 1.5, отчет д.б.н. В.М. Алифанова, ИФХиБПП РАН.

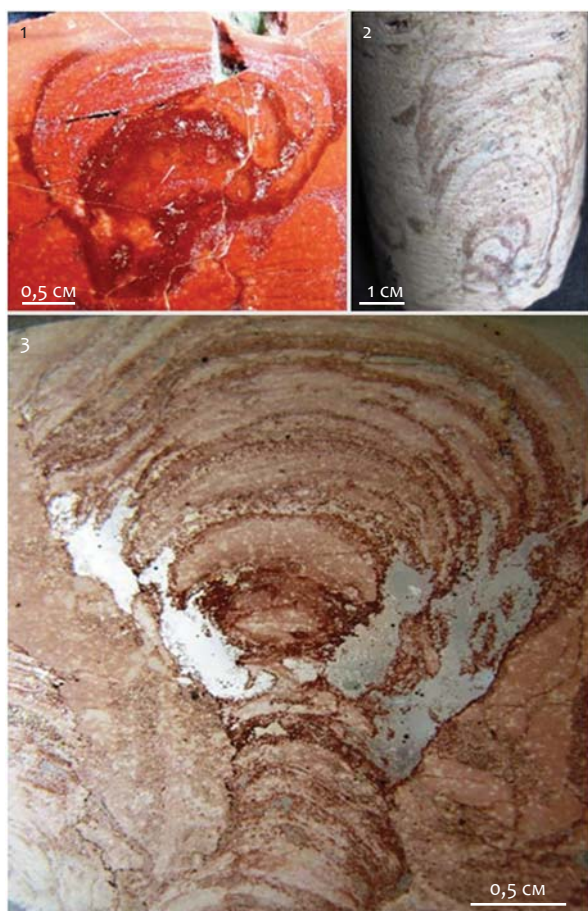


Рис. 76. Новый род строматолитов *Kusaria* gen. et sp. nov., Онежский горизонт ятулия. Заонежский полуостров. 1 – продольное сечение постройки в образце; 2 – косое сечение постройки в керне скважины; 3 – структура строматолитовых наслоений в шлифе.

dysderkys. Показано, что ноффкаркисы захоронены в прижизненном положении в процессе роста в толще осадка. Ноффкаркисы сохраняются в виде фитолейм (уплощенных органостенных остатков) и отпечатков. В шлифах можно наблюдать, как от фитолеймы в разные стороны отходят ветвящиеся нити, пронизывающие толщу осадка. **Таким образом, поздневендского *Noffkarkys dysderkys* (рис. 79) можно считать древнейшим на настоящее время представителем наземной макроскопической биоты. Он реконструируется как неподвижный талломный организм, обитавший в верхних почвенных горизонтах, прорастая сквозь осадок и закориваясь в нем при помощи ризоморфных структур. По всей вероятности, по образу жизни ноффкаркисы были похожи на современные лишайники и могли вносить вклад в процессы примитивного почвообразования в поздневендское время.**

Выполнен анализ литогеохимических особенностей поздневендских межпочвенных отложений в разрезе у г. Усть-Катав (верхи басинской или низы кук-караукской свит ашинской серии, Башкирский мегантиклинорий, западный склон Южного Урала) – остатков среды обитания ноффкаркисов. Детально описан фрагмент разреза мощностью 34,7 м на северной окраине г. Усть-Катав, в котором наблюдается закономерное чередование пакетов песчаников и пачек алевролитов, позволяющее выделить 4 прогрессивно построенных циклита. В основании каждого из



Рис. 77. Строматолитовые постройки онежского горизонта ятулия. а – *Stratifera janisjarvica* Mak., 1983; б – *Carelozoon jatulicum* Metzger, 1924. Северный берег оз. Суоярви.

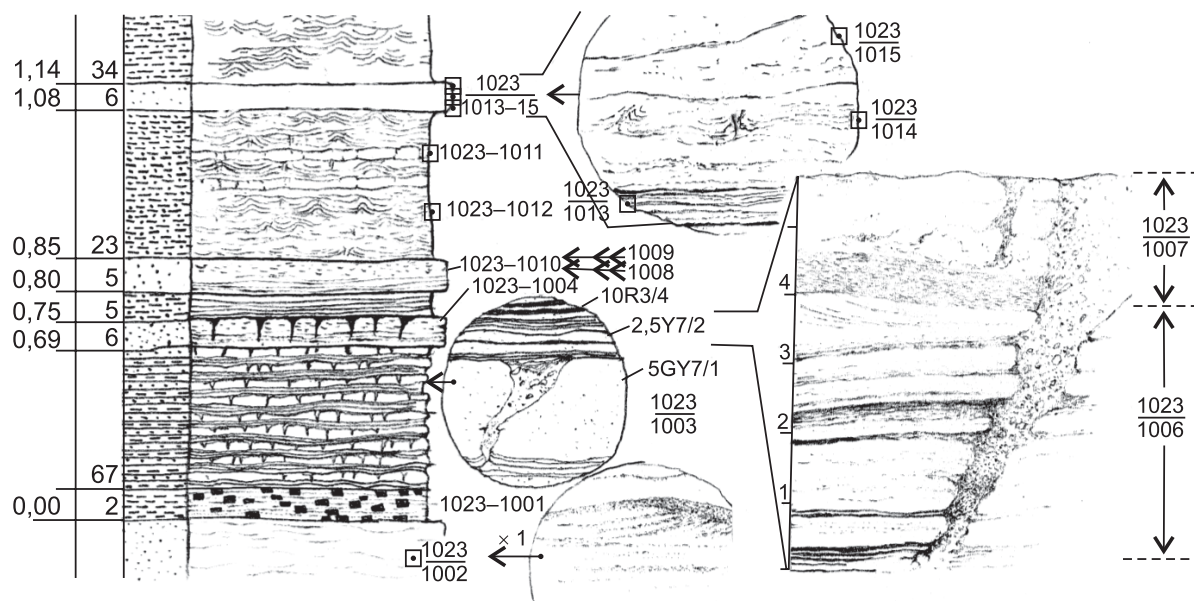


Рис. 78. Фрагмент страницы полевого дневника с послойным описанием шаркраукского педотипа. Нижний подгоризонт в нижней части рисунка (0,69–0,00).

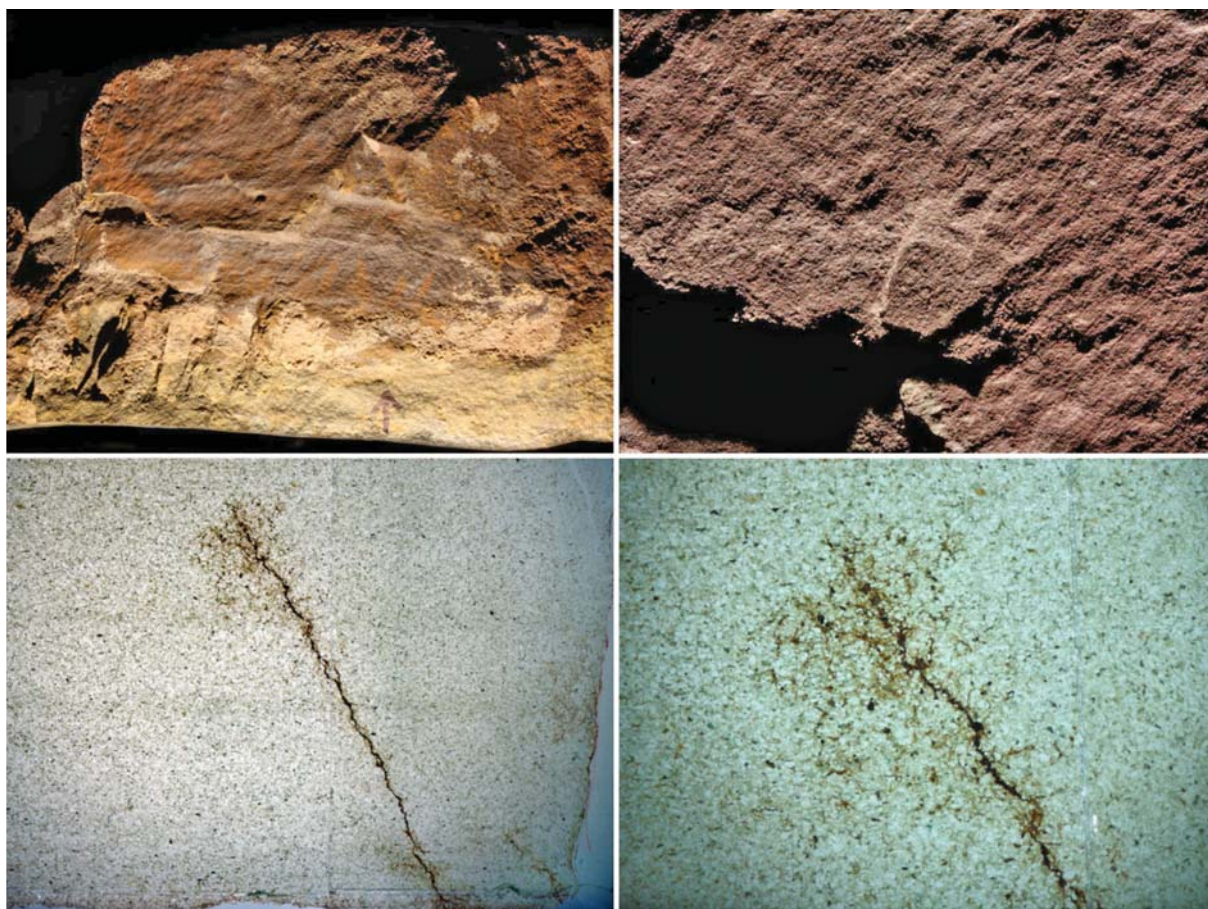


Рис. 79. Отпечатки и уплощенные органостенные остатки (в шлифах) талломных организмов *Noffkarkys dysderkys* из палеопочвенных горизонтов басинской свиты верхнего венда. Северная окраина г. Усть-Катав.

них залегает пакет, сложенный зеленовато-серыми песчаниками. В верхней части пластов песчаников широко распространены текстуры деформации. Пласты песчаников в пакетах разделены прослоями и пластами зеленовато-серых, местами пятнистых (пятна светлые зеленовато-серые и темные коричнево-зеленовато-серые) тонкослоистых алевролитов. **В четвертом снизу циклите окраска алевролитов становится красно-коричневой (рис. 80), при этом в составе пакетов песчаников появляются палеопочвы («юрюзанский педотип»), которые как по макро-, так и по микроскопическим признакам можно отнести к недифференцированным слабо развитым палеопочвам речных наносов – энтисолям и слабо развитым почвам без четких диагностических признаков (инсептисолям), либо недоразвитым гелисолям. Надо отметить, что почвы указанных трех типов формировались в субаридных перигляциальных обстановках.**

Палеопочвы в шлифах отличаются специфическим плазменным микростроением, получившим название *serpic plasmic fabric*, глинистой составляющей, состоящей из тончайших, закономерно ориентированных, с высоким двупреломлением слойков глини. Для верхних горизонтов палеопочв «юрюзанского педотипа» характерна *clinobimaserpic microfabric* (система слойков, простирающихся вдоль двух направлений под углом друг к другу), тогда как нижние горизонты демонстрируют *scelaserpic microfabric* (плазма локализована вокруг крупных зерен) (рис. 81). **Такое плазменное микростроение подтверждает формирование почв в условиях циклического увлажнения/осушения, свидетельствуя о том, что формирование глинистых минералов шло под действием внутреннего напряжения, возникающего при периодическом высыхании и обводнении, образовании и залечивании трещинок и других поверхностных изменениях.**



Рис. 80. Некоторые текстурные особенности и характер вариации окраски ряда песчаных пластов в разрезе басинской свиты на северной окраине г. Усть-Катав.

Также проанализирован химический состав и рассмотрены особенности изменения некоторых литохимических параметров (ГМ, CIA, Al_2O_3/SiO_2 , Na_2O/K_2O , $(CaO + MgO)/Al_2O_3$ и $Al_2O_3/(CaO + MgO + Na_2O + K_2O)$ состава алевроаргиллитов из самой верхней (мощностью ~15 м) части данного разреза. Палеопочвы, подвергшиеся интенсивным процессам выветривания, характеризуются весьма высокими, достигающими иногда почти 100 ед., значениями $Al_2O_3/(CaO + MgO + Na_2O + K_2O)$ (показатель накопления относительно нерастворимых (глинистых) компонентов по сравнению с компонентами растворимыми, высвобождаемыми при процессах гидролиза (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ и K^+), тогда как большинство других имеют почти на два порядка более низкие величины данного индикаторного отношения. **Последнему случаю как раз и отвечают исследованные алевроаргиллиты. Медианное значение $Al_2O_3/(CaO + MgO + Na_2O + K_2O)$ составляет для них $1,88 \pm 0,11$; снизу вверх по разрезу наблюдается некоторый рост величины данного индикаторного отношения (от 1,77–1,84 до 2,15–2,21). Приведенные данные показывают, что химический состав алевроаргиллитов из межпалеопочвенных интервалов в Усть-Катавском разрезе какого-либо существенного изменения не претерпел.**

Рассмотрены литогеохимические особенности отложений чернокаменной свиты верхнего венда (Кваркушко-Каменногорский мегантиклинорий, западный склон Среднего Урала) с признаками педогенной переработки (главным образом из-

менение окраски и структурных особенностей, так называемый мултыкский педотип) и остатками арумбериеморфных организмов (*Arumberia banksi*), интерпретируемых как лишайникоподобные формы. Отложения формировались в обстановках периодически осушаемых приливно-отливных и дельтовых равнин. В непосредственной близости от палеопочвенных горизонтов была обнаружена ископаемая экологическая ассоциация, представленная преимущественно остатками арумбериеморфных организмов. Так как указанные остатки захоронены в прижизненном положении, то наряду с микробиальными матами они могли выступать как дополнительный фактор биостабилизации осадка в гидродинамически весьма активных обстановках. Однако химический анализ (рис. 82) 15 образцов песчаников с остатками арумбериеморфных организмов и без них не выявил существенных различий, в частности, спектры распределения оксидов в песчаниках с остатками арумбериеморфных организмов почти в точности похожи на спектры в песчаниках без таких остатков. **Все сказанное показывает, что песчаники обеих групп не имеют каких-либо различий, которые можно было бы рассматривать как обусловленные их переработкой/колонизацией живыми организмами.**

Таким образом, мултыкский педотип, представленный исключительно выветрелым материнским материалом с блоковой отдельностью, характеризует самые первые стадии почвообразования (недифференцированный примитивный

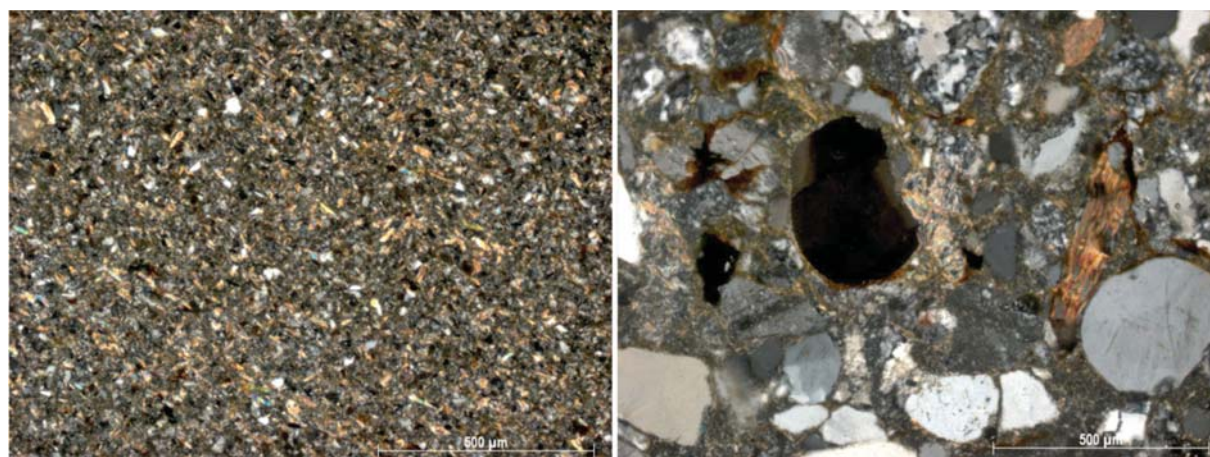
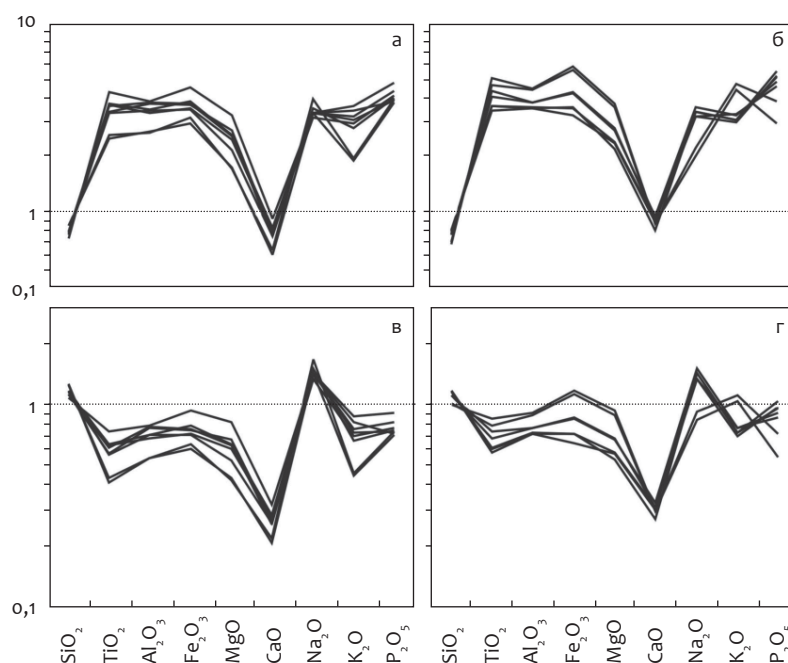


Рис. 81. Плазменное микростроение (слева – clinobimasepic microfabric, справа – scelsepic microfabric) палеопочвенных горизонтов в разрезе басинской свиты на северной окраине г. Усть-Катав.

Рис. 82. Уровни основных породообразующих оксидов в песчаниках без остатков арумберий и с ними, нормированные на уровни этих же оксидов в среднем протерозойском кратонном песчанике (а, в) и PAAS (б, г).



почвенный профиль, так называемые «почвы на песках»), на которых заметное изменение химического состава субстрата еще не имело места, в том числе и под влиянием процессов колонизации субстрата арумбериоморфными организмами.

На основе данных о химическом составе тонкозернистых терригенных образований нижнего и среднего рифея Башкирского мегантиклинория и верхнего венда Кваркушско-Каменногорского мегантиклинория сделана попытка оценить достоверность так называемой «гипотезы фабрики глин» или «модели Кеннеди». В результате установлено отсутствие какой-либо определенной тенденции в изменении значений K_2O/Al_2O_3 в исходно глинистых породах на протяжении столь долгого периода времени. Среди позднедокембрийских образований Южного и Среднего Урала преобладают «тектоносиликат-доминирующие» глинистые сланцы и алевроаргиллиты со значительным содержанием иллита и относительно небольшим количеством хлорита, что возможно объяснить вторичными (постседиментационными) преобразованиями и/или связать с изменением интенсивности палеоклиматических и палеотектонических процессов. *Все сказанное позволяет утверждать, что нарастания процессов биохеогенного формирования глинистых пород в конце рифея и венде» по Кеннеди, скорее всего, не было, а ста-*

тистически выраженная в ряде разрезов верхнего рифея-венда смена минеральных ассоциаций определяется возрастанием сохранности пород. Дополнительным фактором в позднем венде мог быть переход к формированию обширных шельфовых бассейнов.

Проведено крупномасштабное (архей, протерозой, фанерозой) исследование возможности использования индекса химического изменения (CIA) как палеоклиматического индикатора, *позволившее установить, что докембрийские гляциогенные и связанные с ними отложения характеризуются весьма широким спектром значений CIA и достаточно разнообразным химическим составом. Это делает невозможным выделение каких-либо специфических литохимических параметров, присущих только ледниковым осадочным образованиям.* Вместе с тем по комплексу структурно-текстурных признаков большинство из проанализированных в настоящей работе объектов являются несомненными гляциогенными отложениями. *Все сказанное позволяет рассматривать широко используемый при исследовании палеопочвенных и межпочвенных горизонтов индекс CIA как вспомогательный, хотя и достаточно важный, инструмент в палеоклиматических реконструкциях.*

Микробная биосфера

Руководители – акад. Г. А. Заварзин, Институт микробиологии РАН,
акад. А. Ю. Розанов, Палеонтологический институт РАН

4.1. Целью проекта «Анаэробные термофильные хемосинтезирующие микробные сообщества» (рук. д.б.н. Е.А. Бонч-Осмоловская, ИНМИ РАН) является поиск новых филогенетических и метаболических групп термофильных прокариот, которые могли бы служить продуцентами органического вещества как в современных гидротермах, так и в их протерозойских аналогах. Установлено, что в кислых горячих источниках кальдеры Узон с температурой +60 и +85 °С (Оранжевое поле) и рН 3,0–4,0 прокариотами поддерживаются одновременно минимум четыре химических процесса. Во-первых, идет интенсивная ассимиляция неорганического углерода. Радиоактивный углерод, добавляемый в виде $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, обнаруживался в биомассе (2,2 мкмоль С/л/сутки при +60 °С и 0,3 мкмоль С/л/сутки при +85 °С). **Так как ассимиляция неорганического углерода не стимулировалась водородом, можно предположить, что ее осуществляют сероокисляющие автотрофы.**

Во-вторых, был зарегистрирован значительный – 8 мкмоль С/л/сутки при температуре +60 °С и 0,42 мкмоль С/л/сутки при +85 °С – переход меченого углерода из CO_2 в растворимые продукты жизнедеятельности микроорганизмов (предположительно в ацетат): процесс, резко стимулировавшийся водородом (при инкубации с молекулярным H_2 скорость процесса возрастала до 4,9 мкмоль С/л/сутки при +85 °С), но не CO_2 , **т. е. продукции органического вещества не наблюдалось. С учетом того что образования метана из $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ тоже не наблюдалось, процесс можно описать как, предположительно, литотрофный ацетогенез.**

В-третьих, в экспериментах с равномерно меченым ^{14}C ацетатом был обнаружен слабый процесс метаногенеза при +60, +67 и +85 °С. Образование меченого метана также выявлялось при внесении равномерно меченой по ^{14}C глюкозы; ее окисле-

ние до CO_2 сопровождалось слабым процессом метаногенеза. **Таким образом, в исследованных кислых горячих источниках зарегистрирован процесс термоацидофильного ацетокластического метаногенеза.**

В-четвертых, при добавлении к пробам сульфата, радиоактивно меченого ^{35}S , **в двух источниках была зафиксирована сульфатредукция.** Так, в источнике с температурой +84 °С, рН 2,9 и Eh – 89 мВ скорость активной сульфатредукции достигала 1,2 мг S^{2-} /л/сутки.

Далее с помощью праймеров проводилась детекция генов, кодирующих ключевые ферменты автотрофного метаболизма и энергодающих литавтотрофных процессов, в термофильных микробных сообществах кальдеры Узон и источников в районе пос. Паужетка, а также количественная оценка микроорганизмов, осуществляющих эти процессы, с помощью количественной ПЦР (qPCR). Выявленные последовательности гена 4-гидроксбутирил дегидратазы (4HCD), важного для автотрофной фиксации углерода у хемолитоавтотрофных термоацидофильных археобактерий, **были отнесены к двум филогенетическим группам: группе *Thermoproteus-Pyrobaculum* типа *Crenarchaeota* и группе аммоний-окисляющих археобактерий *Nitrosoputillus* (рис. 83), причем последние обнаружены только в источниках с температурой не выше +62–65 °С.** QПЦР для кренархеот показал, что количество копий гена этого типа колебалось в пределах от $1,8\text{--}3,2 \times 10^4$ до $4,7\text{--}6,9 \times 10^6$ коп.гена/мл осадка. Соответственно, численность кренархеот колебалась от $2,0\text{--}3,5 \times 10^5$ до $1,0\text{--}3,0 \times 10^7$ особей/мл осадка, а процентное соотношение автотрофных архей к общему числу архей – от 8,5 до 20 %. **Таким образом, количество кренархеот, способных к автотрофной фиксации CO_2 , в термальных источниках Камчатки весьма значительно, и эти организмы могут**

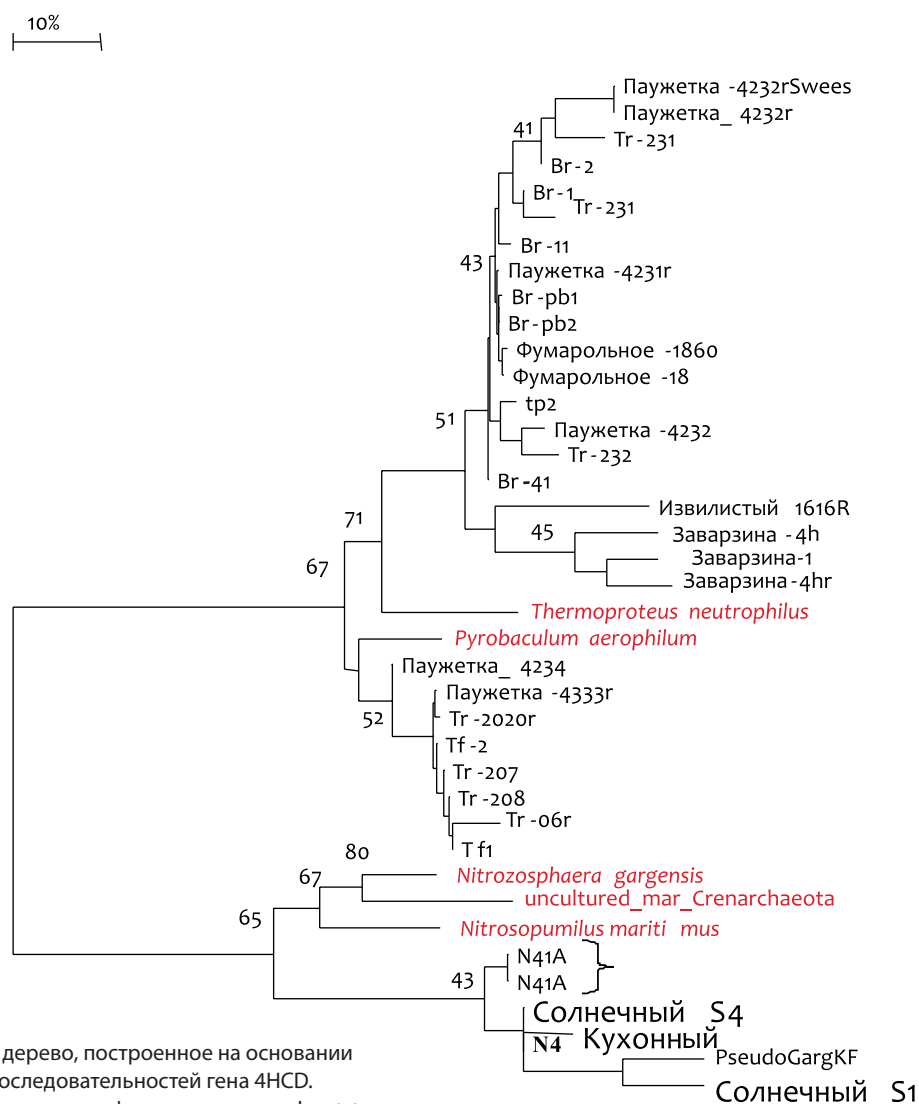


Рис. 83. Филогенетическое дерево, построенное на основании анализа аминокислотных последовательностей гена 4HCD. Достоверность ветвления показана цифрами с помощью bootstrap-анализа. Значения менее 40 % не показаны. Красным выделены последовательности, взятые из GenBank. Br – ист. Бурлящий, Tr – ист. Трещинный, Tf – ист. Термофильный.

вносить существенный вклад в образование первичной продукции в данных местообитаниях.

Из трех источников кальдеры Узон – Бурлящего, Трещинного и Термофильного – ген сульфитредуктазы (dsr) – ключевого фермента сульфатредукции – был детектирован только в Термофильном и Трещинном источниках. **Полученные последовательности разных субъединиц dsr-генного комплекса принадлежат представителям рода *Ammonifex* (рис. 84).** Новый вид этого рода, *Ammonifex thiophylus*, был выделен из ист. Трещинный.

Таким образом, установлено, что в наземных кислых гидротермах кальдеры Узон существует

многовидовое археобактериальное сообщество со сложным, относительно замкнутым графом трофических отношений. Роль продуцентов в нем играют литоавтотрофы, среди которых по численности велика доля археобактерий.

Из пробы глубоководной гидротермальной постройки, расположенной в районе срединного центра Восточное Лау (Тихий океан) на глубине 1700 м, выделена новая экстремально-термофильная хемолитоавтотрофная бактерия *Thermosulfurimonas dismutans* gen. nov., sp. nov. (штамм S95), чьи клетки представляют собой овалы или короткие палочки 0,5–1,0 мкм в диаметре и 1,0–3,0 мкм в длину (рис. 85). Бактерия грам-

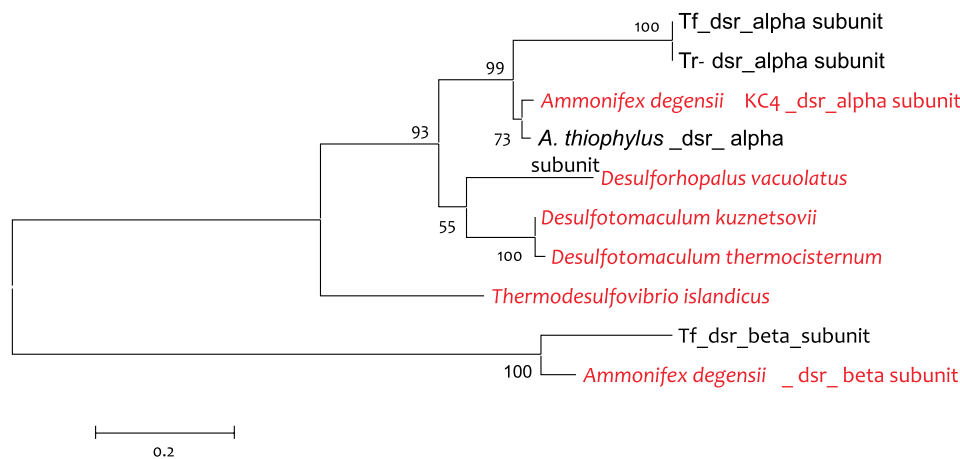


Рис. 84. Филогенетическое дерево, построенное на основании анализа аминокислотных последовательностей dsr кластера. Обозначения как на рис. 101.

отрицательна, подвижна за счет единственного латерально расположенного жгутика, развивается в виде отдельных клеток или пар клеток. Рост наблюдается при температуре +50–92 °С (с оптимумом при +74 °С), рН – 5,5–8,0 (с оптимумом при 7,0) и концентрации NaCl – 1,5–3,5 %. Штамм S95 растет в среде с элементной серой в качестве источника энергии и $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_2$ в качестве источника углерода. Элементная сера диспропорционируется в сульфат и сульфид. Лучший рост штамма S95 наблюдается в присутствии в среде слабокристаллического оксида Fe(III) (ферригидрита) в качестве вещества, химически связывающего образующийся сульфид. Штамм S95 также способен к росту за счет диспропорционирования тиосульфата и сульфита. **Таким образом, открыт новый для глубоководных гидротерм процесс термофильного диспропорционирования серы и выделен осуществляющий его микроорганизм, представляющий, по данным молекулярной филогении генов 16S рРНК, новый род в филуме Thermodesulfobacteria.**

Ранее было показано, что два представителя археобактерий рода *Thermococcus* – *Thermococcus* sp. AM4 and *Thermococcus onnurineus* – растут, используя энергию реакции $\text{CO} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2$ $\Delta G^{\circ} = -20$ кДж/моль. Из глубоководных гидротерм Срединноатлантического хребта и впадины Лау было выделено 6 штаммов гипертермофильных архей. Анализ 16S рРНК гена показал, что все новые изоляты близки к *Thermococcus barophilus* MP^T (99 % сходства). Типовые штаммы *T. barophilus*, *T. gammatolerans*, *T. peptonophilus* и

T. celer были проверены на способность расти на CO в присутствии или в отсутствие элементной серы. Рост на CO был продемонстрирован только для *T. barophilus* MP^T; окисление CO было сопряжено с образованием водорода. Оказалось, что *Thermococcus* sp. AM4, *T. gammatolerans* и *Thermococcus barophilus* Ch5 растут на CO в присутствии элементной серы. CO окисление в этом случае сопряжено с образованием H_2S , а продукция водорода существенно снижена или вовсе не наблюдается. **Таким образом, в глубоководных гидротермах открыт новый литотрофный процесс – восстановление серы с использованием CO как энергетического субстрата и выделены организмы, его осуществляющие. Также описан новый процесс окисления CO, сопряженный с образованием сероводорода. Показано, что способность к гидрогеногенному росту на CO распространена среди термококков, выделенных из различных географически удаленных глубоководных мест обитания. Выяснено, что способность к гидрогеногенному росту на CO не коррелирует со способностью организмов к сероредукции с использованием CO.**

4.2. Наименее понятными из-за отсутствия геологических свидетельств являются древние процессы субаэрального углекислотного выветривания в богатой CO_2 атмосфере. Результатом углекислотного выветривания являются содовые условия, в частности содовые внутриконтинентальные водоемы в геосферной области питания. Поэтому целью проекта «Микробиота современ-

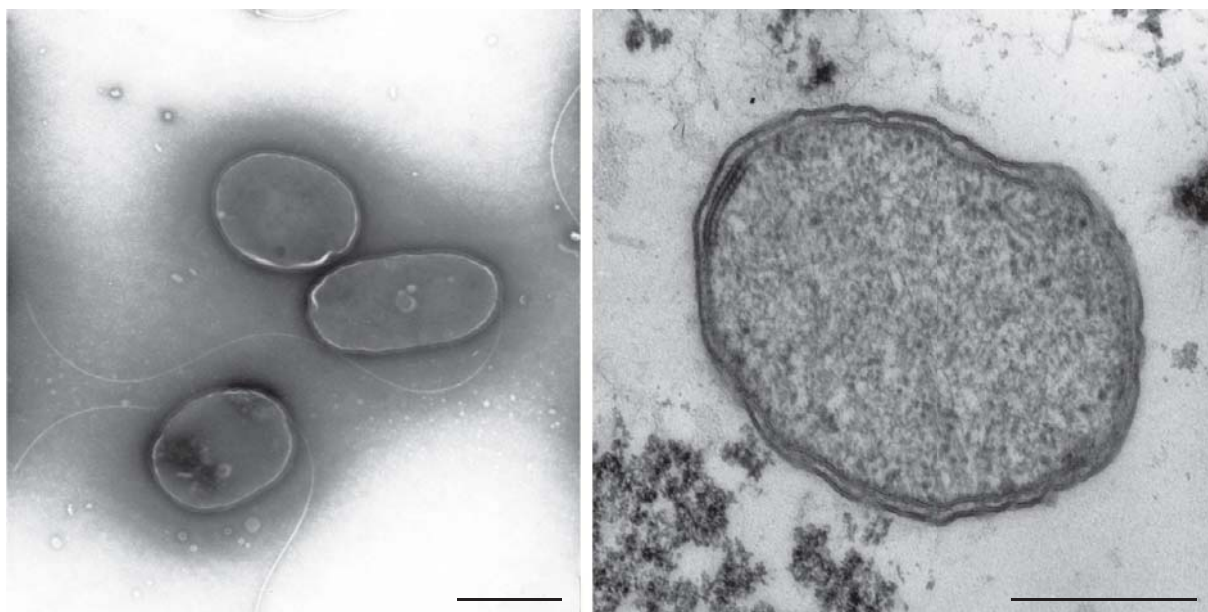


Рис. 85. Негативно окрашенный препарат и ультратонкий срез клеток *Thermosulfurimonas dismutans* gen. nov., sp. nov. Шкала, 1 мкм.

ного содового эвапоритового процесса как актуалистический аналог внутриконтинентальной биосферы докембрия» (рук. д.б.н. Т.Н. Жилина, ИНМИ РАН) было исследование современных микробных сообществ содовых озер как актуалистических аналогов континентальных экосистем раннего докембрия. Считается, что в ранней биосфере доминировали анаэробные микроорганизмы, которые находятся в основании значительной части филогенетических линий бактерий и архей, а в ранней геосфере в отличие от современной доминировал железный цикл с железоредукцией как распространенным процессом окисления органики. В условиях отсутствия доступных акцепторов электрона ведущую роль могли играть низкопотенциальные процессы восстановления на основе H_2 гидрогенотрофными организмами, использовавшими в качестве акцептора CO_2 . Для таких условий есть два пути: метаногенез и гораздо менее изученный гомоацетатный ацетогенез. Группой в составе д.б.н. Т.Н. Жилиной, к.б.н. В.В. Кеврина и к.г.-м.н. Д.Г. Заварзиной проводилось **изучение гидрогенотрофного метаногенеза, ацетогенеза, железоредукции, а также и микробных агентов, их осуществляющих, в условиях высокого содержания солей** на основе обработки материалов, полученных при сборе проб в Танатарах – содовых озерах Соляноозерской степи (Алтайский край) В.В. Кевриным летом 2007 г. Характеристики

отобранных проб по гидрохимии (общей минерализации, щелочности, рН и содержанию H_2S) приведены в табл. 4. Пробы различались минерализацией (65–235 г/л солей), обусловленной высоким содержанием карбонатов натрия и, соответственно, щелочностью, но имели близкие значения рН 10–10,5. В ряде образцов был обнаружен сероводород, указывающий на анаэробные процессы, связанные с восстановлением серных соединений. Первой задачей работы было выявить существование при умеренной, 10 %, и высокой, 21 %, солености анаэробных гидрогенотрофов: ацетогенов, метаногенов, серо-, тиосульфат- и сульфатредукторов, а также железоредукторов как возможных участников стока водорода в анаэробном алкалофильном сообществе на заключительных этапах анаэробной деструкции органического вещества в условиях отсутствия цикла серы. **Для решения задачи была разработана среда, имитирующая средний гидрохимический состав вод исследуемых озер с общей минерализацией, соответствующей 10 и 21 % солености.** Для роста использовали герметически закрытые флаконы объемом 100 мл с 20 мл среды в них и газовой фазой H_2 . Инкубировали при 35 °С в течение 3 месяцев. Наличие процесса определяли по изменению давления во флаконах, газохроматографическому анализу летучих кислот и изменению состава газов, анализу закисного железа.

Таблица 4

Характеристики отобранных проб в системе содовых водоемов Танатар

Пробы	Места отбора проб	S, % (w/v)	pH	CO ₃ ²⁻ М	HCO ₃ ⁻ М	H ₂ S, г/л
Танатары						
18–15	Танатар I	20,0	10,1	0,925	0,265	1,43
16–14	Танатар III	10,8	10,35	0,50	0,06	1,17
20–1	Танатар V	8,8	10,3	0,345	0,095	–
18–17	Танатар VI	7,0	10,3	0,29	0,03	1,24
15–6	Южный коллектор	6,0	10,4	0,30	0,02	–
15–7	Лужа южного коллектора	23,5	10,2	1,30	0,25	1,55
15–8	Коллектор у Танатара III	20,4	10,3	1,15	0,06	1,19
16–9	Ручей ю-з коллектора	8,6	10,5	0,415	0,035	1,34
16–11	Коллектор с Artemia	8,6	10,3	0,39	0,06	–
16–13	Коллектор у леса (лужи)	20,0	10,3	1,325	0,065	1,49
18–1	Коричневая лужа у Танатара I	6,5	10,35			

Посев из проб на среды, содержащие в качестве акцептора электронов аморфную гидроокись железа (АГОЖ), а в качестве донора электронов – водород или ацетат, показал, что этот процесс идет интенсивно во всех пробах, как при 10 % солености, так и при 21 % (рис. 86). *Таким образом, установлено присутствие в сообществах содовых озер микроорганизмов, осуществляющих в условиях различной солености гидрогенотрофный метаболизм, предполагаемый как наиболее древний. В условиях современного содового эвапоритового процесса идет активное развитие всех групп анаэробных гидрогенотрофных бактерий – ацетогенов, железоредукторов, метаногенных архей.* Эти группы вторичных анаэробов могли участвовать в минерализации органического вещества в условиях подавленного серного цикла, вероятно, имевшего место в архее–раннем протерозое, особенно в континентальных условиях.

Использование углекислоты как акцептора электронов с водородом в качестве донора электронов приводило, в частности, к развитию двух конкурирующих групп анаэробов – гидрогенотрофных метаногенов ($4\text{H}_2 + \text{CO}_2 = \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$) и гидрогенотрофных ацетогенов ($4\text{H}_2 + 2\text{CO}_2 = \text{CH}_3\text{COOH} + 2\text{H}_2\text{O}$). При солености 10 % процесс гидрогенотрофного метаногенеза доминировал во всех исследованных пробах водоемов Танатар, за исключением пробы 19–18 из хлоридного озера

Кочковое. *Полученные результаты представляют большой интерес, так как до этого существование гидрогенотрофных алкалофильных метаногенов ставилось под сомнение.* Но при 21 % солености процесс гидрогенотрофного гомоацетогенеза превосходит метаногенез в половине проб (рис. 87). *Таким образом, вклад гидрогенотрофных железоредукторов оказывается более существенным, чем железоредукторов, окисляющих ацетат. Полученные данные полностью согласуются с данными, полученными нами ранее для некоторых озер Бурятии и Забайкалья, и подтверждают выдвинутое нами предположение о широком распространении железоредукции в содовых озерах, несмотря на низкую растворимость железа в щелочных условиях.*

Второй целью исследования было выделение малоизученной группы – экстремально алкалофильных гидрогенотрофных гомоацетогенов. При соответствующих соленостях из активных для каждого процесса проб были получены активные накопительные культуры железоредукторов, метаногенов и гомоацетогенов, использующих в качестве донора электронов водород. Для получения накопительных культур были отобраны только те пробы, в которых процесс гомоацетогенеза доминировал над метаногенезом. Опыты вели в двух вариантах: а) с добавлением 50 мг/л дрожжевого экстракта для выявления литогетеротрофных возбудителей процесса; б) на минеральной среде

без добавления дрожжевого экстракта, но с добавлением витаминов для выявления хемолитотрофных гомоацетогенов (рис. 88). О процессе судили по образованию ацетата.

Для выделения чистых культур хемолитотрофных гомоацетогенов использовали накопительные культуры тех проб, в которых образование ацетата с витаминами шло интенсивнее, чем с дрожжевым экстрактом. **В результате получены две чистые культуры хемолитотрофных гомоацетогенов, относящиеся к порядку Halanaerobiales, обозначенные штаммами Z-7100 и Z-7101. Таким образом, открыт процесс литоавтотрофного гомоацетогенеза на водороде в содовых озерах и впервые выделены в чистые культуры микроорганизмы, ответственные за этот процесс.**

Характерными минералами позднего архея–раннего протерозоя являются сидериты и магнетиты, в чьем образовании в настоящее время участвуют прокариоты-железоредукторы. Вышеуказанной группой ИНМИ РАН совместно с Н.И. Чистяковой и А.А. Шапкиным (физфак МГУ) проведено изучение трофических взаимодействий, ведущих к образованию сидерита и магнетита в алкалофильном железоредуцирующем сообществе низкоминерализованного содового оз. Хадын. Изучение трофических взаимодействий проведено в бинарной культуре двух недавно описанных нами бактерий – органотрофа *Anaerobacillus alkalilacustre* и железоредуктора *Geoalkalibacter ferrihydriticus*. При сбраживании

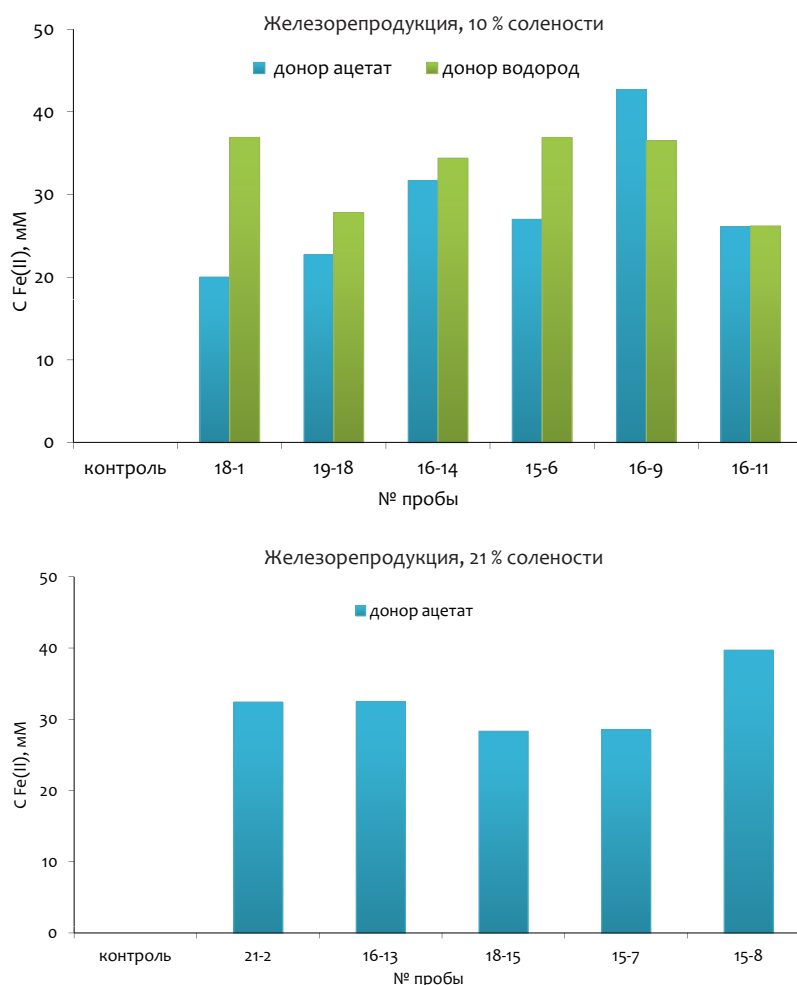


Рис. 86. Использование водорода и ацетата железоредуцирующими микроорганизмами из проб водоемов Танатар.

маннита *Anaerobacillus alkalilacustre* основными метаболитами были формиат, ацетат, лактат, этанол и сукцинат, которые в дальнейшем могли использоваться *Geoalkalibacter ferrihydriticus* в качестве донора электронов при железоредукции. Установлено, что восстановление железа в бинарной культуре идет интенсивнее, чем в монокультуре *Geoalkalibacter ferrihydriticus* на ацетате, поскольку *Geoalkalibacter ferrihydriticus* использовал в качестве донора электронов не ацетат, а формиат. Эта особенность позволила обнаружить у него ранее невыявленную способность к использованию водорода при восстановлении аморфной гидроокиси железа. **Таким образом, показано, что использование субстрата в чистой культуре не является доказательством того, что этот субстрат будет использоваться в сообществе при наличии других альтернатив, а также подтверждены установленные ранее закономерности преимущественного образования сидерита как основного продукта при малых исходных количествах аморфной гидроокиси железа и, напротив, магнетита при больших количествах окисного железа (рис. 89).**

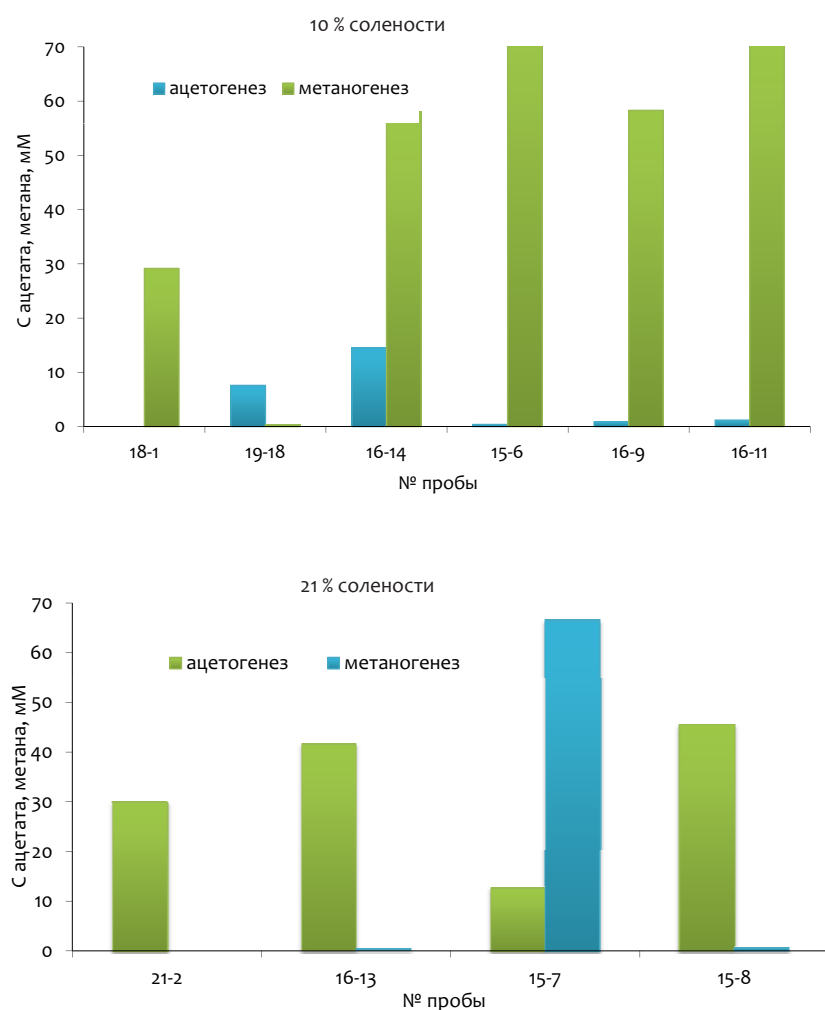


Рис. 87. Сравнение процессов гидрогенотрофного метаногенеза и ацетогенеза в пробах из водоемов Танатар.

В четвертичных осадочных пластах содового озера Магади палеонтологами были обнаружены биогермы, состоящие из минерализованных коккоидных цианобактерий *Euhalothese patronophila* – представителя натронофильной эндозевопаритовой микробиоты, в норме развивающейся в насыщенных рассолах. На примере этой галоалкалофильной и натронофильной цианобактерии в модельной системе, имитирующей поступление Са-содержащих растворов грунтовых вод в содовый водоем, к.б.н. О.С. Самылиной, д.б.н. Л.М. Герасименко (ИНМИ РАН) и Л.В. Зайцевой (ПИН РАН) исследовано образование микрофоссилий в содовых озерах, где необходимым условием выживания как клеток, так и экосистемы в целом является противостояние прижизненной фоссилизации.

В преципитации CaCO_3 и кальцификации пресноводных и галофильных цианобактерий признается первостепенная роль экзополисахаридов. Выделяемые при стрессе экзополисахариды изолируют живых бактерий за счет связывания катионов Ca^{2+} с депротонированными карбоксильными группами C_6 -мономеров. В

результате в слизи накапливается большее количество кальция, чем в окружающем растворе, образуется кальциевый чехол, который жизнеспособная цианобактериальная трихома может потом покинуть. Главным физико-химическим фактором, контролирующим преципитацию CaCO_3 в пресных водах, служит неизбежное насыщение окружающего раствора карбонат-ионами при подщелачивающем фотосинтезе (один из процессов, обуславливающих рост минерального каркаса цианобактериальных матов). Установлено, что механизм карбонатизации клеток экстремально алкалофильных цианобактерий (рН 10,5; щелочность 1887 мг-экв/л) иной. Кальций в насыщенном содовом рассоле не может находиться в растворенной форме в виде свободного катиона, а образует комплексы с различными анионами или химически осаждается в виде тонкодисперсного CaCO_3 . Карбонатизация алкалофильных цианобактерий в условиях насыщения среды карбонат-ионами сводится к сорбции аморфного CaCO_3 , а не катионов Ca^{2+} на клеточной поверхности с дальнейшей его кристаллизацией. При этом на живых и убитых нагреванием клетках этот процесс идет одинаково. Таким образом, процесс карбонатизации клеток алкалофилов не зависит от их жизнеспособности (рис. 90).

Преобразование аморфного CaCO_3 в кристаллы может также происходить химически (рис. 91), но в него могут быть вовлечены и клетки цианобактерий, служащие центром

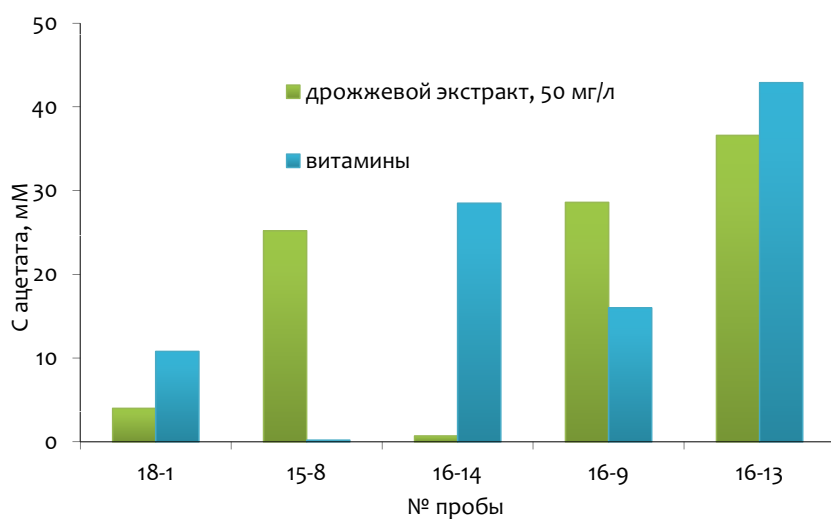


Рис. 88. Литотрофный гомоацетогенез.

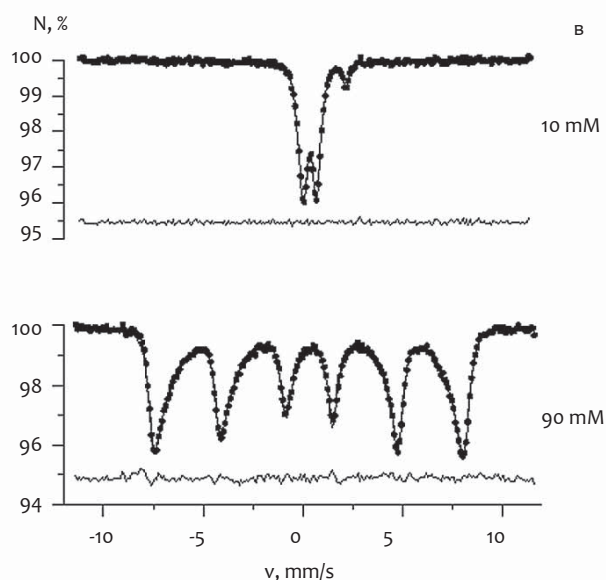
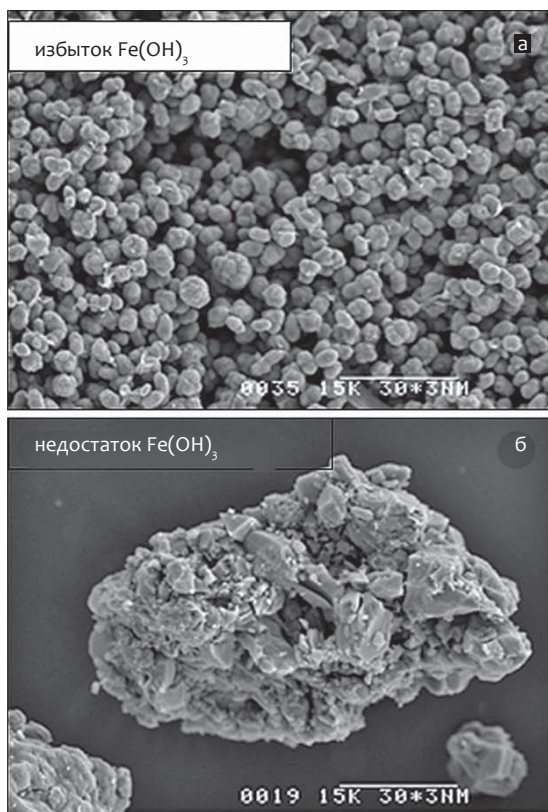


Рис. 89. Сканирующая электронная микроскопия. Оолиты сидерита (а) и несформированный магнетит (б). Мессбауэровские спектры (в) проб, полученных при разном исходном содержании аморфной гидроокиси железа.

формирования кристаллов (рис. 92). **Оказалось, что морфология кристаллов различается – в бесклеточной среде формируются кристаллы карбоната кальция гантелевидной формы (рис. 91), в суспензии клеток – овальные глобулы минерализованных клеток (рис. 92, 93).**

Кристаллы троны и галита прозрачны и могут представлять приемлемую среду для фотосинтеза эндозапоритовой микробиоты. Ранее было

показано, что в гиперсоленых озерах возможно развитие одноклеточных цианобактерий в интерстициальной влаге непосредственно под осадком гипса и галита (клетки при этом не заключены в минералы). **В условиях модельного эксперимента фотосинтезировали только свободные от минералов клетки 'E. patnorphila', а клетки, находящиеся в минеральном осадке (заключенные в минералы), – нет.** Взаимодействие клеток

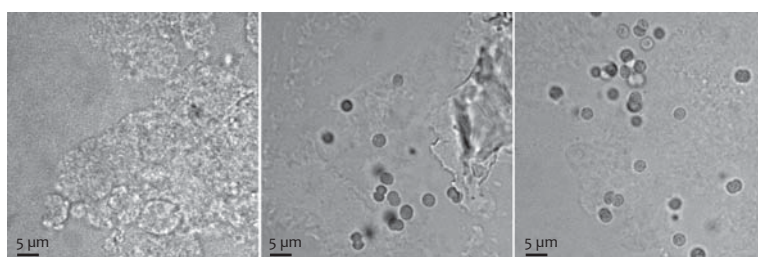


Рис. 90. Образование аморфного карбоната кальция в среде «М» без клеток при введении CaCl_2 . а – в бесклеточной среде, б – в культуре '*E. natronophila*', в – в культуре с убитыми клетками. Видны рыхлый осадок CaCO_3 и неминерализованные клетки '*E. natronophila*'.

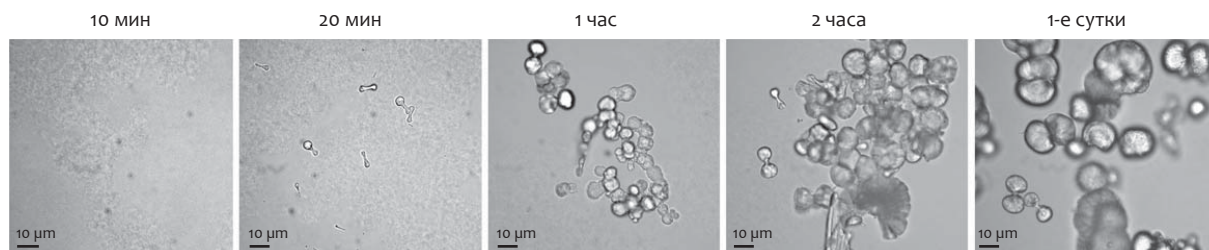


Рис. 91. Химическое осаждение карбоната кальция в среде «М» без клеток при введении CaCl_2 .

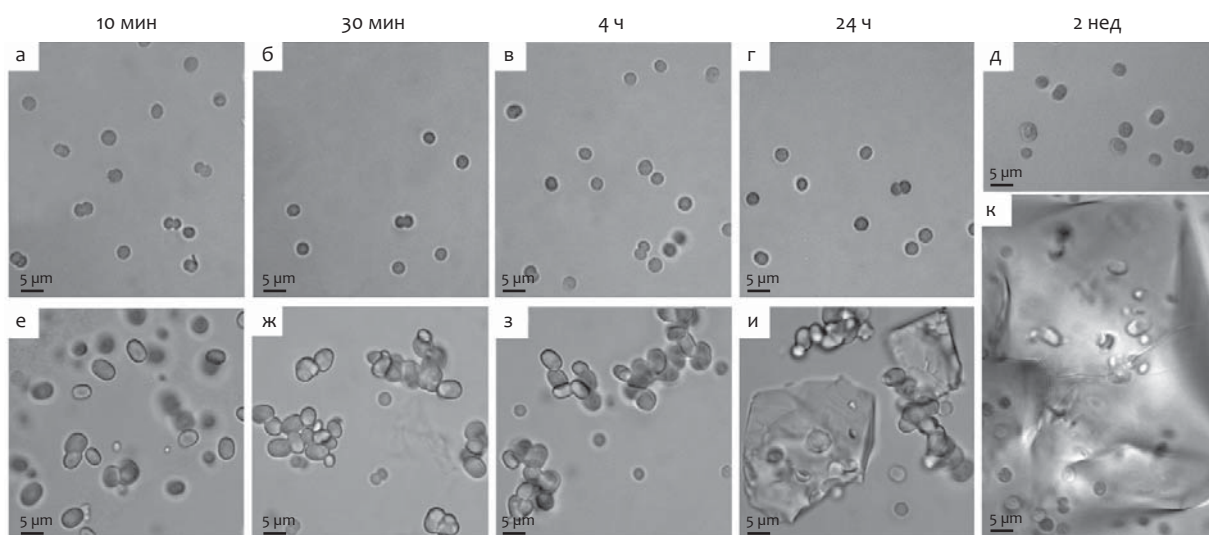


Рис. 92. Формирование минералов в культуре клеток '*E. natronophila*'. а–д – надосадочная суспензия; е–к – осадок; к – клетки, заключенные в трону.

и минералов в эндоэвапоритовой содовой системе, таким образом, идет двумя путями. Часть клеточной популяции успешно «противостоит» заключению в минеральную скорлупу (CaCO_3 или трону). Эти клетки способны развиваться в содовых эндоэвапоритовых условиях между кристаллами минералов (рис. 94), обеспечивая первичную продукцию такой системы. Другая часть клеток в популяции обрастает минералами, перестает фотосинтезировать и, по всей видимости, постепенно отмирает. *Поскольку такое разделение клеточной популяции идет как в живой,*

так и в убитой нагреванием культуре, можно сказать, что первый этап фоссилизации (образование клетки минералом) не зависит от жизнеспособности клетки. Причины, по которым одни клетки фоссилизируются, а другие остаются свободными, требуют дальнейшего исследования. По всей видимости, определенную роль в этом должно играть состояние клеточной оболочки, так как *исследование ультратонких срезов цианобактерий показало, что кальцификация '*E. natronophila*' на первых этапах происходит при непосредственном взаимодействии аморф-*

Рис. 93. Сканирующая электронная микрофотография и элементный анализ клеток *'E. natronophila'*.

а – надосадочной суспензии и Link-анализ, показывающий отсутствие отложения Са на клетках и наличие игольчатых кристаллов хлорида калия; б – минерализованных клеток *'E. natronophila'* в «скорлупе» из CaCO_3 , в – в троне.

ного CaCO_3 с клеточной оболочкой.

Поверхностный слой оболочки может служить матрицей для адсорбции и дальнейшей кристаллизации аморфного CaCO_3 с образованием массивной «скорлупы», в которую заключаются морфологически неизменные клетки.

Иначе происходит включение цианобактерий в глобулу троны. Оно сопровождается более тесным контактом формирующегося кристалла с клеточной поверхностью, где может осуществляться связывание кристалла с наружной мембраной, приводящее к ее отрыву от подлежащего слоя пептидогликана. Последний при этом сохраняется, а протопласты остаются сходными по ультраструктуре с интактными клетками. Однако в дальнейшем такие цианобактерии гибнут, их клетки деформируются и разрушаются, в то время

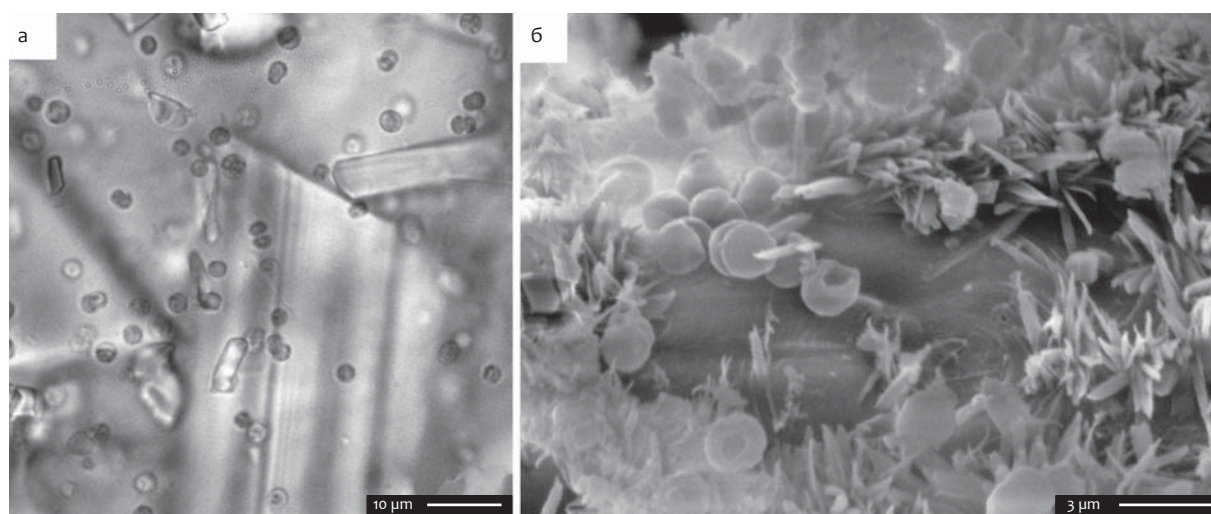
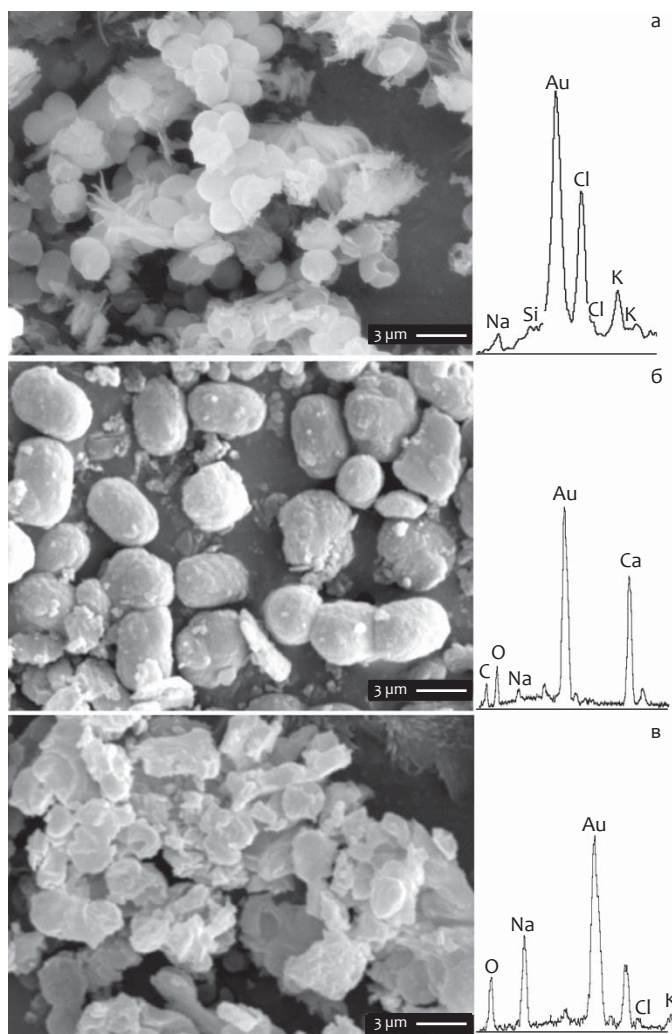


Рис. 94. Живые клетки цианобактерий среди кристаллов троны. а – световая микроскопия; б – сканирующая микроскопия.

как клетки в карбонатной скорлупе сохраняют свою форму. *Это может быть причиной того, что в массовых залежах троны озера Магади не обнаруживают фоссилий цианобактерий, которые в избытке находят в кальцийсодержащих слоях.*

4.3. Вышеуказанные озера Магади, Хадын и Танатар можно рассматривать как аналоги относительно мелководных докембрийских внутриконтинентальных водоемов. В проекте «Эволюция аноксигенных фототрофов в связи с изменениями условий жизни на Земле» (рук. д.б.н. В.М. Горленко, ИНМИ РАН) проведено сравнительное изучение особенностей функционирования фотоавтотрофного звена в глубоководных меромиктических содовых озерах, где водная толща расслоена по солености, причем нижние горизонты анаэробны и постоянно содержат сульфид, и в мелководных перемешиваемых водоемах. Озеро Доронинское, расположенное в зоне многолетней мерзлоты – единственный известный меромиктический содовый водоем в Забайкалье и во всем Сибирском регионе. При рН свыше 9,5 минерализация воды озера составляет около 30 г/л, что обусловлено, главным образом, присутствием карбонатов натрия. Примерно 7 месяцев в году оно покрыто льдом. **В летний период в экосистеме оз. Доронинское выделяются несколько отличных по микробному составу подсистем как в водной толще, так и в иловых осадках и на побережье в районе деятельности грязевых вулканчиков.** Продуктивность оз. Доронинское и содержание в нем хлорофилла *a* соответствуют уровню мезотрофно-эвтрофного водоема. Темновая фиксация углекислоты в зоне хемоклина, где обнаружены окисляющие сульфид хемолитоавтотрофные тионовые бактерии рода *Thioalkalivibrio*, была необычайно высока (0,240 мг/дм³ в сутки). Аноксигенный фотосинтез (0,057 мг/дм³ в сутки), осуществляемый пурпурными серобактериями, хотя и зарегистрирован на верхней границе хемоклина, но его интенсивность сравнительно невысокая. **Из этой зоны выделен новый вид пурпурных серобактерий *Ectothiorhodospira magna* sp. nov. с необычными для представителей этого рода свойствами.** В литорали озера развивается альгобактериальный мат, ассоциированный с водным растением *Cladophora* и аноксигенными

фототрофными бактериями – алкалогалофилами *Ectothiorhodospira variabilis* и *Ect. shaposhnikovii*. **Особую подсистему представляют собой фототрофные сообщества песчанистых матов влажного побережья, ассоциированных с грязевыми вулканчиками. Изолированные из них виды-фотоавтотрофы являются алкалофилами, но в отличие от большинства микроорганизмов из донных осадков и воды не являются галофилами, поскольку вулканические флюиды имеют сравнительно невысокую минерализацию.** Для жизни водоема исключительное значение имеет серный цикл, поскольку серные соединения стабильны в щелочных условиях. Они обнаруживаются не только в анаэробной зоне водной толщи, но и в перемешиваемом слое – миксолимнионе. Важность серного цикла заставляет рассматривать оз. Доронинское как актуалистическую модель не столько архейского, сколько протерозойского стратифицированного водоема (что по опыту предыдущих лет не исключает в будущем обнаружения в нем реликтов железного цикла³⁶).

Среди содовых степных озер преобладают мелководные перемешиваемые водоемы, в которых кроме соды присутствует в большем количестве хлорид натрия или сульфат натрия. Ранее было установлено, что оз. Хилганта, расположенное в Кунгурской степи Забайкалья, в результате испарения в жаркое время года меняет рН со щелочного на нейтральный. **В настоящее время установлено, что этот феномен широко распространен в мелководных минерализованных озерах Сибири и Монголии.** В большинстве исследованных степных озер рапа относится к хлоридно-сульфатному натриевого типу с содержанием карбонатов не более 3,5 % от суммы ионов. Во влажный период содержание карбонатов значительно превышает содержание кальция, что приводит к накоплению в воде озера соды и соответственно к высоким значениям рН. В засушливый период карбонат натрия первым удаляется из раствора, вследствие чего рН устанавливается в области нейтральных значений. **Обращает на себя внимание сходство состава вод такого типа озер с морской водой, также принадлежащей к хлоридно-сульфатному**

³⁶ См., например, Направление 4 в «Происхождение и эволюция биосферы. Важнейшие результаты 2004–2007 гг.» / Под ред. Н.Л. Добрецова, Г.А. Заварзина, Н.А. Колчанова, А.Ю. Розанова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 192 с.

натриевого типу. Таким образом, микробные сообщества мелководных содово-соленых озер Юго-Восточного Забайкалья адаптированы к резким колебаниям минерализации, pH и температуры. Они являются центрами сохранения богатого разнообразия прокариот и содержат не только алкалофильные виды, но и бактерии, характерные для талассофильных и морских водоемов³⁷.

Особенностью оз. Хилганта и ряда других мелководных содовых озер является развитие в них цианобактериального мата – современного аналога строматолитов докембрия. Если предположить существование в древности внутриконтинентальных биотопов с щелочно-нейтральным циклом, аналогичным таковому в оз. Хилганта, то при слабой выраженности щелочной части цикла они не образовывали эвапоритовых минералов, характерных для содовых озер (карбонат натрия – трона) и в геологической летописи не могли быть идентифицированы как щелочные. **Таким образом, современное широкое распространение мелководных озер, меняющих свой статус с содового на галитный (или мирабилитовый), заставляет по принципу актуализма предположить аналогичное широкое распространение подобного режима водоемов и в прошлом. Следовательно, в древности щелочные условия могли иметь намного более широкое распространение, чем представляется сейчас. Такими системами могли быть краевые зоны эпиконтинентальных морей докембрия, а экосистемы подобных водоемов являлись (и являются) рефугиями не только алкалофильных, но и нейтрофильных и галофильных бактерий.**

Подведен итог исследования структуры сообществ аноксигенных фототрофных бактерий, развивающихся в соленых содовых озерах Кулундинской степи (Алтайский край), и проведено сравнение с аналогичными сообществами других соленых и содовых водоемов. Показано, что для кулундинских озер характерны небольшие размеры, мелководность, широкий диапазон солености и щелочности, а также крайняя нестабиль-

ность водного и химического режимов. Визуально заметные скопления аноксигенных фототрофных бактерий отмечены лишь в некоторых озерах с активной сульфатредукцией в илах. Однако учет численности аноксигенных фототрофов, проведенный методом посева, показал их присутствие во всех 17 исследованных озерах: численность варьировала от 10^3 до 10^9 КОЕ·см⁻³. Во всех озерах среди аноксигенных фототрофных бактерий доминировали пурпурные серобактерии сем. Ectothiorhodospiraceae. В 14 из 17 озер присутствовали также несерные пурпурные бактерии сем. Rhodobacteraceae (10^3 – 10^7 КОЕ·см⁻³). Пурпурные серобактерии сем. Chromatiaceae были менее распространены: *Halochromatium* sp. (10^4 – 10^7 КОЕ·см⁻³) обнаружены в 6 озерах, *Thiocapsa* sp. (10^4 КОЕ·см⁻³) – в одном. Таким образом, в целом для сообществ аноксигенных фототрофов содовых озер Кулунды были характерны низкие показатели разнообразия и выравненности видового состава при выраженном доминировании представителей сем. Ectothiorhodospiraceae. Корреляции между структурой сообществ аноксигенных фототрофов и щелочностью не отмечено, но прослеживалась зависимость их видового состава (особенно эктотиородоспир) от степени минерализации воды. Соленость свыше 200 г/л являлась лимитирующим фактором для сообщества в целом, ограничивая его состав экстремально галофильными видами рода *Halorhodospira*. **Сравнительный анализ кулундинских и других исследованных ранее соленых и содовых водоемов показал, что высокоминерализованные водоемы образуют ряд, в котором по мере возрастания степени воздействия экстремальных факторов среды (соленость и pH) снижаются разнообразие и выравненность видового состава аноксигенных фототрофных бактерий: наибольшее видовое разнообразие наблюдается в соленых нейтральных водоемах, меньшее – в низкоминерализованных содовых озерах и минимальное – в гиперсоленых щелочных.**

Алкалофильные пурпурные бактерии представлены немногими родами и видами. Особенно таксономически бедны алкалофильные несерные пурпурные бактерии. Из небольшого содового озера в Баргузинской долине выделена ранее неизвестная несерная пурпурная бактерия *Rubribacterium polymorphum* gen. nov., sp. nov., лишенная способности

³⁷ Тем самым, экосистема данного типа озер приобретает более «открытый» характер (т. е. способность к экспансии за пределы внутриконтинентального биотопа), нежели экосистема «чистых» содовых озер, что только повышает ее значение как актуалистической модели не только внутриконтинентальной экосистемы докембрия, но и докембрийской биосферы в целом.

к фотоавтотрофному метаболизму, азотфиксации и использованию водорода в процессе фотосинтеза. Главная черта этой группы – предпочтение расти хемотрофно, при этом бактериохлорофилл продолжает синтезироваться. На срезах клеток, выращенных анаэробно на свету, видны внутрицитоплазматические мембраны везикулярного типа. Пигменты фотосинтеза представлены бактериохлорофиллом *a* и каротиноидами как спириллоксантиновой, так и сфероиденовой серии, что не отмечалось ранее у алфа-3 подгруппы несерных пурпурных бактерий. Новые бактерии содержат две светособирающие системы (LH1, LH2), но генов РУБИСКО у них не обнаружено. В отличие от большинства других несерных пурпурных бактерий в аэробных условиях рост *Rubribacterium* происходит значительно лучше, чем на свету в анаэробных условиях. Концентрация хлорида натрия, при которой происходил хороший рост, составляла от 5 до 40 г/л. Оптимум роста отмечен при pH 8,0–9,5. При нейтральных значениях pH рост отсутствует. Таким образом, *Rubribacterium* является слабым галофилом и алкалофилом. **Согласно данным молекулярной филогении, он оказался членом семейства Rhodobacteraceae, относящегося к порядку Rhodobacterales класса Alphaproteobacteria. На филогенетическом древе наиболее близким к исследуемому штамму *Rubribacterium* оказался типовой штамм аэробных бактерий вида *Rubrimonas cliftoensis*, содержащих бактериохлорофилл *a*.**

Появление и нарастание содержания в окружающей среде кислорода полностью изменило раннюю биосферу («кислородная катастрофа») – из аноксической с локальными оксигенными обстановками вблизи цианобактериальных матов она превратилась в оксигенную с локальными аноксическими обстановками, площадь которых постепенно сокращалась в ходе эволюции. Эволюционно молодая группа прокариот – аэробные аноксигенные фототрофы – единственная среди аноксигенных фототрофов, которая сумела приспособиться к такому перевороту и в настоящее время широко распространена в водах Мирового океана и играет существенную роль в современном глобальном круговороте углерода.

Исследовалось присутствие аэробных аноксигенных фототрофов в экстремальных условиях содовых и соленых степных озер как аналогов

экосистем ранней биосферы. Достоверно дать количественную оценку распространению этой группы бактерий удалось благодаря применению современных физико-химических методов диагностики (метода инфракрасной эпифлюоресцентной микроскопии, инфракрасной флюорометрии и хроматографического анализа бактериохлорофилла). Распределение аэробных аноксигенных фототрофов было изучено в 23 степных озерах Забайкалья, Узбекистана и Крымского полуострова. Большинство из изученных озер были высоко минерализованные (засоленность от 0,2 до 300 г/л). Содержание соды колебалось от 0 до 11 г/л при pH > 9. **Установлено, что аэробные аноксигенные фототрофы составляли от 7 до 65 % от всех учтенных на мембранных фильтрах прокариот в озерах с низкой и средней минерализацией. Напротив, в высокоминерализованных озерах (> 100 г/л) зарегистрировано сравнительно небольшое количество аэробных аноксигенных фототрофов. В целом численность аэробных аноксигенных фототрофов в засоленных озерах, как содовых, так и галитных, была на 2 порядка выше, чем отмечалось ранее в морских водоемах.**

Экологическая ниша аэробных аноксигенных фототрофов является экстремальной для аноксигенных фототрофов, что потребовало соответствующих адаптаций. Свет и кислород – два ключевых фактора, определяющих возможность биосинтеза бактериохлорофилла. Конкурентоспособность аэробных аноксигенных фототрофов зависит от наличия условий, благоприятных для синтеза бактериохлорофилла и для функционирования системы фотосинтеза в целом. **Интересно, что такие факторы среды обитания, как соленость и температура, оказывают регулирующее действие на синтез бактериохлорофилла, причем оптимальные параметры для роста прокариот и синтеза бактериохлорофилла не совпадают.** Следует отметить повышенную толерантность некоторых видов аэробных аноксигенных фототрофов к оксидам таких токсичных металлов, как теллур и селен. Среди аэробных аноксигенных фототрофов есть формы, крайне чувствительные к кислороду, тяготеющие к микроаэрофилии. **Эти виды синтезируют значительно больше бактериохлорофилла, приближаясь по этому показателю к несерным пурпурным бактери-**

ям. Благодаря этим свойствам данные бактерии могут жить как фототрофы при пониженном освещении. Формирование дополнительных внутриклеточных мембран, подобных хроматофорам пурпурных бактерий, также увеличивает фототрофный потенциал аэробных аноксигенных фототрофов. Чередование освещения и темноты наиболее благоприятно для синтеза бактериохлорофилла у большинства видов аэробных аноксигенных фототрофов, что вполне соответствует природным условиям (смена дня и ночи). **Таким образом, показано, что к облигатно аэробным фототрофным бактериям, содержащим бактериохлорофилл а, оказывается близким как по физиологическим признакам, так и филогенетически, род алкалофильных несерных пурпурных бактерий *Rubribacterium*.**

За последние годы представление о филогенетическом и функциональном разнообразии аэробных аноксигенных фототрофов значительно расширилось. Среди них обнаружены не только умеренные формы, населяющие пресные водоемы, моря и океаны, но и обитатели экстремальных экосистем – немногие алкалофильные и ацидофильные виды, неспособные расти при нейтральных рН, в частности алкалофильные натронофильные виды, которые нуждаются в карбонатах, но не в хлоридах или сульфатах натрия. Умеренно галофильные и алкалогалофильные виды обитают в гиперсоленых водоемах с соленостью не выше 90–100 г/л. Важно также, что большинство аэробных аноксигенных фототрофов, выделенных из термальных источников, не являются термофилами: к термотолерантам и умеренным термофилам относят немногие виды, в том числе и некоторых ацидофильных представителей аэробных аноксигенных фототрофов. **Таким образом, несмотря на относительно широкое распространение аэробных аноксигенных фототрофов в различных биотопах, экологическая дивергенция по экстремальным эконисшам среди них слабо выражена. С этим согласуется тот факт, что таксономический ранг экстремальных форм аэробных аноксигенных фототрофов обычно не ниже родового.** С другой стороны, способность к экстремофилии, равно как и оксифильность у аэробных аноксигенных фототрофов, во многом сходна с несерными пурпурными бактериями, с которыми они находятся в родстве. В частности,

именно в содовых озерах обнаружены несерные пурпурные бактерии *Rubribacterium*, неспособные к фотоавтотрофному росту и предпочитающие расти аэробно. **Такие бактерии являются наиболее вероятными предшественниками аэробных аноксигенных фототрофов и составляют последним реальную конкуренцию за экологическую нишу. Таким образом, можно предположить, что адаптация к кислороду у аноксигенных фотоавтотрофов сформировалась на базе общей адаптации к экстремофильности³⁸ в филуме несерных пурпурных бактерий, но экологическая дивергенция продвинулась гораздо глубже в связи с «кислородной катастрофой» ранней биосферы.**

Вышло из печати описание нового вида несерных пурпурных бактерий *Rhodovulum steppense* sp. nov., широко распространенных в мелководных содовых озерах криоаридной зоны Центральной Азии (Читинская область, Бурятия, Агинского Бурятского АО, Северо-Восточная Монголия, Алтайский край). Наиболее подробно было изучено 7 штаммов нового вида, выделенных из разных регионов, но очень близких по своим фенотипическим и генетическим характеристикам. **По результатам секвенирования гена 16S рРНК и ДНК-ДНК гибридизации исследуемые бактерии оказались наиболее близки к виду *Rhodovulum strictum*, от которого отличались на видовом уровне: 98,5–99,5 % сходства сиквенсов 16S рРНК и 42–44 % ДНК-ДНК гомологии.**

Фенотипически исследуемые бактерии также отличались от остальных представителей рода *Rhodovulum* по ряду признаков (спектр используемых субстратов, потребность в витаминах, отношение к физико-химическим параметрам среды). Морфологически *Rdv. steppense* – тонкие короткие подвижные палочки размером 0,4–0,7×0,8–1,2 мкм, размножающиеся бинарным делением и содержащие бактериохлорофилл а и каротиноиды сфероиденовой серии. Все штаммы оказались облигатными слабыми галоалкалофилами, растущими в широком диапазоне солености (от 0,3 до 10–15 %) и рН (7,5–9,5). Максимальная скорость роста наблюдалась при солености 1–3 % и рН около 8,5. Фото- и хемогетеротрофный рост возможен в присутствии широкого спектра орга-

³⁸ Ср. Направление 5.4, отчет В.В. Сулова (ИЦиГ СО РАН).

нических соединений и витаминов (В₁, В₅, биотин). Бактерии *Rdv. steppense* также способны к фотолитоавтотрофии, окисляя сульфид и тиосульфат до сульфата. При окислении сульфида в качестве промежуточного продукта образуется элементарная сера, которая откладывается вне клеток. Водород не может служить Н-донором. Основной хинон Q-10. **Таким образом, показано, что несерные пурпурные бактерии широко распространены в слабо- и среднеминерализованных содовых озерах крио-аридной зоны юга Забайкалья и северо-востока Монголии, достигают там значительной численности и представлены новыми галоалкалофильными видами, что еще раз подтверждает вывод о специфичности этих озер как местообитания и о своеобразии характерной для них автохтонной микрофлоры. Присутствие бактерий рода *Rhodovulum* в щелочных содовых озерах с преимущественным содержанием галита и мирабилита указывает на их близость с микробным населением талассофильных систем морского происхождения.**

Большинство известных пурпурных бактерий семейства *Ectothiorhodospiraceae* являются алкалофилами. Однако описанный новый вид *Ectothiorhodospira magna* sp. nov. этого рода обладает рядом необычных свойств. Два идентичных штамма, по которым он описан, выделены из степных умеренно соленых содовых озер Забайкалья (штамм В7-7) и Монголии (штамм М10) с рН выше 9,0. Бактерии предпочитают расти фотолитогетеротрофно, используя сульфид и ацетат, однако способны и к фотоавтотрофному росту на сульфиде. Рост происходит при содержании NaCl от 0 до 80 г/л с оптимумом 5–15 г/л. По морфологии (спиралевидные клетки размером 2,0–3,2×9,6–20,0 мкм, подвижные с помощью пучка жгутиков), строению фотосинтезирующего аппарата (пряди ламелл, пронизывающие всю клетку, а не упорядоченные стопки, как у большинства видов *Ectothiorhodospiraceae*) и физиологии (пигменты фотосинтеза – бактериохлорофилл *a* и каротиноиды спириллоксантиновой серии) они сходны с пурпурными серобактериями вида *Thiorhodospira sibirica*. Однако анализ гена 16S rRNA выявил наибольшее родство с *Ectothiorhodospira shaposhnikovii* (99 % сходства), сходство с *Thiorhodospira sibirica* составляло лишь 94–95 %. Сходство *E. magna* с *T. sibirica* можно

объяснить параллельной эволюцией в сторону укрупнения клеток – у мелких бактерий семейства *Ectothiorhodospiraceae* ламеллы собраны в компактные стопки, тогда как у крупноклеточных (таких, как *Thiorhodospira*) – пронизывают всю цитоплазму, что, видимо, связано с необходимостью проникновения энергодающих мембран в отдаленные участки клеток с целью нормального протекания в них биосинтетических процессов³⁹. **Уникальным свойством *Ectothiorhodospira magna* sp. nov. является тип основного фермента автотрофной фиксации углекислоты РУБИСКО, характерный для серных пурпурных бактерий семейства *Chromatiaceae*, откладывающих внутриклеточную серу. Таким образом, показано, что представители семейства *Ectothiorhodospiraceae* приобрели систему фиксации углекислоты в результате горизонтального переноса генов от членов семейства *Chromatiaceae*.**

4.4. В 1990 г. в рамках международного междисциплинарного проекта СКОПЕ-ЮНЕП «Глобальный биогеохимический цикл серы» была реконструирована картина глобального биогеохимического цикла серы, впервые включавшая количественные оценки вклада микроорганизмов в потоки серы между основными резервуарами биосферы (литосфера, гидросфера, почва и атмосфера). Однако оценки потоков серы в Мировом океане экстраполировались на основе скоростей сульфатредукции в осадках Тихого, Атлантического и Индийского океанов. В ходе реализации проекта «Вклад микробных процессов в глобальный биогеохимический цикл серы (количественные оценки)» группой акад. М.В. Иванова (ИНМИ РАН) проведено уточнение указанной картины путем анализа результатов ряда экспедиций НИС «Академик Мстислав Келдыш», выполненных в течение 2008–2009 гг. **Довольно неожиданно оказалось, что основные закономерности количественного распределения скоростей процесса сульфатредукции по геоморфологическим зонам, а также по вертикальному профилю верхнеголоценовых осадков в морях Северного Ледовитого океана – Белого, Баренцева, Карского, Восточно-Сибирского и**

³⁹ Ср. Направление 2.11, гипотеза Д.В. Гражданкина (ИНГиГ СО РАН) об изоморфном увеличении размеров вендских прокариот и их колоний.

Чукотского – оказались достаточно сходными с аналогичными закономерностями других океанов: во всех океанах включая Северный Ледовитый процесс сульфатредукции зафиксирован во всей толще осадков, доступных исследованию ударными геологическими трубками (примеры количественных оценок см. в табл. 5), а максимальная скорость этого процесса наблюдается в поверхностных горизонтах мелководных осадков шельфа у мест впадения крупных рек, выносящих терригенное органическое вещество и биогенные элементы, стимулирующие процессы первичной продукции фитопланктона (табл. 5). **Более того, из приведенных в табл. 1 данных видно, что микробная продукция H_2S в осадках арктических морей, несмотря на крайне низкую температуру придонных вод, сопоставима или даже превышает скорость этого процесса в осадках континентальных окраин тропических районов Атлантического и Тихого океанов.** Иными словами, новые оценки скоростей процесса сульфатредукции не влияют на количественную оценку этого процесса в осадках Мирового океана.

Проведены полевые и лабораторные исследования анаэробного окисления метана населяющим донные осадки сообществом сульфатредуцирую-

щих бактерий и анаэробных метанотрофных архей. Археи анаэробно окисляют метан по реакции $CH_4 + 2H_2O \rightarrow CO_2 + 4H_2$. Термодинамическая возможность прохождения этой реакции существует только при очень низкой концентрации водорода (порядка 10^{-6} моль), и роль сульфатредукторов заключается в потреблении водорода по реакции $SO_4^{2-} + 2H_2 \rightarrow HS^- + HCO_3^- + H_2O$.

Возможность использования метана в процессе сульфатредукции в сообществах прокариот, населяющих толщу осадков морского дна, допускалась с 1970 гг. многими геохимиками и океанологами на основании данных по распределению метана и сульфата в анаэробных морских осадках. Однако прямых экспериментальных подтверждений этого процесса не было, а лабораторные эксперименты с чистыми культурами давали противоречивые результаты. **В ходе работ по проекту процесс анаэробного окисления метана был многократно воспроизведен в специальных реакторах. Посевным материалом служили анаэробные осадки различных донных ландшафтов из различных районов Мирового океана.**

В последнее время в океанологической литературе большое внимание уделяется исследованиям анаэробного окисления метана в местах его ин-

Таблица 5

Величины продукции сероводорода (мг S на 1 м^2 в сутки) в верхних горизонтах (0–10 см) донных осадков морей российской Арктики и в осадках континентальных окраин Атлантического и Тихого океанов

Моря Арктики	Карское море			Белое море		Чукотское море	
	Мелководные осадки		Желоб Св. Анны	мелководные осадки Онежского и Двинского заливов	глубоководные осадки бассейна	южная мелководная часть	северная часть
	эстуарий р. Енисей	эстуарий р. Обь					
Температура придонной воды, °C	-0,8 +8,5	-0,9 +6,0	-1,0 0,0	+1,5 +4,0	-1,0 +1,0	+1,5 +3,0	-1,4 -0,5
Продукция сероводорода	140	50	7	55	22	90	23
Район отбора проб	Атлантический океан				Тихий океан, Южно-Китайское море		
	Район выноса р. Конго		Бенгельский апвеллинг				
	осадки шельфа	глубоководные осадки	осадки шельфа	глубоководные осадки	осадки шельфа	глубоководные осадки	
Продукция сероводорода	30	4,5	75	9	13	-	

тенсивного выделения в виде сфокусированных потоков метана на полях подводных холодных метановых сипов, а также на морских грязевых вулканах, где «метановые» карбонаты образуют крупные постройки (плиты, карбонатные конусовидные или трубообразные тела объемом до нескольких кубометров – рис. 95), в которых повышено содержание изотопно-легких карбонатов.

Для понимания механизмов формирования этих необычных по изотопному составу карбонатов необходимо изучение первых этапов их генезиса – процесса образования изотопно-легких бикарбонатов иловых вод восстановленных донных осадков. В рамках настоящего проекта для изучения этого процесса в ходе двух экспедиций в Балтийское и Черное море был проведен поиск продукции дополнительных количеств сероводорода за счет анаэробного окисления метана в обычных восстановленных осадках и поиск изотопно-легких минеральных форм углерода в составе поровых вод. **Показано, что сопряжение процессов анаэробного окисления метана и синтеза сероводорода широко распространено в анаэробных морских осадках.** Пример совпадения пиков анаэробного окисления метана и повышенной продукции сероводорода в подповерхностных горизонтах осадков Балтийского моря приведен на рис. 96, а. Как видно из сопоставления данных рис. 96, а, б, верхний поверхностный пик продукции сероводорода на горизонтах 0–1 и 10 см совпадает с максимальным (более 8 %) содержанием органического вещества

(рис. 96, б). **Вниз по разрезу осадков содержание органического углерода резко снижается и в горизонте 35–39 см падает до 3 %. И именно в этом горизонте наблюдаются максимальные скорости анаэробного окисления метана и второй подповерхностный пик микробной продукции сероводорода.**

Примеры вторичных (подповерхностных) пиков продукции сероводорода, совпадающих с активными процессами анаэробного окисления метана в древнечетвертичных осадках восточной части Черного моря, приведены на рис. 97. В верхнеголоценовых осадках всех трех станций мощностью 50–60 см происходит активный процесс сульфатредукции на фоне крайне низкого содержания метана (6–133 мкл на дм³) и малоактивного процесса анаэробного окисления метана. **Из этого следует, что сероводород в верхнеголоценовых осадках образуется за счет органического вещества, оседающего в составе взвеси из водной толщи.**

В нижних горизонтах обследованных осадков древнечерноморского возраста содержание метана и скорость его окисления резко возрастают, что сопровождается заметным ускорением сульфатредукции, сопряженной с окислением метана (второй подповерхностный пик). Как видно из данных по изотопному составу углерода бикарбонатов иловых вод (станция Т2-Т4, рис. 97), в нижних горизонтах бикарбонат заметно (до –36,8 ‰) обеднен изотопом ¹³C за счет примеси изотопно-легкой углекислоты,

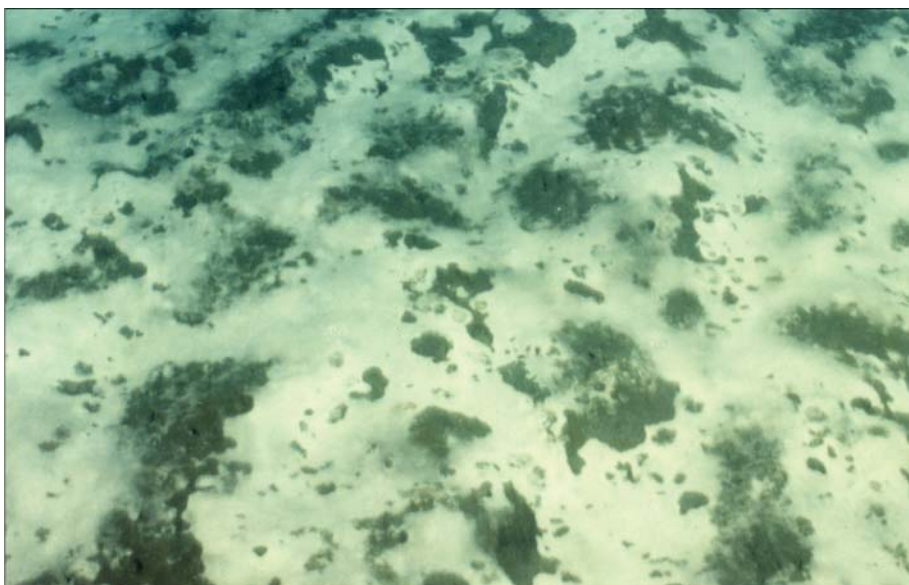


Рис. 95. Поверхность донных отложений на поле холодных метановых сипов в кальдере подводного грязевого вулкана Хаакон Мосби (Норвежское море). Белый цвет поверхности осадка обусловлен отложением в бактериальном мате элементарной серы, образующейся за счет окисления сероводорода, продуцируемого сообществом анаэробных архей и сульфатредукторов.

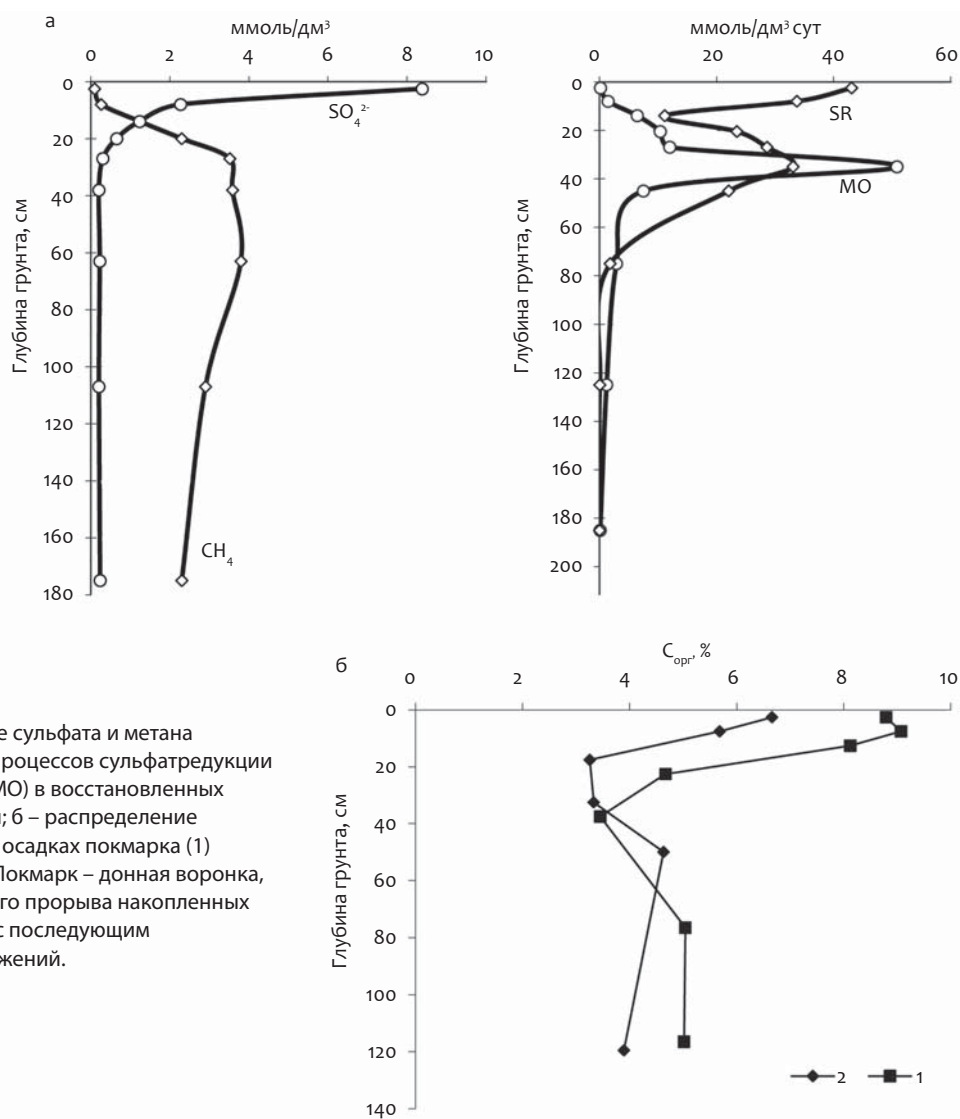


Рис. 96. а – распределение сульфата и метана и скоростей анаэробных процессов сульфатредукции (SR) и окисления метана (МО) в восстановленных осадках Балтийского моря; б – распределение органического углерода в осадках покмарка (1) и вне зоны покмарка (2). Покмарк – донная воронка, результат одновременного прорыва накопленных под слоем осадков газов с последующим обрушением рыхлых отложений.

образующейся при анаэробном окислении метана метанотрофными археями.

Таким образом, процесс анаэробного окисления метана широко распространен в анаэробных морских осадках. *Его геохимическое значение состоит, во-первых, в накоплении дополнительного количества сероводорода, присоединяющегося к пулу сероводорода, образующегося за счет использования органического вещества осадков, а во-вторых, к образованию аутигенных карбонатов. Показано, что углерод таких карбонатов наследует стабильноизотопный состав окисленного метана: аутигенные карбонаты имеют величины $\delta^{13}C < -25\%$, в то время как седиментационные карбонаты имеют величину $\delta^{13}C$,*

близкую к нулю, а нормальные диагенетические карбонаты имеют величину $\delta^{13}C > -25\%$.

Изотопно-легкие карбонатные минералы, образующиеся одновременно с восстановленными соединениями серы в результате деятельности анаэробных метанотрофных архей и сульфатредукторов, встречаются в разрезах осадочных пород прошлых геологических эпох. На юго-западной окраине Русской платформы (Западная Украина) и в Южной Польше широко распространены крупные пластовые залежи сероносных известняков верхнетортонского возраста (средний миоцен), запасы самородной серы в которых составляют сотни миллионов тонн. *Изотопный состав углерода сероносных известняков варьирует от*

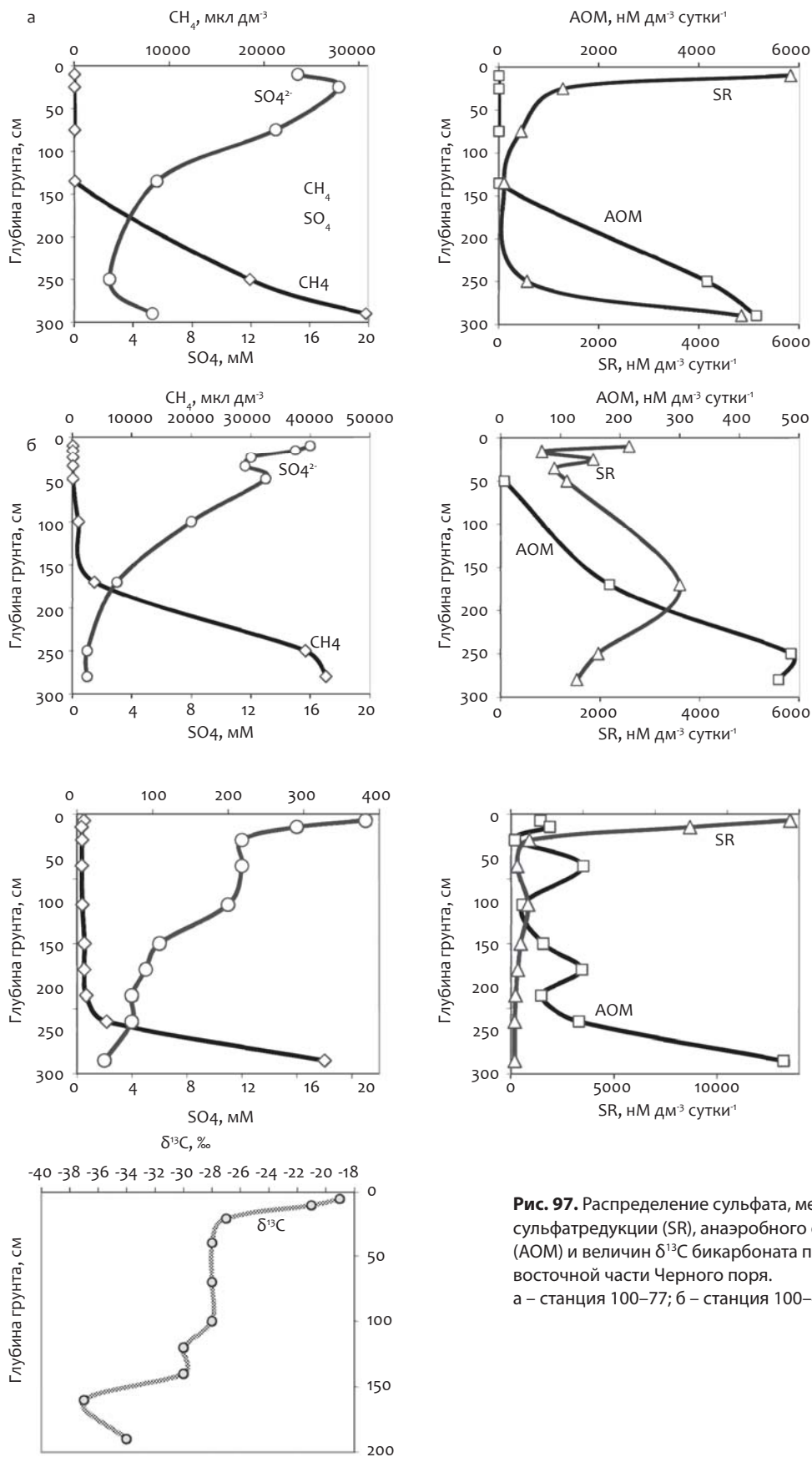
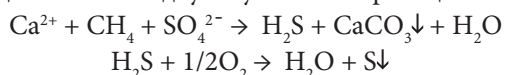


Рис. 97. Распределение сульфата, метана, скоростей сульфатредукции (SR), анаэробного окисления метана (AOM) и величин $\delta^{13}\text{C}$ бикарбоната поровых вод в осадках восточной части Черного моря.
 а – станция 100–77; б – станция 100–46, в – станции ТА-Т4.

величин $\delta^{13}\text{C} = -55\text{‰}$ до -70‰ , что однозначно свидетельствует об участии изотопно-легкой углекислоты, образующейся при окислении метана, в формировании этих известняков.

Результаты детального исследования процессов анаэробного окисления метана и сульфатредукции в современных восстановленных осадках способствуют лучшему пониманию биогеохимических процессов, происходивших в биосфере прошлых геологических эпох. В свете имеющихся на сегодня данных о механизме и продуктах анаэробного окисления метана, сопряженного с сульфатредукцией, **общая картина генезиса месторождений серы предкарпатского региона выглядит следующим образом. В анаэробных донных осадках верхнетортонской лагуны за счет анаэробного окисления метана при участии сульфатредукторов образовывались сероводород и углекислота, которая в слабощелочных условиях связывалась с ионами кальция, в результате чего в осадок выпадал изотопно-легкий кальцит. Сероводород мигрировал к окислительно-восстановительному барьеру и окислялся до элементной серы, которая также выпадала в осадок.** Эти процессы шли настолько активно, что приводили к практически полному восстановлению сульфатов, имевшихся в поровых водах лагуны, о чем свидетельствуют балансные расчеты процесса серообразования по вышеприведенной схеме двухступенчатой реакции:



В результате этих реакций может образоваться 24,4 % элементной серы и 75,6 % биогенного кальцита. Фактическое среднее содержание серы в верхнетортонских известняках составляет 25 %, а содержание кальцита – 60–65 %. С учетом частичного растворения кальцита при вторичных изменениях сформировавшихся серных руд совпадение расчетных и фактических данных по соотношению сера/кальцит выглядит вполне убедительно.

Кроме биогенного сероводорода, одним из источников которого является прокариотическое сообщество донных осадков, в Мировой океан также идет большой поток (32×10^6 т в год, по данным Х. Яннша) абиогенного сероводорода в составе высокотемпературных гидротермальных растворов рифтовых зон. Этот поток

сероводорода – источник существования экосистем глубоководных гидротермальных полей (экосистемы «черных курильщиков» и т. д.)⁴⁰. **Показано, что на глобальный цикл серы в океане поток абиогенного сероводорода влияет незначительно, поскольку весь этот сероводород быстро окисляется при смешении восстановленного гидротермального флюида с насыщенной растворенными кислородом массой океанических вод, выступающих как своеобразный экран**⁴¹.

4.5. Грибы-литобионты (в составе лишайников или непосредственно) являются⁴² важной компонентой пионерной биоты, участвующей в формировании кор выветривания и обеспечивающей формирование почв. Выявить и изучить основные аспекты взаимовлияния литобионтных микромицетов и субстрата в ходе формирования адаптивных стратегий обитания на камне, определить степень независимости популяций лито-

⁴⁰ См. подробнее «Происхождение и эволюция биосферы. Важнейшие результаты 2004–2007 гг.» / Под ред. Н.Л. Добрецова, Г.А. Заварзина, Н.А. Колчанова, А.Ю. Розанова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 192 с. Направление 6, данные акад. А.В. Адрианова, Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН).

⁴¹ Член-корр. РАН А.В. Каныгин, ИНГ СО РАН (см. Направление 5 в «Происхождение и эволюция биосферы. Важнейшие результаты 2004–2007 гг.» / Под ред. Н.Л. Добрецова, Г.А. Заварзина, Н.А. Колчанова, А.Ю. Розанова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 192 с.) предложено деление экосистем на экзогенные, которые базируются на фотоавтотрофии, и эндогенные. Классическим примером эндогенных экосистем являются хемотрофные экосистемы глубоководных гидротерм – «черных курильщиков». Было показано, что ввиду постоянства геохимических характеристик глубоководные эндогенные экосистемы эволюционно инертны – новые таксоны в них возникают в основном за счет вселения видов из экзогенных экосистем, а обратного выселения практически не происходит. Таким образом, с точки зрения биосферы глубоководные эндогенные экосистемы «эволюционно закрыты» – эволюционные процессы в них слабо влияют на биосферу. Данные М.В. Иванова (ИНМИ РАН) свидетельствуют о том, что с точки зрения биосферы глубоководные эндогенные экосистемы в значительной степени также «закрыты биогеохимически»: экзогенная фотоавтотрофная биосфера в ходе своей жизнедеятельности отгораживается от них, продуцируя односторонне проницаемый экран из окиснированных масс океанических вод. «Закрытость» глубоководных эндогенных экосистем заставляет существенно скорректировать широко распространенный в последнее время в литературе взгляд на них как на колыбель жизни: вблизи гидротерм могли сформироваться живые организмы, но биосфера современного типа, скорее всего, вышла из «открытых» мелководных экосистем (типа описанных в данном отчете в Направлении 4), включающих хемотрофных и фотоавтотрофных прокариот. Затем, набрав соответствующую биогеохимическую мощь, такая биосфера отгородилась от глубоководных эндогенных экосистем кислородным экраном.

⁴² И, судя по данным А.Г. Заварзиной (ПИН РАН, Направление 1.1), А.В. Маслова (ИГГ УрО РАН, Направление 3.5), являлись уже в далеком прошлом.

бионтов от популяций аналогичных почвенных видов должна была группа д.б.н. А.Е. Коваленко (БИН РАН) в проекте «**Микромицеты в литобионтных сообществах: взаимовлияние субстрата и микроорганизмов в ходе формирования адаптивных стратегий**». Для этого была сформирована тестовая коллекция штаммов литобионтных грибов с карбонатных и силикатных горных пород и искусственного камня Санкт-Петербурга и Ленинградской области, а также их двойников из воздуха, почвы и поверхности листьев. Коллекция включает 73 вида грибов из 34 родов и 3 подотделов, из них 16 видов, относят к типичным литобионтам. На этой коллекции лабораторно исследованы морфофизиологические адаптации грибов к циклическому высушиванию и регидратации. **Показано, что последовательный пересев этих штаммов на среды с понижающейся активностью воды приводит к появлению адаптированных ксеротолерантных форм у 10–12 % штаммов. Большая часть таких штаммов была изолирована с мрамора и гранита.**

Исследование осмотолерантности проводили на агаризованных средах, содержащих 2 М сахарозы, либо 1, 2 и 3,5 М NaCl. **Скорость адаптации к условиям осмостресса можно оценить как достаточно высокую. Выявлены пределы толерантности к стресс-факторам: осмотолерантность, термотолерантность (в пределах перепадов температур от +3 до +42 °С), устойчивость к циклическому высушиванию и регидратации, к гипомагнитным полям (экранированию естественного магнитного поля Земли в 500 раз). Отмечены также быстрые морфологические адаптации в ответ на стресс: формирование кластерных колоний и/или обильное выделение полисахарида⁴³ (рис. 98, 99).** С поверхности гранита изолирован штамм, проявляющий в условиях осмостресса гиперсекрецию полисахарида, незагрязненного меланином (рис. 99), т. е. потенциальный промышленный продуцент, который предполагается депонировать в ВКПМ. **Моделирование условий обитания на каменистом субстрате, в частности культивирование на высокоосмотических средах, показало,**

что способность к стресс-выделению полисахарида, прежде всего в ответ на осмотический стрессор, по-видимому, является определяющей при формировании специфического природного морфотипа колоний литобионтов – так называемых микроколоний. Так, на среде для ксеротолерантных грибов с сахарозой в качестве осмотика большинство литобионтных изолятов растет в виде плотных кластеров интенсивно пигментированных сферических толстостенных клеток, морфологически практически идентичных микроколониам литобионтов в естественных условиях обитания (рис. 100).

Исследование протеолитической и фосфолипидной активности исследуемых штаммов в сумме с другими полученными данными позволило составить физиологические профили, **на основании которых подтверждена взаимосвязанность микобиоты камня и смежных субстратов (профили параллельно изолируемых со смежных субстратов штаммов одного вида совпадали полностью или частично).** Сравнительный анализ микобиоты изученных субстратов при помощи коэффициентов Серенсена и Жаккара показал наибольшее сходство между видовыми списками мрамора и гранита ($K_s = 0,750$, $K_j = 0,600$) и наименьшее – между видами на мраморе и в воздухе ($K_s = 0,479$, $K_j = 0,315$) и на граните и в воздухе ($K_s = 0,493$, $K_j = 0,327$). Применение коэффициента динамичности сообществ по А.А. Титляновой показало наибольшую степень динамичности для сообщества микромицетов биоаэрозоля воздуха (11,33), тогда как наиболее стабильными с этой точки зрения можно назвать сообщества каменистых субстратов – мрамора (2,67) и гранита (3,43). В то же время, как показало наше исследование, лишь порядка 5–10 % выявляемых на камне видов грибов имеют достаточный адаптивный морфофизиологический потенциал для формирования микроколоний и освоения этого субстрата, т. е. являются истинными литобионтами. Вероятно, остальные виды можно считать транзитными. Самое высокое значение индекса специфичности – 0,133 (доля видов, обнаруженных только на данном субстрате, от общего числа выявленных видов) принадлежит сообществу воздуха. Минимальные значения – 0,013 и 0,053 – отмечены для каменистых субстратов, что говорит о том, что большая часть обнаруживаемых там видов – стабильно

⁴³ Конвергенция стресс-ответа бактерий и грибов, ср. с Направлением 4.2, отчет к.б.н. О.С. Самылиной и д.б.н. Л.М. Герасименко (ИНМИ РАН) и Л.В. Зайцевой (ПИН РАН), ср. также с Направлением 5.4, отчет В.В. Сулова (ИЦиГ СО РАН).

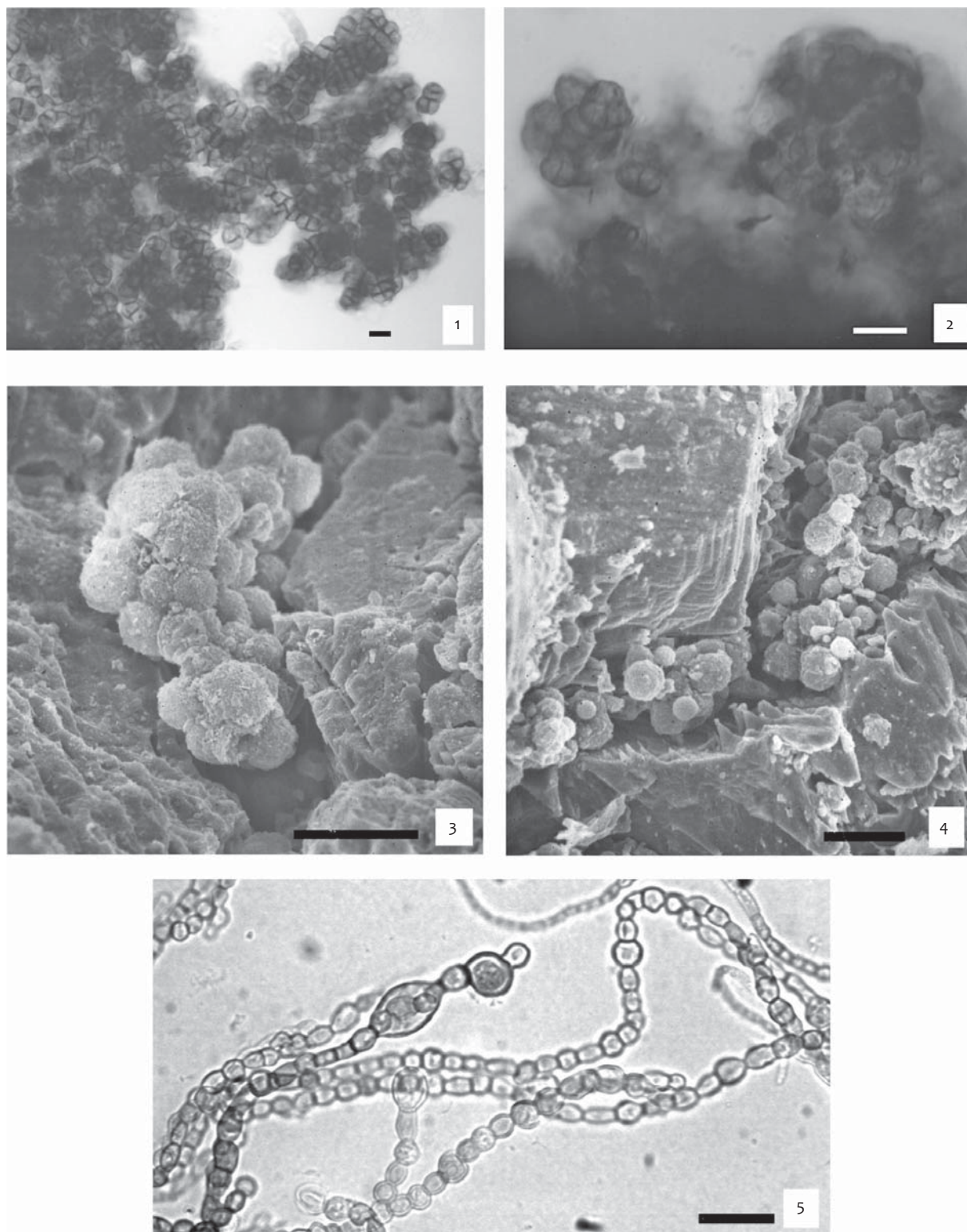


Рис. 98. Морфологические адаптивные структуры у литобионтных грибов. 1, 2 – формирование кластерных колоний с обильным образованием полисахаридных капсул у представителей родов *Phaeosclera* и *Phaeothesa* в культуре; 3, 4 – сканирующая электронная микроскопия микроколоний литобионтных грибов на поверхности мрамора; 5 – адаптивные переживающие структуры у *Phaeoscosomus* sp., образующиеся под воздействием стресса при голодании в культуре. Масштабная линейка 10 мкм.

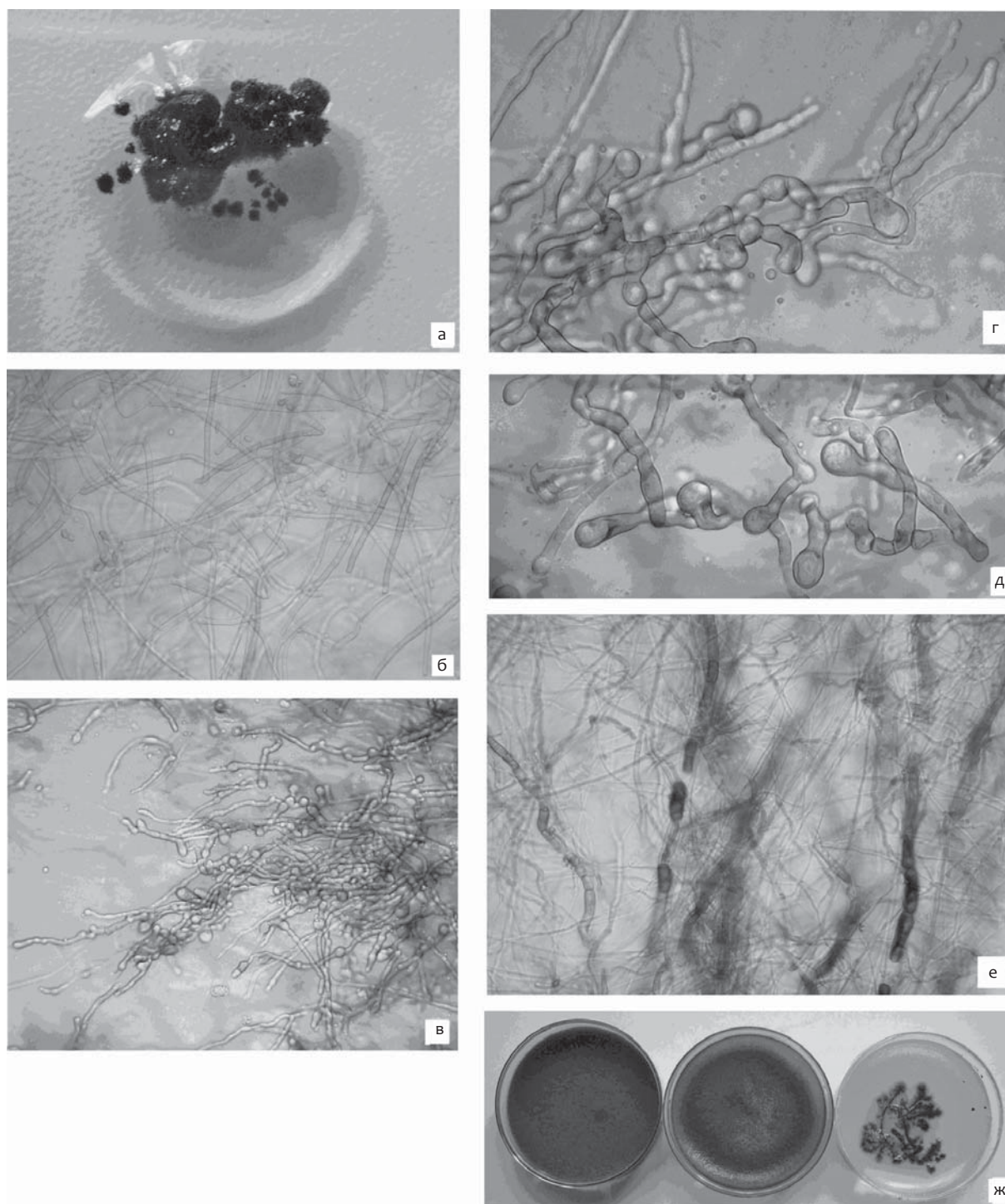


Рис. 99. Морфологические изменения у литобионтных изолятов (на уровне колоний и клеток) под воздействием осмостресса.

а – штамм *Exophiala* sp., вырабатывающий полисахарид при росте на высокоосмотических средах (сахароза 2М) – потенциальный промышленный продуцент полисахарида. Видна капля полисахарида вокруг колонии гриба; б–ж – изменение морфологии *Cladosporium cladosporioides* при росте на средах с 2М сахарозой, 2 и 3,5 М NaCl; б – рост в контроле на среде Чапека; в – рост на среде с 2 М NaCl; г, д – нарушенная форма клеток, большое количество гранулярного клеточного содержимого при росте на среде с 2 и 3,5 М NaCl; е – рост на среде с 2М сахарозой (тонкий мицелий, формирование распадающихся гиф с утолщенными стенками); ж – рост *C. cladosporioides* в контроле (слева), на среде с 2 М и 3,5 М NaCl.

заносные из прилежащих субстратов. Оценка видового разнообразия сообществ с применением индекса Шеннона показала наименьшее разнообразие для микобиоты каменистых субстратов (мрамор 2,334, гранит 2,364) и наибольшее – для микобиоты почвы (2,941). **Таким образом, показано, что сообщества микромицетов мрамора и гранита имеют значительно более высокое сходство между собой по сравнению с сообществами других субстратов и более узкий спектр видов.** Полученные данные говорят в пользу предположения об определенной независимости сообществ литобионтных микромицетов, однако формирование микобиоты каменистого субстрата идет не только путем самоподдержания, но и за счет притока видов из смежных местообитаний, в первую очередь – из растительных сообществ. Иными словами, даже после заселения камня и отбора стресс-устойчивых штаммов продолжают приток новых штаммов из внешней среды и их отбор. **Заполнения всего пространства экологической ниши не происходит (или оно сильно растянуто во времени), по-видимому, из-за экстремальности литобиотопа по многим физико-химическим и ресурсным параметрам⁴⁴.** Мы полагаем, что выявленные закономерности характерны для умеренного климата, в условиях которого каменистые субстраты окружены хорошо развитыми растительными сообществами, являющимися источником притока новых штаммов. Для условий иных географических регионов соотношение и взаимосвязь сообществ камня и прилежащих субстратов могут быть иными.

4.6. Группой д.г.-м.н. Д.А. Гиличинского (ИФХиБПП РАН) в проекте «Криобиосфера: био-разнообразие, возраст и стратегия выживания

⁴⁴ Альтернативный сценарий можно предложить в рамках концепции парфорсной эволюции (Направление 5.4, отчет В.В. Сулова (ИЦиГ СО РАН)): полного заполнения экологической ниши не происходит, поскольку на таком биотопе, как поверхность камня, перекрываются стресс-периферии экологических ниш многих видов и штаммов микромицетов. Поскольку стресс-периферия лишь временно доступна (пока не наступила фаза истощения – дистресс), на поверхности камня идет медленная постепенная смена гемипопуляций, попавших в фазу истощения, пришедшими извне гемипопуляциями, которым это еще только предстоит. При этом не исключено устойчивое существование небольшой по численности гильдии штаммов-истинных литобионтов, которые не вытесняются пришельцами с поверхности камня, но и не способны в силу экстремальности биотопа прекратить инвазии штаммов-пришельцев.

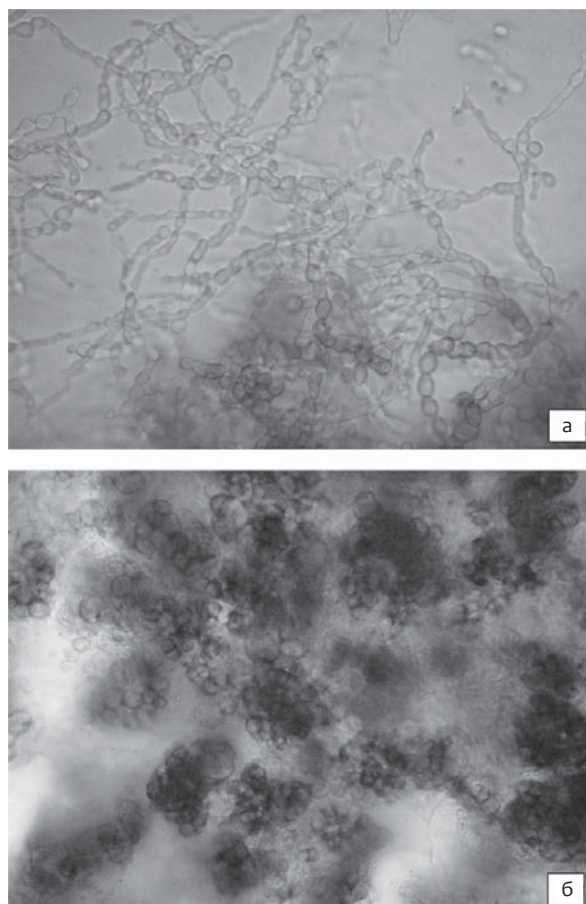


Рис. 100. Моделирование условий обитания на каменистом субстрате: рост литобионтного изолята *Exophiala* sp. в высокоосмотических условиях. а – рост в контроле на среде Чапека, виден мицелий, клеточные стенки тонкие, слабоокрашенные; б – рост на среде для ксеротолерантных грибов с сахарозой в качестве осмотика, изолят растет в виде плотных кластеров интенсивно пигментированных сферических толстостенных клеток, морфологически практически идентичных микроколониам литобионтов в естественных условиях обитания.

палеомикробных сообществ в вечной мерзлоте» при исследовании вечной мерзлоты установлено, что в синкриогенных отложениях (т. е. отложениях, промерзающих одновременно с накоплением осадков) нет ни метана, ни метанобразующих архей, **в то время как в эпикриогенных отложениях (возникающих преимущественно при одностороннем промерзании – чаще сверху, когда процесс осадконакопления завершился) присутствуют метаногены и законсервирован метан** с очень

высоким $\delta^{13}\text{C}$ от -65% до -77% , указывающим на крайне медленное восстановление CO_2 водородом. **Важно отметить, что в эпикриогенных отложениях обнаружены также жизнеспособные протисты: амёбы, жгутиконосцы, инфузории.**

4.7. Переход от аноксигенного фотосинтеза к оксигенному – способность окислять воду с выделением молекулярного кислорода – ключевой ароморфоз в истории биосферы, но пути этого эволюционного перехода остаются невыясненными. В проекте «Роль HCO_3^- и Mn-бикарбонатных комплексов в эволюционном происхождении оксигенного фотосинтеза» (рук. д.б.н. В.В. Климов, ИФПБ РАН) развиваются представления о возможной роли Mn-бикарбонатных комплексов в происхождении Mn-содержащего неорганического ядра водоокисляющего комплекса. Ранее⁴⁵ в рамках проекта впервые показана способность реакционных центров (РЦ) современной аноксигенной пурпурной фотосинтезирующей бактерии *Rhodovulum iodolum* к фотоокислению катионов Mn^{2+} , находящихся в комплексе с анионами бикарбоната (при высокой концентрации бикарбоната), до Mn^{3+} . В настоящее время для выяснения механизма окислительно-восстановительного взаимодействия марганцевых комплексов с РЦ аноксигенных бактерий исследовали состав и термодинамические характеристики комплекса Mn с анионами бикарбоната при физиологических значениях pH (pH = 5,0–8,0). Вольтамперные кривые образования этого комплекса выглядят как волны с пиком (рис. 101), характеризующиеся значением потенциала пика, E_p . На рис. 119 кривая 1 отражает вольтамперную кривую окисления Mn^{2+} до Mn^{3+} на фоне 0,1 М LiClO_4 в воде. **При добавлении NaHCO_3 (повышении концентрации анионов бикарбоната) пик волны окисления (кривые 2–4) сдвигается в область менее положительных потенциалов, постепенно формируя критически важную для фотоокисления новую волну окисления со своим пиком.**

Графики в координатах ось Ox – концентрация бикарбоната (или \lg концентрации), ось Oy –

⁴⁵ См. Направление 4.3, данные В.В. Климова (ИФПБ РАН) в Аннотированном отчете по Программе № 15 Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем. Важнейшие результаты 2009 г.». Ответственные редакторы: акад. Г.А. Заварзин, акад. Н.А. Колчанов, акад. А.Ю. Розанов. Новосибирск: ПИН РАН, ИЦиГ СО РАН, 2010.

вольтамперные характеристики E – потенциала окисления Mn^{2+} до Mn^{3+} (рис. 102) – позволяют оценить зависимость потенциала окисления Mn^{2+} от логарифма концентрации бикарбоната и установить, таким образом, характер реакции. При pH = 6,25 (рис. 102, кривая 1) в области концентраций HCO_3^- от 2,5 мМ до 50 мМ график зависимости E_p от $\lg C_x$ имеет линейный вид, **указывая на участие только одного лиганда в электродной реакции: $\text{Mn}^{2+} - \bar{e} + \text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{Mn}^{3+}\text{HCO}_3^{2+}$. При этом константа устойчивости ($K_{уст}$) Mn^{3+} -бикарбонатного комплекса равна $6,5 \times 10^8 \text{ M}^{-1}$ при $+20^\circ\text{C}$.** При pH = 6,50 (рис. 102, кривая 2) в области концентрации HCO_3^- от 2,8 мМ до 0 мМ линейная зависимость E_p от $\lg C_x$ с наклоном $-118 \text{ мВ}/\lg C_x$ **свидетельствует об участии двух лигандов в электродной реакции: $\text{Mn}^{2+} - \bar{e} + 2\text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{Mn}^{3+}(\text{HCO}_3)_2^+$ при $K_{уст} = 3,5 \times 10^{12} \text{ M}^{-2}$ ($+20^\circ\text{C}$).** При pH = 8,35 (рис. 102, кривая 3) наклон зависимости E_p от $\lg C_x$ при концентрации HCO_3^- от 3,0 мМ до 50 мМ равен $-173 \pm 5 \text{ мВ}/\lg C_x$, **что говорит об участии трех лигандов в электродной реакции с образованием электронейтрального комплекса: $\text{Mn}^{2+} - \bar{e} + 3\text{HCO}_3^- \leftrightarrow \text{Mn}^{3+}(\text{HCO}_3)_3$ при $K_{уст} = 1,73 \times 10^{14} \text{ M}^{-3}$**

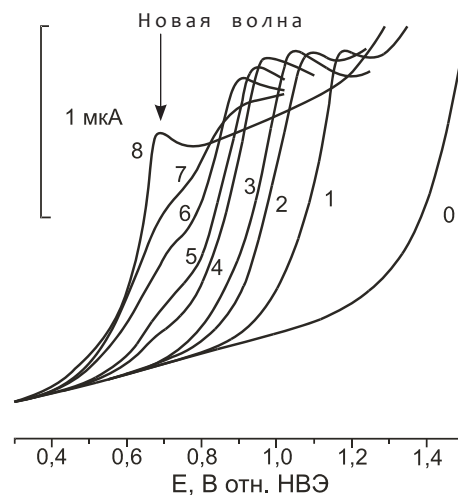


Рис. 101. Вольтамперные кривые окисления 0,5 мМ MnSO_4 на платиновом электроде в водном растворе 0,1 М LiClO_4 до (кривая 1) и после (кривые 2–8) добавления NaHCO_3 в концентрациях: 2 мМ (2), 6 мМ (3), 18 мМ (4), 28 мМ (5), 32 мМ (6), 51 мМ (7), 83 мМ (8).

Кривая 0 показывает фон (0,1 М LiClO_4). На кривых 5–8 при потенциале 0,7 В видно появление новой волны окисления Mn^{2+} , связанной с появлением в растворе комплексов $\text{Mn}^{2+}\text{HCO}_3^+$ и $\text{Mn}^{2+}(\text{HCO}_3)_2$. Скорость сканирования – 50 мВ/с. НВЭ – нормальный водородный электрод.

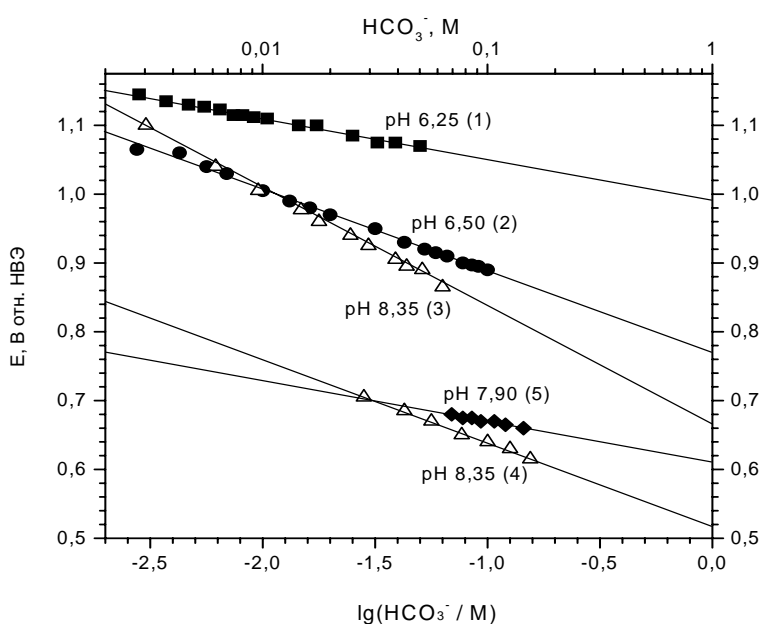
(+20 °С). При увеличении концентрации бикарбоната от 30 мМ и выше при рН = 7,60–8,35 на графике обнаруживается новая волна окисления Mn^{2+} (рис. 102, кривые 4–5), соответствующая кривым 5–8 на рис. 101. Эта волна была отнесена к окислению ионов Mn^{2+} , находящихся в равновесии с комплексами $Mn^{2+}HCO_3^+$ и $Mn^{2+}(HCO_3)_2$, до комплекса $Mn^{3+}(HCO_3)_3$. Изменение наклона единственного линейного участка на графике «зависимость потенциала новой волны от lgC_x » от -120 мВ/ lgC_x при рН = 8,35 (рис. 102, кривая 4) до -60 мВ/ lgC_x при рН = 7,60 (не показано) и рН = 7,90 (рис. 102, кривая 5) указывает на преобладание в среде при рН = 8,35 комплекса $Mn^{2+}(HCO_3)_2$, а при рН = 7,6–7,9 – комплекса $Mn^{2+}HCO_3^+$.

Для получения более полной информации о зависимости от рН среды потенциала окисления Mn-бикарбонатных комплексов в момент появления новой волны окисления Mn^{2+} последовательными добавками $HClO_4$ была изменена кислотность раствора от рН = 8,35 до рН = 8,0. Наблюдалось уменьшение и исчезновение новой волны, причем только после исчезновения начинает проявляться линейная зависимость потенциала окисления водного комплекса Mn^{2+}

от рН (рис. 103). Точки перегиба, выявляемые при рН = 7,0, рН = 6,35 и рН = 5,0, полученные при продолжении титрования от рН = 8,0 в кислую сторону (рис. 103), позволяют точнее, чем на рис. 102, определить границы значений рН, в пределах которых существуют комплексы $Mn^{3+}(HCO_3)_3$ (рН = 7,0–8,35), $Mn^{3+}(HCO_3)_2^+$ (рН = 6,35–7,0) и $Mn^{3+}HCO_3^{2+}$ (рН = 5,0–6,35), указывая на то, что помимо электронейтрального комплекса $Mn^{3+}(HCO_3)_3$ в зависимости от рН можно получить также положительно заряженные комплексы.

Таким образом, с помощью метода вольтамперометрии впервые установлены границы рН, при которых формируются комплексы Mn^{3+} с анионом бикарбоната, а также состав и термодинамические характеристики этих комплексов, что имеет важное значение для понимания механизма стимулирующего действия анионов бикарбоната на фотоиндуцированный электронный транспорт от экзогенного Mn^{2+} на реакционные центры аноксигенных фотосинтезирующих бактерий. Предполагается, что только при наличии в растворе комплекса $Mn^{2+}(HCO_3)_2$, преобладающего при значениях рН

Рис. 102. Зависимости потенциала окисления Mn^{2+} до Mn^{3+} от логарифма концентрации HCO_3^- при различном рН. Каждая зависимость получена из серии вольтамперных кривых окисления Mn^{2+} (0,5 мМ $MnSO_4$) в 0,1 М $LiClO_4$ при последовательном добавлении 0,5 М раствора $NaHCO_3$, подкисленного с помощью $HClO_4$ до определенного значения рН: кривая 1 – рН = 6,25; кривая 2 – рН = 6,50; кривая 3 – рН = 8,35. Кривые 4 и 5 – зависимости от логарифма концентрации HCO_3^- потенциала новой волны окисления Mn^{2+} (см. кривую 8 на рис. 101), возникающей при концентрации HCO_3^- выше 30 мМ: кривая 4 – при рН = 8,35 и кривая 5 – при рН = 7,90.



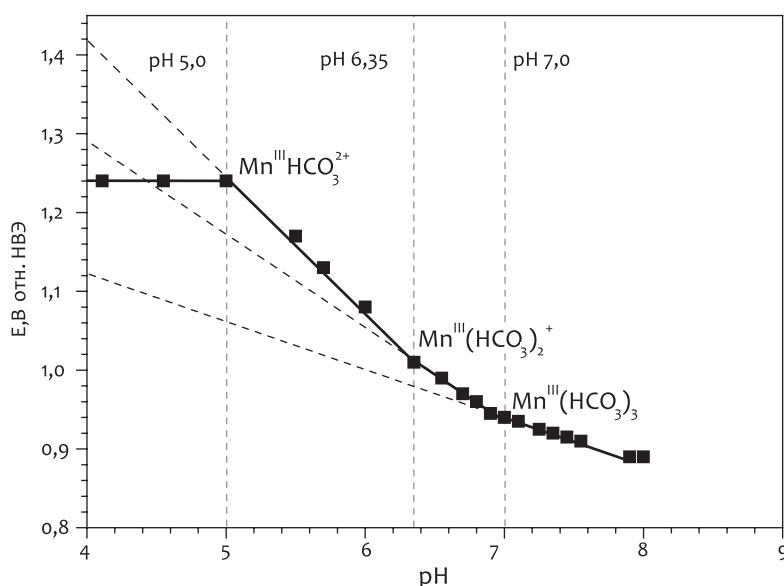


Рис. 103. Зависимость E – потенциала окисления Mn^{2+} до Mn^{3+} от pH в присутствии 28 мМ $NaHCO_3$. Среда содержала 0,5 мМ $MnSO_4$, 0,1 М $LiClO_4$ и 28 мМ $NaHCO_3$. После добавления $NaHCO_3$ pH раствора смещался с помощью титрования $HClO_4$. Наблюдаемые точки перегиба при pH = 7,0, pH = 6,35 и pH = 5,0 являются границами существования комплексов $Mn^{3+}(HCO_3)_3$ (pH = 7,0–8,35), $Mn^{3+}(HCO_3)_2^+$ (pH = 6,35–7,0) и $Mn^{3+}HCO_3^{2+}$ (pH = 5,0–6,35).

выше 8,0 (например, в содовых озерах), со стандартным окислительно-восстановительным потенциалом (E^0), равным 0,52 В, возможен перенос электрона от Mn^{2+} на бактериальный реакционный центр. При pH < 8,0 (рис. 102, кривая 5) образование новой волны связано уже с окислением Mn^{2+} , находящегося в равновесии с комплексом $Mn^{2+}HCO_3^+$. Величина E^0 этого процесса равна 0,61 В, что делает его участие в донировании электрона на бактериальные реакционные центры менее вероятным.

Проведено сравнительное исследование способности $MnCl_2$ и синтетических Mn-органических комплексов, содержащих от одного до трех атомов Mn, отличающихся по валентности и лигандному окружению атома марганца, передавать (донировать) электроны на бактериальные реакционные центры в отсутствие анионов бикарбоната и на препараты фотосистемы 2 (ФС-2), не содержащие функционального Mn. Из 30 исследованных Mn-органических комплексов выявлено 17 комплексов (H372, H400-2, H434-2, H398-2, H440-2, L6, M184, M489, M43a, M35a, M36a, Z188, Z206, Z288-2, Z311-2, Z432, Z342), эффективно донирующих электроны на ФС-2. Из них только H546, L1, L2, L5, M564-2, WM01, а также M7a, M129a с различной эффективностью донировали электрон на РЦ аноксигенных фотосинтезирующих бактерий *Rhodovulum iodolum*. Сравнение этой подгруппы со всей

группой имеет важное значение для выяснения роли потенциальных лигандов в окислительно-восстановительном взаимодействии Mn^{2+} с ФС-2 и бактериальными РЦ.

4.8. В проекте «Биоструктура комплексов мицелиальных грибов – ассоциантов гидробионтов и ее динамика под воздействием природных и антропогенных факторов» (рук. к.б.н. Л.В. Зверева, ИБМ ДВО РАН) впервые проведены комплексные миколого-гистопатологические и токсикологические исследования *Mizuhopecten yessoensis*, *Mytilus trossulus*, *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus modiolus* – ресурсных видов двустворчатых моллюсков на чистых акваториях (залив Восток, Японское море) и акваториях, загрязненных промышленно-бытовыми стоками (рис. 104, 105).

Большинство видов мицелиальных грибов – ассоциантов внутренних органов двустворчатых моллюсков – относится к группе анаморфных грибов, среди них доминируют представители родов *Aspergillus* – 12 видов (рис. 106), *Penicillium* – 10 видов, *Cladosporium* – 5 видов. Среди сумчатых грибов доминируют представители рода *Chaetomium* – 6 видов. Остальные роды грибов *Eurotium*, *Myxotrichum*, *Acremonium*, *Alternaria*, *Aureobasidium*, *Geomyces*, *Wardomyces*, *Mucor*, *Rhizopus* и др. представлены 1–2 видами. Микобиотический мониторинг моллюсков показал, что, во-первых, видовое обилие



Рис. 104. Смешанные колонии мицелиальных грибов, выделенные из мантии приморского гребешка из Амурского залива.

Рис. 105. Створки приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* из открытых «чистых» вод залива Петра Великого (а) и из Амурского залива (б) Японского моря.



условно – патогенных и токсинообразующих мицелиальных грибов, в первую очередь грибов рода *Aspergillus*, во внутренних органах двустворчатых моллюсков возрастает в загрязненных прибрежных водах. Во-вторых, во внутренних органах моллюсков, живущих в таких биотопах, непропорционально возрастает количество штаммов, не формирующих репродуктивные структуры (*Mycelia Sterilia*).

Выявленные представители родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Acremonium* характеризуются эврибионтностью, экологической пластичностью, высокой скоростью роста и обильным образованием спор, а также известны как возбу-

дители глубоких и оппортунистических микозов у позвоночных (включая человека) и беспозвоночных. **Облигатно морские грибы в обследованных моллюсках не обнаружены.**

Биохимические исследования штаммов мицелиальных грибов, обнаруженных в морских местообитаниях зал. Петра Великого (в морских грунтах и беспозвоночных), а также данные по биоразнообразию микобиоты почв прилежащих регионов показали, что в условиях антропогенного загрязнения у штаммов отдельных видов (например, видов рода *Cladosporium*) повышается активность протеолитических ферментов, что косвенно свидетельствует о росте их патогенности; увеличивается



Рис. 106. *Aspergillus* sp., выделенный из мускула приморского гребешка из Амурского залива.

количество штаммов грибов – продуцентов гемолитических метаболитов (например, у видов рода *Chaetomium*, *Aspergillus*, *Penicillium* и др.); растет доля штаммов – продуцентов антибиотических веществ (например, у видов родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Mucor*). В целом увеличивается количество патогенных и токсинообразующих штаммов микромицетов родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Chaetomium*, *Cladosporium* и других, способных вызывать микозы и микотоксикозы беспозвоночных и рыб. Таким образом, несмотря на снижение доли штаммов с половым размножением, в условиях антропогенного загрязнения у грибов происходят адаптивные изменения метаболизма, что повышает их конкурентоспособность как с низкотоксичными штаммами, так и с паразитами других таксонов (прокариотами, протистами и т. д.) и, наконец, с иммунной системой хозяина (синтез гемолитических метаболитов). Физиологическая дифференциация у мицелиальных грибов происходит раньше морфологической дифференциации. Таким образом, можно предположить, что такой стрессор, как антропогенное загрязнение, либо является причиной внутривидовой (физиолого-биохимической) изменчивости популяции мицелиальных грибов, движущей силой которой становятся мутагенез, гетерокариоз, парасексуальный процесс, либо для популяции в условиях стресса вообще на

второй план отходит генерация изменчивости (из-за слишком большой платы за отбор), о чем говорит редукция полового размножения. Условием выживания при сильном стрессе становится ускоренное воспроизводство уже существующих субпопуляций стресс-устойчивых генотипов, для чего клонирование и вегетативное размножение подходят лучше полового⁴⁶. Во всяком случае, стрессор антропогенного загрязнения приводит к смене стратегии паразитирования: щадящая хозяина стратегия, предусматривающая его долговременное использование, сменяется жесткой, приводящей к быстрому истощению как иммунной системы, так и жизненных ресурсов хозяина.

Впервые проведены миколого-гистопатологические исследования двустворчатых моллюсков приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis*, мидии тихоокеанской *Mytilus trossulus* и модиолуса курильского *Modiolus modiolus*, обитающих в загрязненных промышленно-бытовыми стоками прибрежных водах залива Петра Великого Японского моря. Выявлены патологии внутренних органов, в том числе гепатомы пищеварительной железы. Впервые показан рост мицелия грибов в тканях двустворчатых моллюсков (рис. 107).

Сравнительное миколого-токсикологическое обследование двустворчатых моллюсков из чис-

⁴⁶ Ср. Направление 5.4, отчет В.В. Сулова (ИЦиГ СО РАН).

тых и антропогенно загрязненных акваторий залива Петра Великого Японского моря показало, что во внутренних органах моллюсков накапливаются микотоксины – афлатоксины, продуцируемые мицелиальным грибом *Aspergillus flavus* Link, способные вызывать афлатоксикозы гидробионтов. **В 50 % исследованных проб моллюсков *Mizuhopecten yessoensis*, собранных в открытых водах залива Петра Великого, обнаружены лишь следы афлатоксинов, что говорит об относительно комфортных, незагрязненных условиях обитания.** Микотоксины накапливаются преимущественно в жабрах и пищеварительной железе приморского гребешка. В мускуле приморского гребешка из «чистых» вод накапливается наименьшее количество афлатоксинов, чего нельзя сказать о загрязненных акваториях Амурского залива (рис. 108).

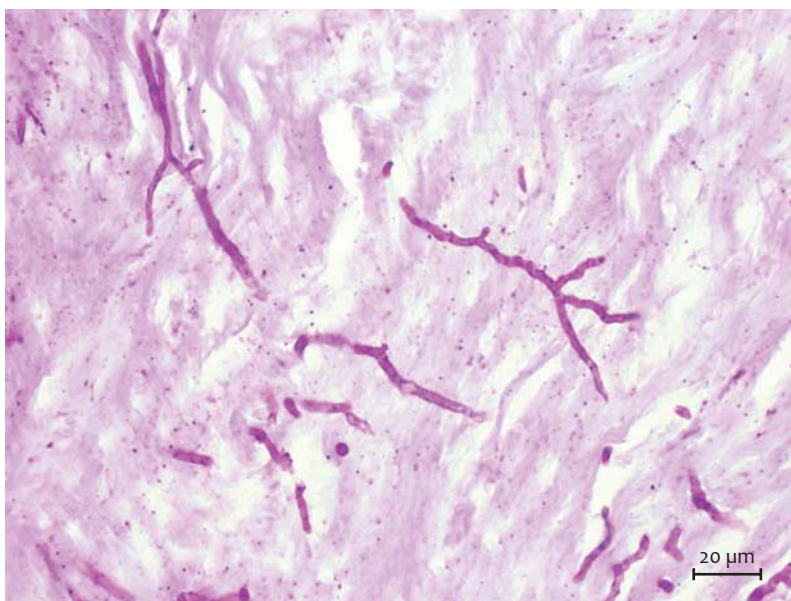


Рис. 107. Гифы гриба в ткани мускула – аддуктора приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis*. Окраска реактивом Шиффа (линейка 20 μm).

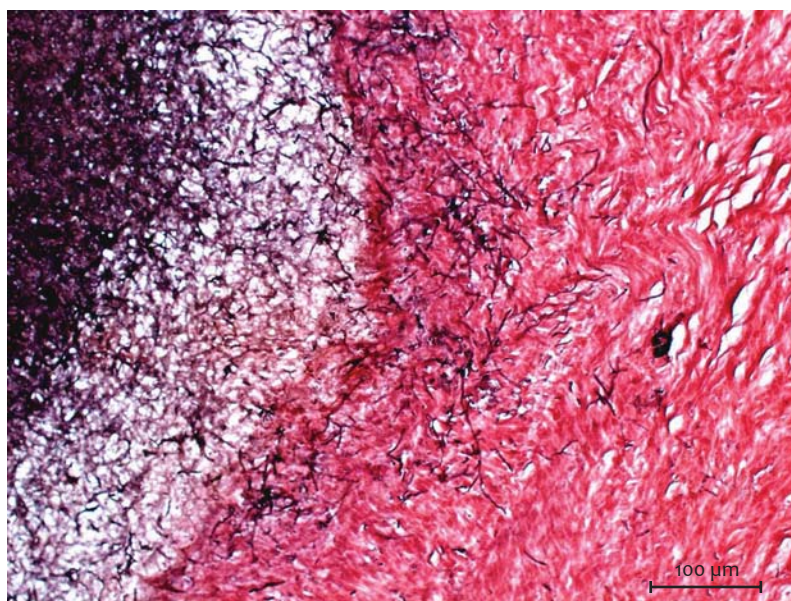


Рис. 108. Мицелий (слева) и отдельные гифы в ткани мускула – аддуктора приморского гребешка. Окраска железным гематоксилином по Вейгерту – прочным зеленым – сафранином (линейка 100 μm).

Генетические факторы эволюции

Руководители – акад. В. В. Власов (Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН), акад. Н. А. Колчанов (Институт цитологии и генетики СО РАН), акад. А. С. Спирин (Институт белка РАН)

5.1. Проект «Эволюция отношений генотип–фенотип в биологических системах разной степени сложности» (рук. акад. Ю.Н. Журавлев, Биолого-почвенный институт ДВО РАН) направлен на формализацию процессов онтогенеза и филогенеза. Для формализации становления биологического объекта акад. Ю.Н. Журавлевым и д.б.н. В.А. Аветисовым (БПИ ДВО РАН) использовано *референтное представление*. Динамику становления биологического объекта можно описать как процесс его сложения, а поведение объекта в окружении – как его представление. Во множествах элементов, которые могут слагать и представлять, например, клетку, можно выделить подмножества актуализированных элементов, которые ее только слагают или только представляют. Мы называем эти элементы референтами. **Другими словами, референты представляют собой класс эквивалентности по признаку актуализации.** С позиции концепции референтов проведен анализ таких основных понятий биологии, как «биологический объект» и «биологическая

система», формализация которых упирается в формализацию понятий генотипа, фенотипа и их взаимоотношений. **Показано, что в терминах теории множеств для описания взаимоотношения генотипа и фенотипа необходимо минимум три класса признаков: программные, функциональные и фенотипические.** Причем, поскольку состояния некоторых актуализаций несовместимы (например, несовместима активность хроматина с некоторыми стадиями клеточного цикла), такое описание будет *инвариантно* только для программных референтов (рис. 109, отображения с участием функций класса Φ , например, формализация тотипотентности растительных клеток и стволовых клеток животных). Для остальных двух классов оно будет *ситуативно*. Для функциональных референтов наборы программных признаков являются областью определения, а наборы фенотипических признаков – областью значений для функций класса f : $F = (\Phi, f)$ (рис. 109) – формализация признаков, изучаемых классической генетикой. Полагая, что экспрессию осуществляют некоторые носители, будем считать, что экспрессия есть функция этих носителей f (рис. 109), отображающая некоторое множество программных признаков P в столь же определенное множество наблюдаемых Ph . Именно этот путь актуализаций создает фенотипическое разнообразие биологических объектов, описываемое в литературе как эпигенетическая, модификационная и реализационная изменчивость. **Тогда состояние индивидуального развития биологического объекта будет описано профилем референтов минимум трех классов: $O = (P, F, Ph)$.**

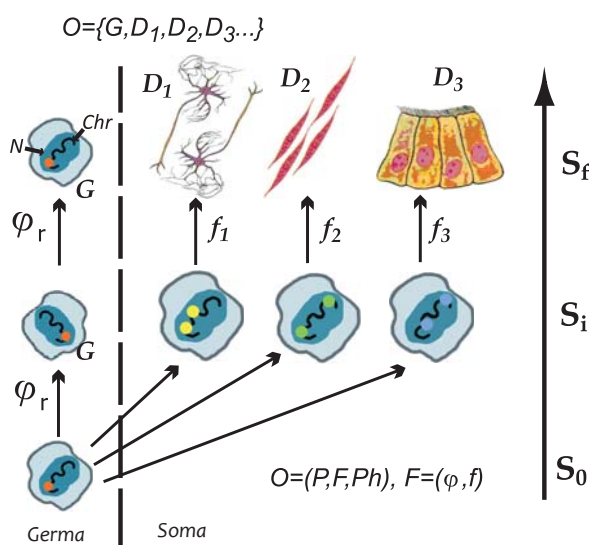


Рис. 109. Состояние индивидуального развития биологического объекта в референтной формализации (обозначения см. выше в тексте).

Группой д.б.н. Е.Я. Фрисмана (ИКАРП ДВО РАН) в рамках раздела «*Формализация динамических процессов сетчатой и дивергентной эволюции. Моделирование процесса становления структуры биологического разнообразия*» продолжена формализация процесса возникновения и развития систем, обладающих свойствами комплементарности. Показано, что в молекулярных системах с комплементарностью при неотрицательных скоростях элементарных реакций устанавливается устойчивое динамическое равновесие концентраций всех реагирующих компонентов: мономеров, полимеров и сложных полимеров, построенных на основе комплементарности. Установлены условия преобладания концентраций отдельных типов компонентов системы над другими. **Показано, что при постоянстве всех элементарных скоростей (т. е. при постоянстве условий среды и независимости элементарных реакций между собой) наблюдаемый баланс молекулярных компонентов существенно зависит от начальных концентраций.**

Продолжено исследование динамического поведения популяции при наличии стадийности развития и при различных механизмах регуляции роста численности. **Показано, что зона параметрической устойчивости популяции может существенно увеличиться, если коэффициент рождаемости будет уменьшаться не только с ростом численности половозрелых особей, но еще и с ростом численности приплода.** Однако такой регуляторный механизм оказывает положительное влияние только при слабом воздействии, не превосходящем регуляторную роль взрослых особей. Аналогично увеличивает область параметрической устойчивости популяции добавление в самолимитирование выживаемости младшей возрастной группы еще и небольшое лимитирование взрослыми особями (уменьшение выживаемости младшей группы с ростом численности взрослых). **Вместе с тем, регуляция выживаемости молодежи преимущественно взрослыми особями оказывается малоэффективна: область устойчивости сильно сужается, и при выходе из нее популяция испытывает колебания, подобные биениям.**

По разделу «*Исследование генетической структуры и динамики становления сообществ в термофильных условиях (на примере термофильных организмов из горячих источников*

Дальневосточного региона)» под руководством акад. Ю.Н. Журавлева и д.б.н. А.А. Гончарова (БПИ ДВО РАН) проведен отбор проб термофильных водорослей из различных гидротерм Камчатки (Большие и Малые Банные, Карамшинские и Среднепаратунские источники, кальдера Мутновского вулкана), всего 84 пробы, и впервые на Сахалине, где обследованы горячие источники в районе залива Даги (северо-восточная часть о-ва). Из пяти групп горячих источников в четырех были собраны 20 образцов микроскопических водорослей. Отдельно взяты пробы планктона и бентоса. Температуры воды в момент сбора составляли от +20 до +40 °С. По химическому составу вода источников характеризуется высоким содержанием кремниевой кислоты и повышенной щелочностью. **Микроскопические исследования показали высокое родовое и видовое разнообразие термофильных организмов в собранных пробах.**

5.2. Проект «*Дивергенция генетического материала в эволюции филогенетических ветвей зукариот*» (рук. акад. С.Г. Инге-Вечтомов, СПбНЦ РАН) посвящен исследованию специфики макро- и микроэволюционных преобразований генетического материала на разных иерархических уровнях и дивергенции генома за счет хромосомных перестроек и полиплоидизации генетического материала.

Продолжены исследования надвидовых родственных связей подсемейства полевоцых. Основное внимание в этот раз было сосредоточено на анализе филогении и таксономической структуре самого многочисленного (до 60 видов) рода подсемейства – серых полевок (род *Microtus*). В филогенетический анализ, основанный на использовании фрагментов последовательностей 5 ядерных генов (p53, BRCA, LCAT, vWBR, GHR), были включены 26 видов, представляющих все основные надвидовые группы трибы (некоторые впервые), распространенные в Европе, Азии и Северной Америке. **Гипотеза о монофилии трибы получает очень высокую поддержку и так же, как и ранее в случае анализа филогении надродовых групп. Таким образом, политомия (низкое разрешение дендрограмм, часто вследствие аномально быстрого накопления замен) при использовании в анализе митохондриальных генов является результатом неадекватности**

митохондриальных маркеров вследствие мутационного насыщения. Очень высокую поддержку получает клада, объединяющая подроды *Stenocranius* и *Lasiopodomys* (напомним, что первый из названных подродов не имеет четкого положения на дереве, построенном по цитохрому b). Эта клада занимает базальное положение в структуре трибы (рис. 110).

Именно эта группа серых полевок первой появляется в палеонтологической летописи в раннем

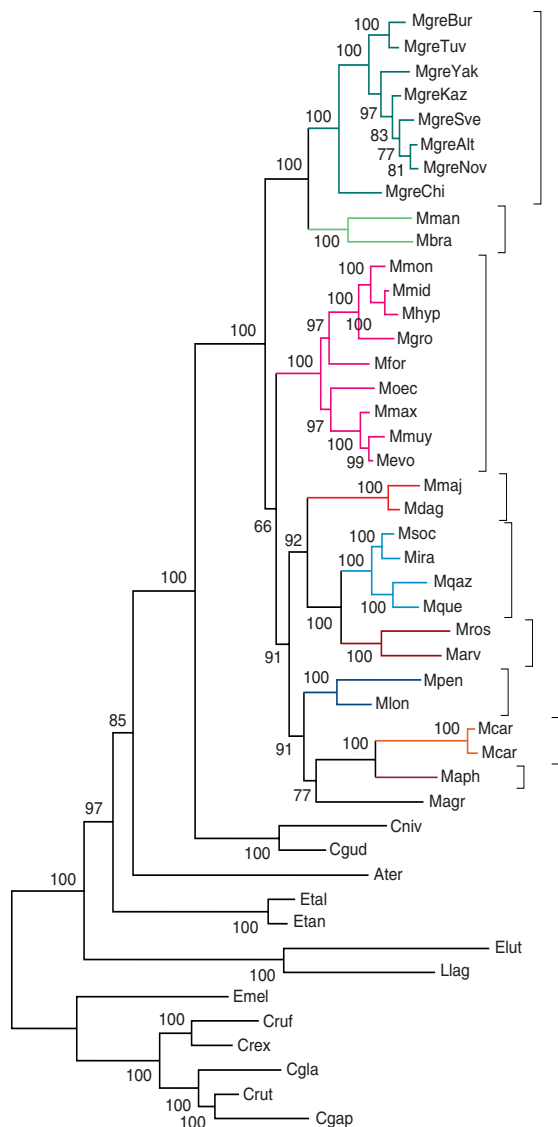


Рис. 110. Филогенетические связи таксонов р. *Microtus* sensu lato, полученные методом максимального правдоподобия с использованием модели GTR+I+G для объединенных данных по 4 ядерным генам (3340 пн, 52 вставки-делеции). Над ветвями значения бутстреп-поддержек (500 реплик). В качестве внешних групп использованы роды *Chionomys*, *Arvicola*, *Eolagurus* и представители трибы Clethrionomyini.

плейстоцене (~1,5–1,2 млн лет назад), выделяясь из морфологически недифференцированной плезиоморфной группы *Allophaiomys*. Подтверждены очень близкие филогенетические отношения между подкладами *Sumeriomys* и *Microtus sensu stricto* (группа «arvalis»), объединяемыми вместе с подкладом *Terricola* в род *Microtus*. **Таким образом, необходимо вернуться к выделению трибы Microtini (Громов, 1972), в которую войдут под род Lasiopodomys с подкладами Lasiopodomys и Stenocranius, под Alexandromys и под Microtus с подкладами Sumeriomys, Terricola и Microtus.**

К середине 1980-х гг. в протозоологической литературе прочно утвердилось мнение о том, что род *Pelomys* включает единственный вид *P. palustris* Greeff, 1874 – многоядерный амебодный организм, обладающий жгутиками нетипичного строения, лишенный митохондрий и обладающий сложным жизненным циклом с морфологически полиморфными стадиями, описания которых, выполненные в разное время разными авторами в различной технике, то поддерживали точку зрения на пеломиксу как на предкового для многих филумов протиста, то лишали пеломиксу реликтового статуса, то откровенно противоречили друг другу. Анализ оригинальных сравнительно-морфологических данных, полученных к.б.н. Л.В. Чистяковой в ходе изучения 10 пеломиксоподобных организмов, **позволил предложить альтернативную гипотезу инфраструктуры рода Pelomys, а также гипотезу независимого происхождения минимум двух групп пеломиксоподобных организмов.** Исследованы гены 18S рРНК, выделенных из естественных биотопов *Pelomys palustris*, и морфологически близкие ему виды *P. stagnalis* и *P. belevski*. **Все три исследованных вида имели весьма значительные отличия друг от друга по последовательностям гена 18S (сходство не более 53 %),** причем последовательности, полученные из образцов *P. stagnalis*, лишь на 1 % отличались от помещенного в Genbank гена 18S рРНК *P. palustris* (Milyutina et al., 2001). **Таким образом, уже на данном этапе исследований была безусловно доказана ошибочность концепции монотипии рода Pelomys Greeff, 1874. Показано, что совокупность разработанных ранее морфологических критериев, используемых при реинтеграции и описании новых видов пеломикс, является необходимой и достаточной.** Из результатов,

носящих более частный характер, следует отметить подтверждение генетической идентичности цист и многоядерных стадий *P. palustris*, а также определение видовой принадлежности пеломиксы, ген 18S рРНК которой был сиквенирован и помещен в Genbank ранее Милютиной и коллегами как ген *P. palustris*. С высокой степенью вероятности можно утверждать, что это была *P. stagnalis* Chystjakova et Frolov, 2010.

С использованием метода FISH произведено картирование рибосомальных цистронов 18S рДНК и 28S рДНК (рис 111, панель а, зеленый цвет), гена *ks1*, гена *DMRT* (рис. 111, панель б, красный цвет), последовательности мобильного

элемента *Tol2* и теломерного мотива (TTAGGG)_n (рис. 111, панель а, красный цвет) на хромосомы такого модельного объекта зоологических, эмбриологических и генетических исследований, как гидра *Hydra magnipapillata*. **Это впервые позволило идентифицировать отдельные хромосомы в кариотипе гидры**, в частности хромосомы 1, 5, 8 и 12 гидры (рис. 111, панель в), неразличимые рутинными методами цитогенетики.

Данные о структурных перестройках митохондриального генома поддерживают гипотезу Pancrustacea, согласно которой насекомые (Insecta) происходят непосредственно от ракообразных (Crustacea), а многоножки (Myriapoda) не явля-

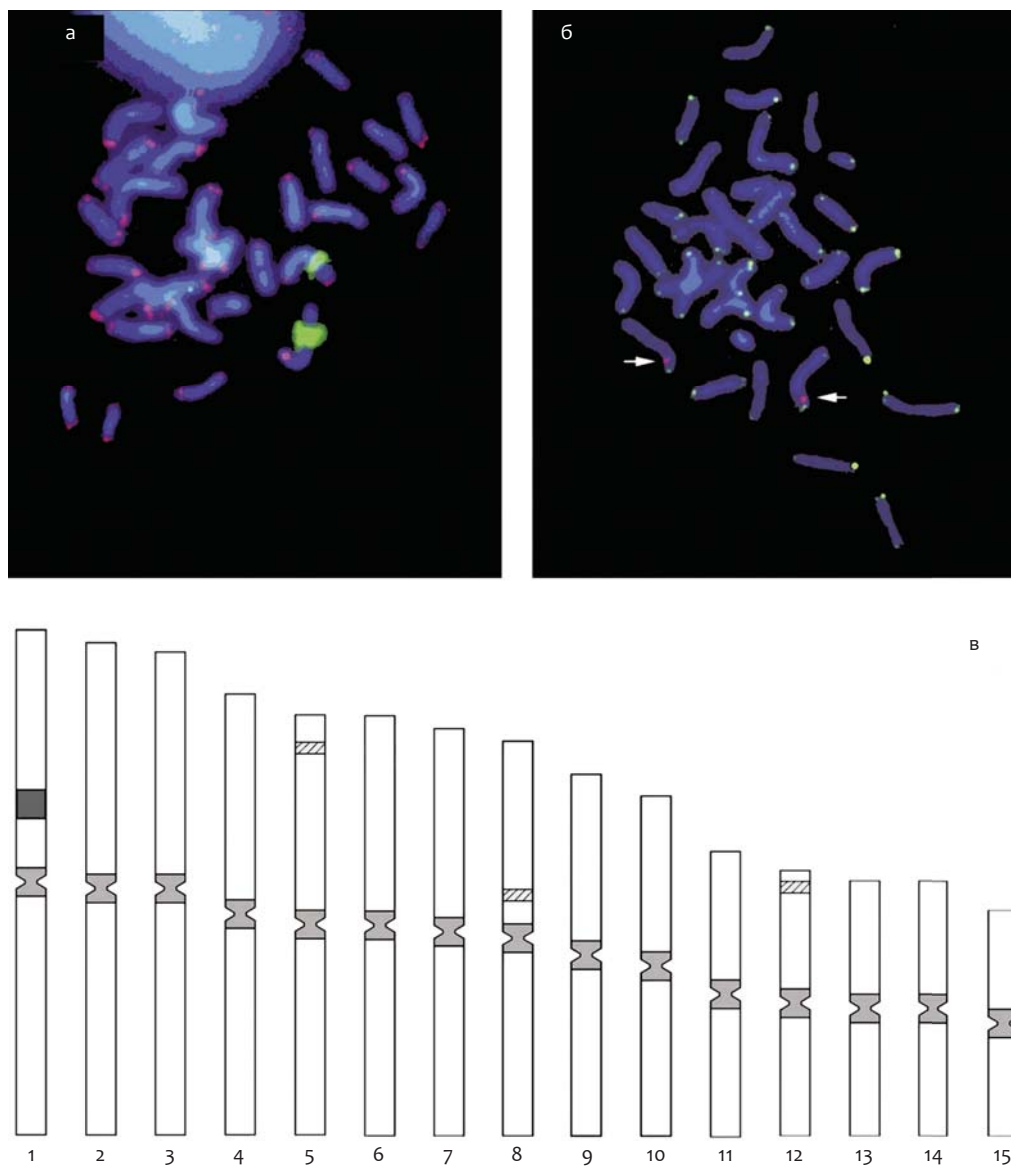


Рис. 111. Кариотип гидры *Hydra magnipapillata* (объяснение см. в тексте).

ются их ближайшими родственниками. **Кроме того, наличие в хромосомах специфического теломерного мотива TTAGG подтверждает монофилию членистоногих (Arthropoda) и принадлежность к этому типу проблематичного облигатно паразитического таксона пятиусток (Pentastomida).**

По результатам секвенирования митохондриального гена COI, ядерных рибосомальных генов, кодирующих 18S и 28S РНК, и ядерного внутреннего транскрибируемого спейсера ITS2 построена молекулярная филогения для бабочек рода *Agrodiaetus*. Проанализированы закономерности эволюции презиготической репродуктивной изоляции у близкородственных видов бабочек рода *Agrodiaetus*. Особое внимание уделено проверке двух альтернативных гипотез: модели усиления презиготической репродуктивной изоляции в зоне вторичного контакта популяций (модель Добржанского) и модели эволюции презиготической изоляции в условиях чистой аллопатрии (модель Темплтона). **Впервые разработан количественный тест, использующий данные молекулярной филогенетики и позволяющий отличать эволюцию по модели Добржанского от эволюции по модели Темплтона. Показано, что паттерн, обнаруженный у бабочек, объясняется механизмом, предложенным Добржанским.** На морфологическом и цитогенетическом уровнях изучена популяция хирономиды (Diptera, Chironomidae) из южной Африки (ЮАР). **Показано, что по проанализированным признакам вид сходен с представителями рода *Glyptotendipes*.** Изучены мейотические карิโอотипы и структура семенников у 14 видов, представляющих 9 родов цикадовых трибы Issini (Issidae). **На основании полученных хромосомных и морфологических данных сделана таксономическая ревизия группы.** Широкое сравнительно-цитогенетическое исследование с использованием оригинальных и литературных данных позволило сделать вывод о том, **что ахиазматический мейоз – мейоз без рекомбинации – возник независимо и многократно в эволюции живых организмов.**

5.3. В проекте «Закономерности структурно-функциональной реорганизации геномов и перенос генов в эволюции» (рук. чл.-корр. РАН И.А. Захаров-Гезехус, ИОГен РАН) работа велась в

рамках двух подпроектов: 1) *дивергентная и сетчатая эволюция и ее роль в различных таксонах;* 2) *механизмы реорганизации геномов в процессе симбиогенеза.*

В первом подпроекте группой д.б.н. Д.В. Политова (ИОГен РАН) с помощью анализа мтДНК исследована система скрещивания в гибридной зоне между сибирской кедровой сосной *Pinus sibirica* Du Tour и кедровым стлаником *P. pumila* (Pall.) Regel. в Забайкалье. **Показано, что в ряде случаев вектор скрещиваний может меняться, т. е. в дополнение к ранее отмеченному массовому опылению кедрового стланика кедром сибирским описаны популяции гибридов, в которых однозначно материнскими растениями служили деревья *Pinus sibirica* Du Tour.** Проведен молекулярный анализ гибридного происхождения тополя сереющего, **подтверждена гипотеза о гибридном происхождении этой формы от тополя белого и осины.**

Той же группой исследователей по комплексу ядерных (аллозимные локусы) и клонально наследуемых по материнской линии маркеров (митохондриальные ДНК) **обнаружены многочисленные случаи несоответствия молекулярных филогенетических реконструкций в роде сегов (*Coregonus*) традиционным построениям, основанным на дивергентной модели видообразования, и анализе морфоэкологических признаков.** Малотычинковый сибирский сиг *Coregonus pidschian* s. l. в бассейнах р. Оби и Енисея представлен рядом аллопатрических и симпатрических популяций, различающихся морфологией и экологией. Во всех изученных случаях в парах морфологически различных форм различия в пределах симпатричных группировок оказались ниже, чем между сходными морфологически аллопатрическими популяциями (рис. 112). Симпатричные сиви *Coregonus smitti* и *C. pravdinellus* из оз. Телецкое в бассейне верхней Оби на фоне ярко выраженных морфо-экологических отличий демонстрируют низкую генетическую дифференциацию, что указывает на их недавнее (плейстоцен) расхождение от общего предка и неполную изоляцию, т. е. поток генов между ними. В пределах бассейна Енисея концентрация специфических аллелей, маркирующих южносибирский генный пул, уменьшается от верхнего (водоемы Тоджинской котловины) к нижнему течению Енисея. Верхнеенисейские сиви

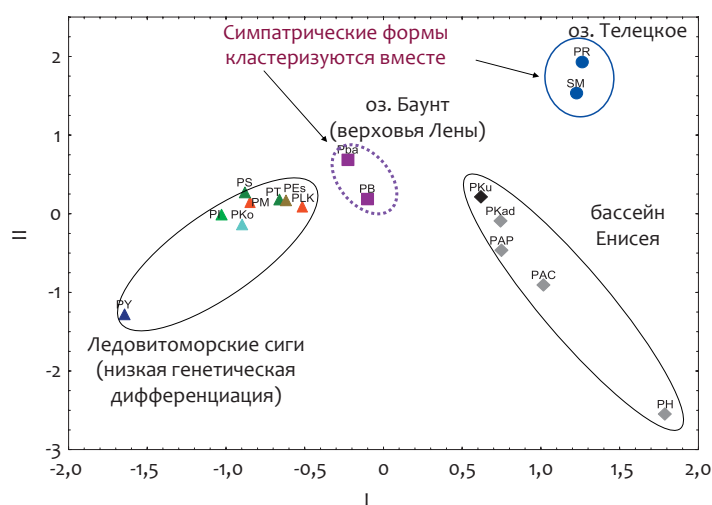


Рис. 112. Дифференциация симпатрических и аллопатрических «настоящих» сигов Сибири (комплекс *Coregonus pidschian sensu lato*) по аллозимным локусам.

являются гибридными между телецкими (их предками) и ледовитоморскими. Дифференциация в пределах южной группы популяций и между южными и северными сигадами весьма значительна, в то время как северная (субарктическая) ветвь сигов генетически относительно однородна на территории от Европы до Восточной Сибири. **Полученные результаты указывают на существование отдельной, хорошо дифференцированной от ледовитоморской, южносибирской линии в эволюции сигов, в наиболее чистом виде сохранившейся в верхней Оби. Енисей выступает в качестве главного пути обмена генами между южным и северным генными пулами сигов. Третий генетический пул представлен сиговыми оз. Байкал: байкальским омулем *C. migratorius*, байкальскими озерным сигом и озерно-речным сигом, причем митохондриальная филогения показала близость последней формы к енисейскому речному сиду (*C. issachenko*).**

Взаимодействие всех трех генных пулов на фоне разнообразия экологических условий определило пути микроэволюции сигов Южной Сибири в плейстоцене и голоцене. В бассейне верхней Лены в системе Баунтовских озер малотычинковый и среднетычинковый сигады имеют также большее сходство между собой, чем каждый из них с морфологически подобными сигадами других водоемов. Лишь так называемая «баунтовская ряпушка», мелкий планктофаг с полуверхним ртом, имеет своеобразный набор аллелей и гаплотипов, однако нами показано, что она не может быть включена в комплекс настоящих ряпушек (*C. sardinella*) и относится к достаточно древней ветви настоящих

сигов. **Таким образом, во всех исследованных бассейнах сигады в пределах симпатрических пар при всех контрастных признаках морфологии имеют сходные профили частот аллелей и гаплотипов, что подчеркивает их симпатрическое происхождение и в то же время демонстрирует отсутствие полной изоляции, по крайней мере, периодическое.**

В изолированных горных озерах Забайкалья гольцы рода *Salvelinus* представлены тремя симпатрическими экотипами, или формами, – карликовой, мелкой и крупной, различия между которыми связаны с трофической специализацией, морфологией и параметрами жизненного цикла; величина этих различий варьирует между озерами. **Показано, что разнообразие симпатрических форм у арктических гольцов Забайкалья – результат параллельных процессов адаптивной дивергенции.** В каждом из исследованных озер симпатрические формы имеют более или менее обособленные генные пулы и ограниченный обмен генами. Оценки дифференциации между формами положительно коррелируют с величинами дистанций по функционально нагруженным меристическим признакам, в том числе связанным с трофической специализацией. **Наиболее специализированная карликовая форма имеет, как правило, наибольшую эффективную численность и максимальные оценки генетического разнообразия.** Филогенетические взаимоотношения исследованных популяций не обнаруживают четкой связи с современной гидрографической сетью Забайкалья, но эффект изоляции расстоянием прослеживается при проверке наиболее вероятной гипотезы расселе-

ния гольцов. Таким образом, обнаружено, что Байкальская рифтовая зона явилась древним центром видообразования сигов р. *Coleogonus* и гольцов р. *Salvelinus*, а также кедровых сосен, при этом процессы дивергенции сопровождались сетчатой эволюцией, что привело к формированию переходных форм гибридного, в том числе интрогрессивного, происхождения.

По второму подпроекту группой акад. С.В. Шестакова (МГУ) проведен молекулярно-генетический анализ различных штаммов азотфиксирующих цианобактерий. У штаммов, способных к фотопродуции молекулярного водорода, выявлен высокий уровень ДНК-полиморфизма по генам гидрогеназ.

На примере микробиома (сообщества прокариот) полостей тела человека рассмотрены генетические закономерности коэволюции микробных сообществ у млекопитающих. Сформулированы представления о важной роли систем горизонтального переноса генов в микроэволюционных процессах в микробиоме кишечника человека.

На оригинальной модели дуплицированных пероксидазных высокополиморфных генов арабидопсиса группа чл.-корр. И.А. Захарова-Гезехуса (ИОГен РАН) впервые выявила высокую активность системы митотической генной конверсии в микроэволюционных преобразованиях. В природных популяциях арабидопсиса северного ареала выявлены высокие уровни изменчивости как по срокам цветения, морфологии листа и соцветий, так и по ДНК-полиморфизму пероксидазных генов⁴⁷. Таким образом, обосновано предположение о том, что повышенная степень генетического полиморфизма может быть связана с механизмами экофизиологической адаптации, определяющими характер микроэволюционных процессов.

5.4. Проект «Компьютерно-экспериментальное исследование эволюции молекулярно-генетических систем организмов» (рук. к.б.н. Ю.Г. Матушкин, ИЦиГ СО РАН) охватывает два взаимосвязанных подпроекта. В рамках руководимого к.б.н. Ю.Г. Матушкиным подпроекта «Эволюция молекулярно-генетических систем: от генов к фенотипам»

изучается и моделируется эволюция регуляторных молекулярно-генетических систем, обеспечивающих взаимодействие генов в ходе коэволюции, адаптации, регуляции онтогенеза и морфогенеза. В подпроекте д.б.н. П.М. Бородина (ИЦиГ СО РАН) исследована роль хромосомных перестроек в видообразовании и эволюции.

«Эволюция молекулярно-генетических систем: от генов к фенотипам» (рук. к.б.н. Ю.Г. Матушкин, ИЦиГ СО РАН) *Изучение эволюции и распространения LTR ретротранспозонов в геномах грибов и несеманных растений.* Группа к.б.н. А.Г. Блинова (ИЦиГ СО РАН) с помощью оригинальной программы (реализована в качестве приложения к программе uGENE (<http://ugene.unipro.ru/>)) поиска мобильных элементов в геномных последовательностях провела поиск LTR ретротранспозонов грибов: получено и проанализировано более 1000 последовательностей LTR ретротранспозонов из 25 видов, относящихся к семи классам грибов: Sordariomycetes, Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Dothideomycetes, Agaricomycetes, Urediniomycetes и Chytridiomycetes. Кроме геномов грибов, с помощью биоинформатических методов был исследован геном *Selaginella moellendorffii* (Lycopodiophyta) – единственный секвенированный геном споровых растений.

Выравнивание консервативных аминокислотных последовательностей в полученном наборе последовательностей было использовано для конструирования вырожденных праймеров, с помощью которых поиск LTR ретротранспозонов был продолжен экспериментально при помощи полимеразной цепной реакции (ПЦР). Полученные таким образом фрагменты ДНК из геномов различных видов грибов и несеманных растений были проклонированы в плазмидном векторе, и установлены их нуклеотидные последовательности.

На 3-м этапе исследований был проведен филогенетический анализ всех полученных хромодомов-содержащих LTR-ретротранспозонов: *установлены филогенетические взаимоотношения всех исследованных LTR-ретротранспозонов и выявлено несколько новых групп хромовирусов, в том числе общих для грибов и несеманных растений. Было обнаружено, что геномы несеманных растений содержат группу хромовирусов, которые филогенетически ближе к грибам, чем к растениям, что может быть объяснено*

⁴⁷ Надо отметить, что генерация перекисей является типичной компонентой стресс-ответа (ср. Направление 5.4, отчет В.В. Суслова (ИЦиГ СО РАН)).

горизонтальным переносом этих LTR-ретротранспозонов между грибами и несекменными растениями (рис. 113).

Исследовано распространение микроРНК по геному человека (к.ф.-м.н. И.И. Титов и др., ИЦиГ СО РАН). Показано, что распределение миРНК между хромосомами сильно неоднородно. Обнаружено большое количество (более 2 тыс.) копий 692 известных миРНК, причем подавляющее большинство совпадений являются копиями генов миРНК, которые содержатся в мобильных элементах. Классификация миРНК показала, что большинство копий принадлежат семейству miR-548 и являются частью MADE1, который специфичен для приматов.

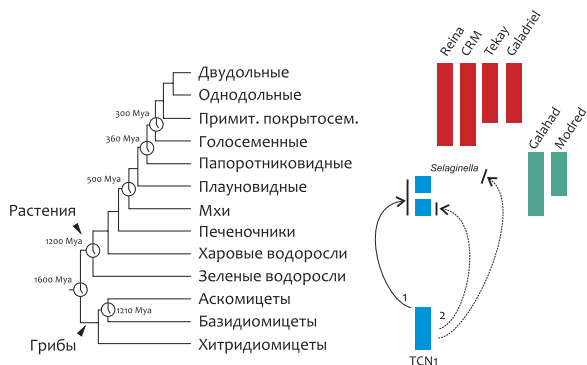


Рис. 113. Распространение различных клад хромодомен-содержащих Gypsy LTR – ретротранспозонов у растений.

Филогенетическое дерево растений – по: Bowman *et al.*, 2007 и Verbee, Taylor, 2001 с некоторыми изменениями. Время расхождения (Mya – млн лет назад) оценено согласно Hedges, 2002. Tcn1-подобные LTR-ретротранспозоны были горизонтально перенесены между грибами и споровыми растениями (указано стрелками). По-видимому, горизонтальный перенос (НТ) произошел между грибами и последним общим предком (LCA) мхов и ликофитов (цифра 1). Возможны также два независимых события горизонтального переноса (цифра 2). Первое произошло между грибами и последним общим предком мхов, так как геномы всех исследованных мхов содержат Tcn1-like LTR-ретротранспозоны. Второе могло произойти между грибами и последним общим предком *Selaginella*, так как только представители этого рода среди всех исследованных ликофитов имеют описанную группу ретротранспозонов*.

* В связи с этим интересно отметить ранее установленный факт очень раннего (начало девона) эволюционного становления симбиоза между освоившими сушу грибами и осваивающими ее растениями (См. «Происхождение и эволюция биосферы. Важнейшие результаты 2004–2007 гг.» / Под ред. Н.Л. Добрецова, Г.А. Заварзина, Н.А. Колчанова, А.Ю. Розанова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 192 с. Направление 5, проекты «Козволюция грибов и растений на примере эволюции эндомикоризы» и «Ископаемые грибы как компоненты экосистем прошлого», отчет И.В. Каратыгина (Ботанический институт РАН им. В.Л. Комарова).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о регуляторной роли мобильных элементов и взрывном расширении репертуара эффекта молчания генов в эволюции приматов.

Моделирование эволюции популяций одноклеточных при фаговой инфекции проведено к.б.н. С.А. Лашиным, В.В. Суловым и к.б.н. Ю.Г. Матушкиным (ИЦиГ СО РАН). Для этого была расширена функциональность оригинальной методики моделирования, реализованной в виде программного комплекса «Эволюционный конструктор». При моделировании инфекционного процесса рассматриваются следующие стадии: заражение здоровых клеток, размножение фагов внутри зараженных клеток и выход фагов в среду после лизиса клеток. Зараженные клетки формируют полиморфные популяции, дальнейшее размножение которых может идти по литическому или лизогенному пути. Литический путь предполагает гибель (лизис) зараженных клеток с одновременным образованием фагов и их транспортом в окружающую среду. Лизогенный путь предполагает образование профага; популяция инфицированных клеток при этом размножается как обычная полиморфная популяция ЭК (т. е. согласно трофической стратегии), транспорта фагов в среду не происходит. Арифметика генетических спектров позволяет учитывать оба варианта в рамках одной популяции. Также с помощью данной арифметики можно описывать полиморфизм фагов, появление новых штаммов вследствие мутаций и конкуренцию между штаммами.

Исследованы модели взаимодействия полиморфной бактериальной популяции и популяции фагов. Рассматривались штаммы фагов с разной копийностью (разным количеством образующихся фагов в ходе лизиса клетки). **Показано, что заражение популяции фагом с низкой копийностью приводит к расслоению популяции на здоровую и инфицированную субпопуляции, численности которых со временем стабилизируются (рис. 114, а). Заражение популяции фагом с высокой копийностью, напротив, приводит к появлению колебательных режимов и в дальнейшем ведет к гибели системы (рис. 114, б).** Динамика популяций фагов разной копийности показана на рис. 115.

Также с помощью ЭК было продолжено исследование двух противоположных трендов эволюции геномов прокариотических организмов, живущих

в сообществах – тренда упрощения и тренда усложнения генома. При ограниченном лишь трофическими связями размножении популяций сообщество равно разрушается «эгоизмом» отдельных популяций, получили ли они адаптивное преимущество за счет чрезмерной «экономии» на геноме или за счет образования «метаболически богатых» геномов. Так в субкомфортных условиях единственным полученным стабильным состоянием была гибель трофического кольца, убитого популяцией с наиболее «экономным» геномом (рис. 116). Такая картина гибели сообщества напоминает рак многоклеточных, или гибель популяций бактерий в результате неконтролируемого роста GASP-мутантов⁴⁸ с дефектным метаболизмом. **Таким образом, показано, что хотя сочетание двух факторов – адаптивной динамики популяций и горизонтального переноса в сообществе – способно сформировать адаптивный признак, но оно не обеспечивает его дальнейшую устойчивость. Мы предполагаем, что для этого необходим третий фактор, ограничивающий наиболее быстрорастущие популяции в прокариотическом сообществе.**

Действительно, введение в относительно простую модель фага, использующего лишь две стратегии паразитизма – литическую

⁴⁸ GASP – growth advantage in stationary-phase. Субпопуляция мутантов, обладающих повышенной скоростью роста в стационарной фазе роста материнской прокариотической популяции. К GASP-фенотипу могут приводить различные мутации (дефекты метаболизма, дефекты синтеза или рецепции кворум-сигналов, дефекты регуляции клеточного цикла), а также наличие ряда плазмид.

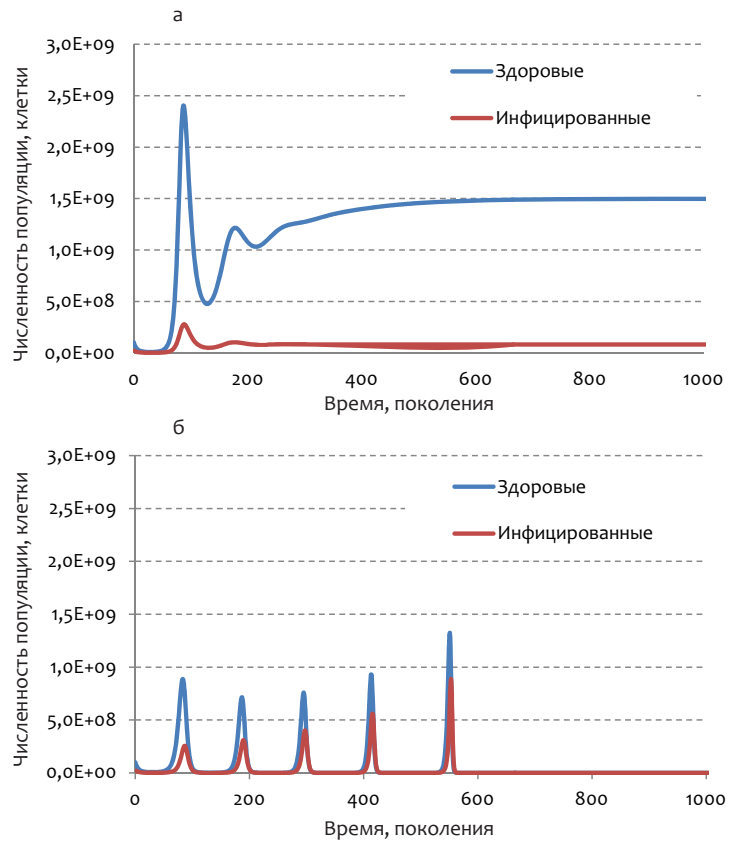


Рис. 114. Динамика численности здоровой и инфицированной субпопуляций бактерий при заражении: а – фагом низкой копийности; б – фагом высокой копийности.

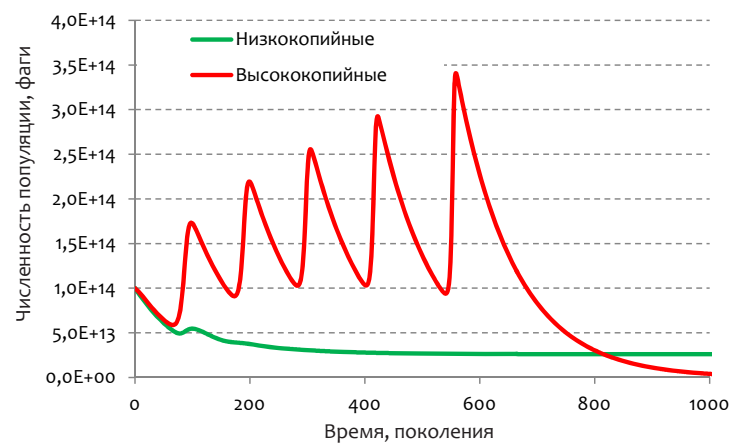


Рис. 115. Динамика численности популяции фагов: низко- и высококопийной.

и лизогенную, существенно изменило эволюционную динамику в трофической системе, прежде всего ограничивая экспансию быстрорастущих популяций. Именно такие популяции и нарушали стабильность системы. С другой стороны, важно отметить, что инфекция фагом хотя и ограничивает эгоизм отдельных популяций, тем самым усиливая устойчивость трофической системы, но полученное таким образом преимущество носит вероятностный характер. В ряде

численных экспериментов заражение приводило к гибели всего сообщества, в других случаях сообщество гибло до заражения из-за быстрого роста излишне примитивных популяций. **Таким образом, в ходе симбиогенеза эукариот фаги могли стать одним из источников генов-регуляторов, ограничивающих эгоизм наиболее быстрорастущих популяций в прокариотическом сообществе. Это ограничение было исходно неспецифическим (т. е. безразличным к происхождению адаптаций, приведших к быстрому росту). Исходной функцией таких механизмов могла быть защита от неконтролируемого размножения GASP-мутантов, удержание сообщества в стационарной фазе.**

Была разработана методика моделирования эволюционной и популяционной динамики диплоидных организмов, а также пилотная версия программного комплекса «Эволюционный конструктор: Диплоидная версия» (ДЭК). Методика позволяет учитывать хромосомную организацию диплоидного генома, генетическое и аллельное окружение генов в хромосоме, эффекты плейотропии и полигении, внутреннее состояние организма (в том числе и возраст), влияние окружающей среды и стресса. В настоящее время проводится тестирование комплекса на классических задачах популяционной генетики.

Анализ молекулярной динамики белков в условиях повышенных давлений внешней среды проведен группой к.б.н. Д.А. Афонникова и А.В. Дорошкова (ИЦиГ СО РАН). Исследовано влияние высокого давления на структурные характеристики РНК-связывающего белка Nip7 глубоководных и мелководных архей рода *Rugosococcus* методами моделирования молекулярной динамики и компьютерного анализа (рис. 117, 118). Исследована доступность

остатка растворителю данных белков при разных значениях давления. **Показано, что РНК-связывающий домен белка Nip7 более устойчив к влияниям высокого давления у глубоководного вида.**

Анализ молекулярной эволюции циклинов проведен группой к.б.н. К.В. Гунбина, И.И. Турнаева, к.б.н. Д.А. Афонникова и В.В. Сулова (ИЦиГ СО РАН). Циклины – белки, которые играют ключевую роль в регуляции клеточного цикла эукариот и, кроме того, участвуют в дифференцировке ряда тканей и органов. У большинства животных, за исключением наиболее простых, известно четыре семейства основных циклинов – А, В, D и E, контролирующих различные фазы клеточного цикла, причем экспрессия циклинов нестрого фазоспецифична. У грибов, напротив, единственное семейство циклинов В (в ряде случаев многократно дублированное – рис. 119) обеспечивает прохождение всех фаз клеточного цикла. Проведено исследование структурно-функциональных особенностей молекулярной эволюции циклинов, принадлежащих семействам А, В, E и D. Использовался пакет программ анализа эволюции SAMEM, разработанный к.б.н. К.В. Гунбиным (ИЦиГ СО РАН). **Результаты анализа показали, что (рис. 119) выборка циклинов распалась на четыре по-разному эволюционирующие группы: циклины беспозвоночных, циклины ВЗ, циклины позвоночных и циклины грибов.**

Группы циклинов беспозвоночных и циклинов ВЗ полифилетичны – включают как Protostomia, так и Deuterostomia (иглокожие, личинкохордовые – асцидии, головохордовые – ланцетник). Для эволюции циклинов беспозвоночных характерен большой размах варьирования длин ветвей и отсутствие

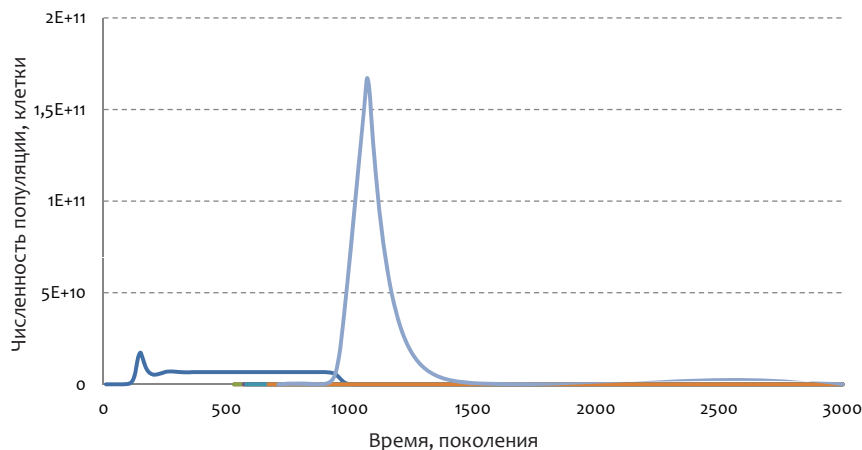


Рис. 116. Редукционная эволюция сообщества в субкомфортных условиях среды: популяция с упрощенным геномом гибнет спустя примерно 500 поколений после вытеснения всех остальных членов сообщества.

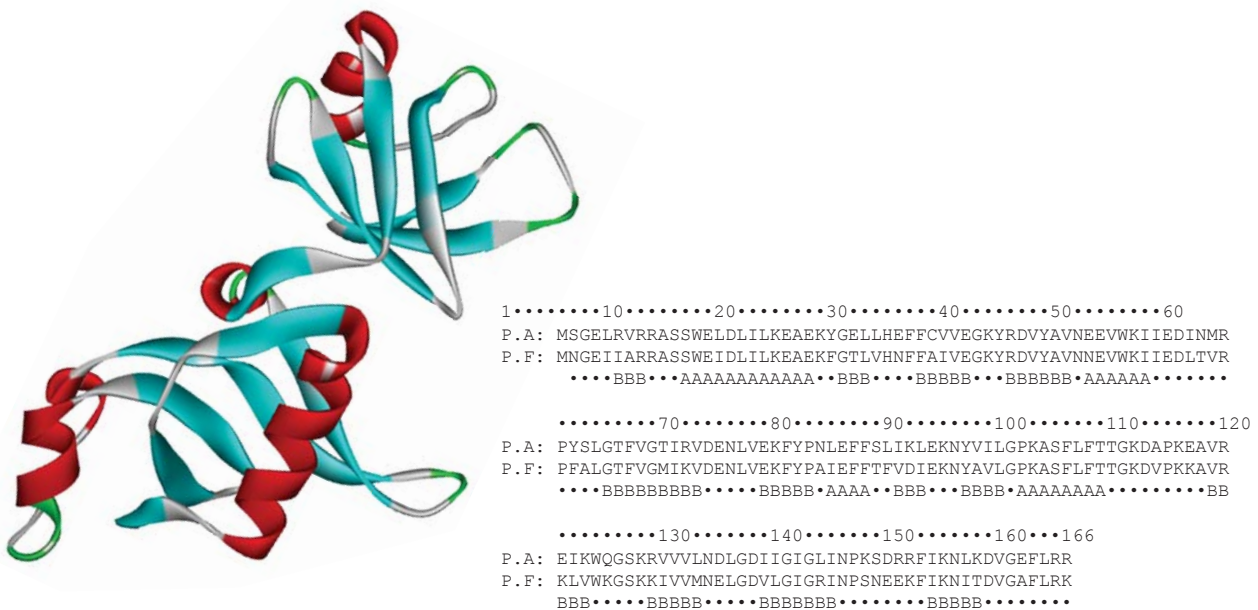
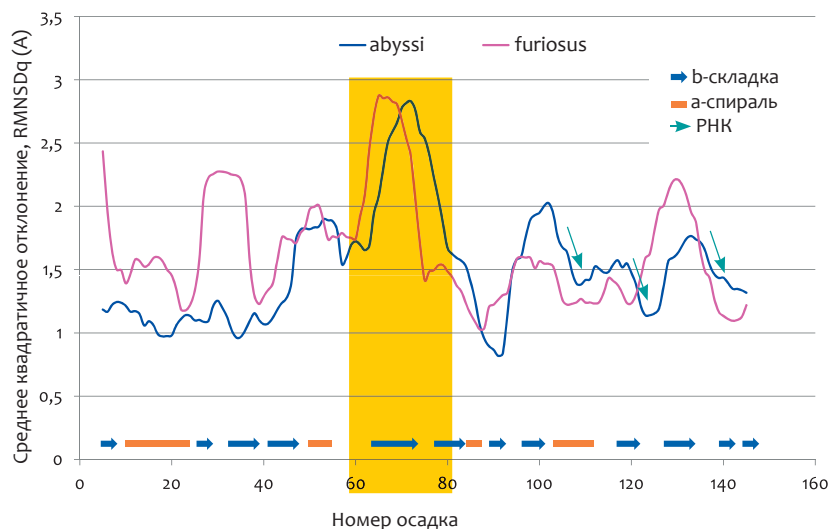


Рис. 117. а – трехмерная структура белка Nip7 *P. furiosus*. Светло-серым цветом выделены остатки, которые отличаются у белков *P. abyssii* и *P. furiosus*. Овалами выделены домены белка: слева N-терминальный домен, справа – С-терминальный, РНК-связывающий домен. Изображение структуры получено с помощью программы Accelrys Discovery Studio Visualizer (<http://accelrys.com/products/>); б – сравнение последовательностей Nip7 из *P. abyssii* (P.A. – верхняя строка выравнивания) и *P. furiosus* (P.F – вторая строка выравнивания). Над выравниванием последовательностей приведена нумерация позиций белка. Под выравниванием приведен тип вторичной структуры аминокислотного остатка согласно разметке DSSP (А – α-спирали, В – β-нити, пробел – прочие типы вторичной структуры).

Рис. 118. Зависимость среднеквадратичного отклонения RMSDq от номера аминокислотного остатка для двух исследуемых белков при давлении 150 МПа. На данном графике также схематично представлена вторичная структура белков. Зелеными стрелками отмечены участки связывания РНК, которые являются достаточно консервативными и с увеличением давления значение их RMSDq практически не изменяется. Желтым прямоугольником отмечена область наибольшего изменения значения RMSDq.



дубликаций. В прикорневой части дерева повышенная фиксация редких замен, по которой выявляли ускоренную эволюцию, обнаружена лишь у циклина *B* кишечнополостных⁴⁹ (рис. 119). Для

⁴⁹ Адаптивная эволюция общего предка всех циклинов *B* (рис. 119), хотя и локализована во внутренней части дерева, но по-видимому, она характеризует такой древний ароморфоз, как становление многоклеточных у общего предка Metazoa, следовательно, в равной мере может быть отнесена к трем группам: циклинам беспозвоночных, циклинам *B3* и циклинам позвоночных.

циклинов *A* и *E* ускоренная фиксация атипичных замен выявлена только в линии такого молодого таксона, как перепончатокрылые, для циклинов *D* вообще не выявлена. Таким образом, адаптивная эволюция циклинов оказала крайне слабое влияние на раннюю эволюцию беспозвоночных (замены в прикорневой части дерева) и на ее ароморфные события, такие, как, например, формирование основных типов беспозвоночных в кембрии.

Циклины В3 играют важную роль в регуляции мейоза. *Характер их эволюции сходен с таковым у циклинов беспозвоночных: большой размах варьирования длин ветвей и фиксация редких замен на внешних ветвях (т. е. недавних эволюционных событиях) филогенетического дерева.* Адаптивной эволюцией сопровождалась у позвоночных лишь появление плацентарных млекопитающих, у беспозвоночных – диверсификация насекомых (рис. 119).

Наиболее интересна эволюция группы *циклинов позвоночных*. Эта группа строго монофилетична, объединяет представителей Gnathostomata. Только в ней наблюдались дубликации циклинов в пределах семейства (циклин А дал два паралога, А1 и А2; циклин В дал два паралога, В1 и В2 (рис. 119); циклин D дал три паралога, D1, D2, D3; циклин E дал два паралога: E1 и E2). *Размах варьирования длин ветвей в этой группе минимален, а адаптивная эволюция приурочена в основном к внутренним ветвям филогенетического дерева, что хорошо соотносится с такими ароморфозами, как: i – формирование общего предка рыб и тетрапод (ускоренная эволюция обоих паралогов В1 и В2 (рис. 119), паралога А1, паралогов D1 и общего предка циклинов D2 и D3); ii – формирование надкласса тетрапод (ускоренная эволюция паралогов D2 и D1) и надкласса рыб (ускоренная эволюция паралогов D2); iii – формирование анамний (выход тетрапод на сушу – ускоренная эволюция паралогов D2 и D1); iv – формирование амниот, размножающихся яйцами – общих предков птиц и млекопитающих (ускоренная эволюция А2); v – формирование общих предков птиц (ускоренная эволюция А1, А2, E2, D1); vi – формирование общих предков млекопитающих (ускоренная эволюция E2, D2); vii – и, наконец, плацентарное живорождение (ускоренная эволюция А1, E1, В2 (рис. 119), D2).* Интересно, что для ряда паралогов в группе *циклинов позвоночных* выявлены эстафетные соотношения: так, ускоренная эволюция паралогов А1 выявлена на участке поддерева, соответствующем общему предку анамний – рыб и тетрапод, но на участке общего предка амниот – птиц и млекопитающих – ее сменяет ускоренная эволюция паралогов А2. Паралог E2 ускоренно эволюционирует у яйцекладущих филумов (птицы и общий предок млекопитающих), а паралог E1 – у

плацентарных. Для птиц в целом характерна эволюция E2 и D1, для млекопитающих – E2, D2, затем E1, D2.

Важно отметить, что *ускоренной эволюцией циклинов всех 4 семейств в группе циклинов позвоночных отмечено лишь два события: формирование общего предка рыб и тетрапод (общего предка Gnathostomata) и формирование плацентарных.* Оба события потребовали кардинальных перестроек морфогенеза: в первом случае – формирование челюстей и парных конечностей инициировало эволюцию практически всех систем организма. В ходе дальнейшей эволюции требовалась лишь их отладка, ничего принципиально нового не формировалось. Во втором случае формирование плацентарного живорождения потребовало кардинальной перестройки раннего эмбриогенеза.

В группе циклинов грибов (рис. 119) четких закономерностей не выявлено.

Далее эволюция циклинов была исследована на пунктуализм/градуализм по Pagel. Градуальная эволюция равномерно распределяет замены вдоль ветвей: количество замен не коррелирует с количеством «узлов» (точек бифуркации) на маршрутах эволюции от корня до конца ветвей филогенетического дерева. При пунктуалистической эволюции накопление замен ускорялось при образовании таксона, т. е. в точке бифуркации: расстояние от корня до конца ветви должно положительно коррелировать с числом узлов на соответствующем маршруте филогенетического дерева. *Для всех циклинов беспозвоночных характерна пунктуалистская эволюция, для всех циклинов грибов – градуальная. У позвоночных картина смешанная: у циклинов А и В один из паралогов эволюционирует градуально, другой пунктуалистически. У циклинов D градуально эволюционирует D3, остальные – пунктуалистически. Циклины E эволюционируют градуально.*

Позвоночные (in sensu Gnathostomata), беспозвоночные и грибы – группы не столько филетические, сколько экоэволюционные. Позвоночные (in sensu Gnathostomata) – это консументы крупного размерного класса с продолжительным жизненным циклом. Они эврибионтны, редко специализируются по определенной экологической нише, могут в течение долгой активной жизни выдерживать значительные колебания по нескольким факторам

среды, потреблять разные корма и т. д. *Такой образ жизни требует постоянно идущей эволюции, обеспечивающей богатство набора различных органов и тканей и гибкую регуляцию их взаимного роста и развития.* Пунктуалистическая эволюция позвоночных связана с циклинами *D1* и *D2*. Литературные данные свидетельствуют о том, что циклины *D* контролируют G1 фазу, где и протекает в основном функционирование зрелой дифференцированной клетки большинства тканей. Клетка позвоночных сохраняет недифференцированное состояние при высоком уровне циклинов *D2* и *D3*. Дифференцировку ткани по эндодермальному пути определяет превалирование *D3*, по нейроэктодермальному – превалирование *D1*. *По-видимому, и дупликация, и пунктуалистическая эволюция циклинов D1 и D2 связаны с усложнением молекулярного механизма дифференцировки трехслойного зародыша и эволюцией сравнительно небольшого набора производных эктодермы, частично обновляемого лишь с выходом в новую среду. Градуальная же эволюция циклина D3 и циклинов E связана с постоянными локальными адаптациями производных эндодермы в связи с освоением локальных эконихи, ресурсов и биотопов.* Хотя трехслойный зародыш консервативен для всех Deuterostomia, существенная эволюция производных его зародышевых слоев характерна только для Gnathostomata.

Группа беспозвоночных объединила консументов малого размерного класса, преимущественно с коротким жизненным циклом⁵⁰, стенобионтных. *Такие животные чаще вступают на эволюционный путь специализации, после которой эволюция замирает, с чем и согласуется подавляюще пунктуалистический характер молекулярной эволюции циклинов беспозвоночных.*

Специализация грибов больше связана с биохимией, чем с морфологией⁵¹, кроме того, по литературным данным, у проанализированных грибов, чей геном отсеканен, морфологическая сложность не связана с делением клетки, так как деление ядра и формирование новой клетки могут быть независимы. *То есть эволюция морфологической сложности грибов должна быть нейтральна или*

⁵⁰ Лишь иглокожие потенциально долгоживущи, но их реальную продолжительность жизни трудно оценить из-за способности к автотомии, кроме того, они стенобионты.

⁵¹ Ср. Направление 4.8, отчет к.б.н. Л.В. Зверевой, ИБМ ДВО РАН.

околонейтральна по отношению к циклинам, что подразумевает их градуальную эволюцию.

Таким образом, проведенные исследования позволили связать особенности эволюции циклинов с трендами экологической специализации в ходе филогенеза грибов, позвоночных и беспозвоночных животных, а также выявили общую закономерность – практически все нетипичные замены аминокислот, ведущие к существенным изменениям физико-химических свойств, расположены в приповерхностных участках белков, тогда как во внутренних участках белков такие замены обычно отсутствуют. *Следовательно, за эволюционную взаимосвязь между изменениями молекулярной структуры циклинов и их вовлеченностью в различные молекулярно-генетические процессы у самых разных таксонов могут отвечать различные изменения ограниченного количества сайтов белок-белковых взаимодействий, определяющих число, сродство или набор связывающихся с циклинами белков.*

Транскрипция у эукариот начинается с посадки ТАТА-связывающего белка (ТВР) на коровый промотор гена в районе 30 пар нуклеотидов (п.н.) перед стартом транскрипции специфически при наличии ТАТА-бокса (ТАТА⁺) или без него, неспецифически, благодаря содействию других белков (ТАТА⁻). Группой к.б.н. М.П. Пономаренко, к.б.н. В.В. Мироновой и Н.А. Омелянчук (ИЦиГ СО РАН) у растений обнаружена и исследована *корреляция между эффективностью связывания ТВР с промотором генов ARF и характером влияния ARF на транскрипцию.* Транскрипционные факторы ARF (Auxin Response Factors) опосредуют первичный ответ на ауксин и задействованы в различных морфогенетических процессах. Оценив *in silico* сродство ТВР/ДНК в промоторах ARF генов арабидопсиса и риса, удалось расклассифицировать гены на ТАТА⁺ (высокое сродство с ТВР) и ТАТА⁻ (низкое сродство с ТВР). *In silico* прогнозы ТВР-связывания с коровым промотором ТАТА⁺ генов ARF арабидопсиса и риса коррелировали с их уровнем экспрессии в серии микроэррэй экспериментов (рис. 120). *Установлено, что ТАТА⁺/ТАТА⁻ статус AtARF гена у арабидопсиса взаимосвязан с функцией его белка как репрессора или активатора транскрипции (значимость $\alpha < 0,01$ по точному критерию Фишера). У риса, напротив, OsARF репрессоры чаще имеют ТАТА⁻ статус ($\alpha < 0,005$).*

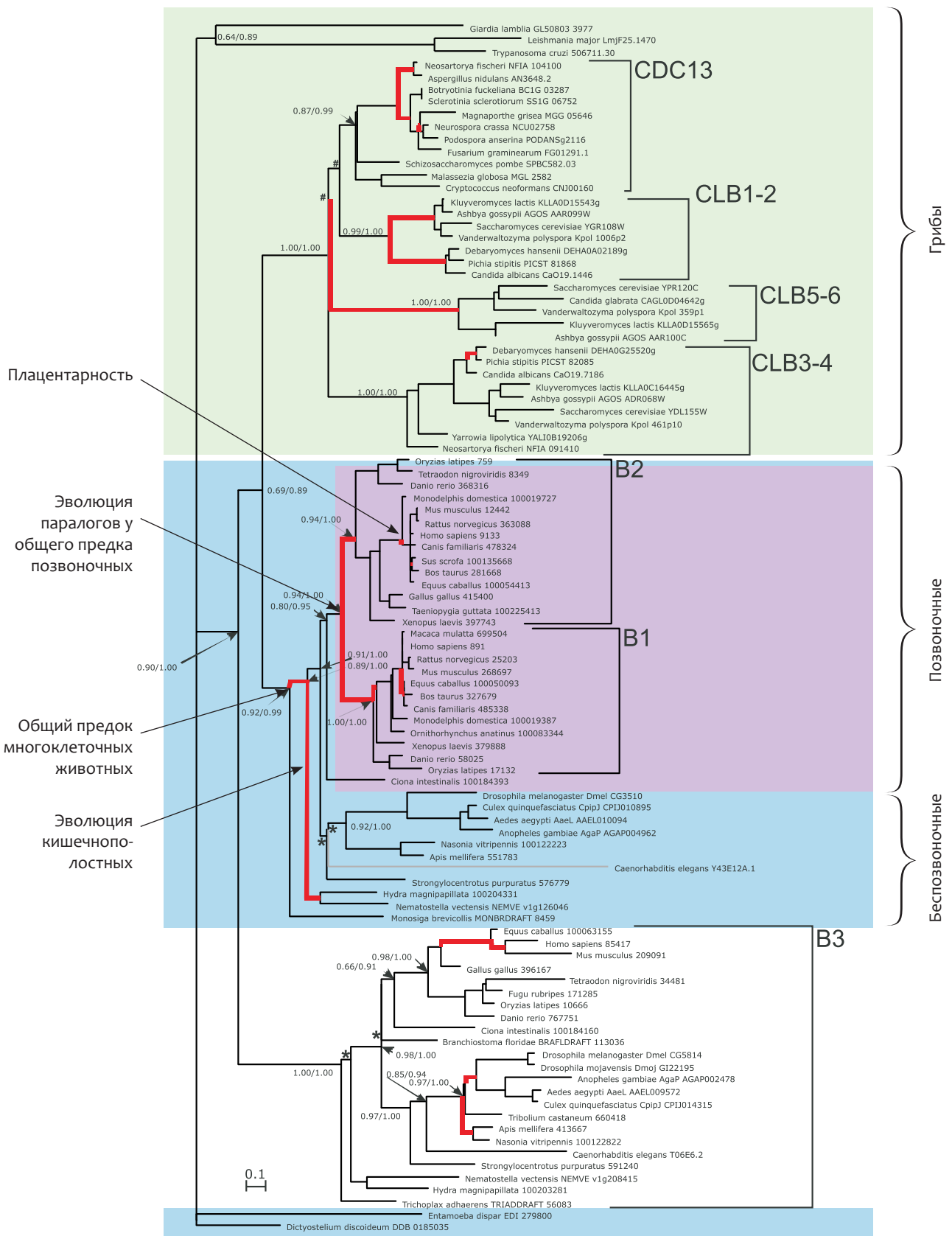


Рис. 119. Дупликации и атипичные замены на филогенетическом дереве белкового семейства циклинов *B* и *B3*. Ребра дерева, содержащие атипичные ($p < 0,01$) замены, маркированы красным цветом.

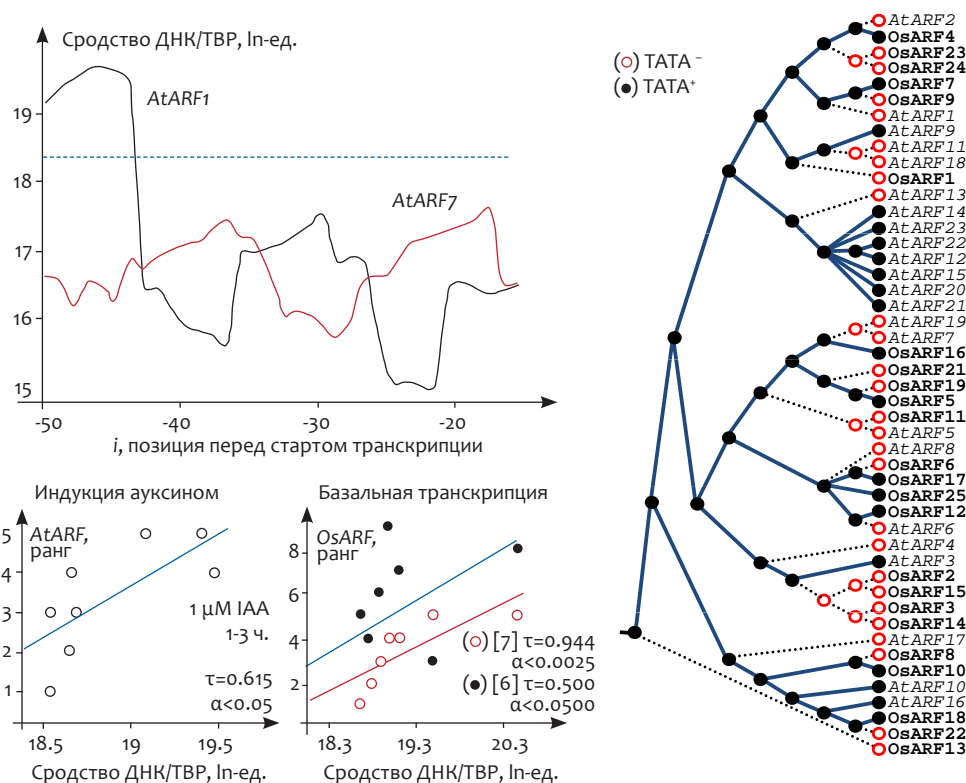


Рис. 120. Изменения статуса TATA⁺/TATA⁻ в эволюции транскрипционных факторов ARF, определяющих первичный ответ на гормон ауксин.

а – оценка сродства ТВР/ДНК на примере промоторов *AtARF1* и *AtARF7* генов. Пунктир – верхняя доверительная 5 %-я граница неспецифического сродства ТВР/ДНК для семейства генов *AtARF*; б – изменение TATA⁺/TATA⁻ статуса в эволюции суперсемейства генов *AtARF A. thaliana* и *OsARF O. sativa*, полученная при анализе филогенетического древа, восстановленного на основе принципа максимальной парсимонии по кодирующим частям ARF генов; в – сродство ТВР к потенциальным TATA-боксам генов *AtARF* достоверно коррелирует ($t = 0,615$, $\alpha < 0,05$) с изменением экспрессии генов в ответ на ауксин; г – сродство ТВР к потенциальным TATA-боксам генов *OsARF* достоверно коррелирует с наименьшим уровнем конститутивной экспрессии ($t = 0,500$, $\alpha < 0,05$), измеренной в разных тканях методом микроэррэй.

Опушение листа у пшеницы имеет большое биологическое значение при адаптации к факторам внешней среды. С использованием оригинальной компьютерной обработки изображений группой к.б.н. Д.А. Афонникова и А.В. Дорошкова (ИЦиГ СО РАН) была исследована морфология опушения листа сортов Саратовская 29, Голубка а также интрогрессивной линии 102/00i сорта Родина с геном контроля опушения от *Aegilops speltoides*. Были выявлены и детально описаны различия морфологии опушения листа. Проведено исследование генетического контроля опушения двух сортов, Голубка и Саратовская 29, имеющих схожий тип опушения. **Показано, что при скрещивании этих сортов с неопушенным сортом наблюдается расщепление по признаку опушения листа.** Для сорта Саратовская 29 с более густым опушением наблюдается дигенный характер

наследования, для сорта Голубка – моногенный. Это полностью согласуется с данными компьютерного фенотипирования этих сортов. У линии 102/00i и сорта Голубка обнаружена положительная корреляция между количеством трихом и их средней длиной. На примере сорта Голубка исследовано влияние условий внешней среды на формирование опушения. **Показано, что в полевых условиях растения этого сорта формируют большее количество трихом, но меньшей длины. При этом зависимость между числом трихом и их средней длиной является одинаковой как для растений, выращенных в условиях поля, так и для тепличных растений.**

Эволюция и стресс: сценарий парфорсной эволюции (В.В. Сулов, ИЦиГ СОРАН). Неспецифический адаптационный синдром – стресс, кратковременно обеспечивает устойчивость организма к

различным стрессорам (перекрестная резистентность), но в долговременной перспективе ведет к истощению и/или гибели. Эффективный размер популяции, давление отбора и количество генов, по которым одновременно может идти эволюция, взаимосвязаны (дилемма Холдейна). Так, для эукариот с характерной эффективной численностью ~ 10000 особей количество одновременно эволюционирующих генов не может превышать 10–15. Таким образом, для малой популяции в среде, неблагоприятной по многим факторам (характерная ситуация для периферии экониши), дилемма Холдейна запрещает быструю эволюцию. Между тем именно такие популяции наиболее нуждаются в быстрой адаптивной эволюции. **Поэтому наиболее адаптивными представляются не мутации, обеспечивающие приспособление к конкретным факторам среды (перебор таких мутаций может недопустимо затянуться, а при быстром варьировании факторов среды и вовсе стать невозможным), а мутации, оптимизирующие стресс-реакцию (продолгование фазы перекрестной резистентности, купирование фазы истощения).** Ранее предложен⁵² и обоснован сценарий парфорсной эволюции⁵³: сначала идет отбор таких мутаций (т. е. идет адаптация не к среде, а к собственному стрессовому ответу), и лишь затем начинается рекрутирование генов стресс-ответа (и/или их паралофов) в генные сети онтогенеза, а также отбор по генам, не связанным со стрессом. В таком случае представление о реализованной и фундаментальной экологической нише следует дополнить стресс-периферией экологической ниши – областью, выходящей за пределы фундаментальной экониши, но доступной для эксплуатации в течение краткого времени фазы перекрестной резистентности. Отбор на продолгование перекрестной резистентности приводит к расширению экониши и экспансии в лицензионное пространство экосистемы.

Хотя хорошо документировано, что физиологический ответ организма одного таксона на неблагоприятные факторы внешней среды часто копирует эволюционную адаптацию другого таксона (эффект Болдуина). Тем не менее адаптации,

возникающие в результате отбора предсуществующих мутаций (отбор преадаптаций по СТЭ), и физиологические адаптации, возникающие в результате активации стрессового ответа, принято рассматривать как разные стратегии адаптации. В рамках парфорсной эволюции обе стратегии взаимодействуют в генезисе адаптаций.

В ответ на неблагоприятное изменение внешней среды одновременно идут оба процесса: на уровне популяции отбор тестирует преадаптации, на уровне организма запускается стресс-ответ. Преадаптация специфична – обеспечивает приспособленность к конкретному, одному из многих, фактору среды. Однако степень изменения среды не в состоянии увеличить «выход» полезных мутаций⁵⁴ – потенциально преадаптаций тем больше, чем больше численность популяции. Стресс-ответ, напротив, лабилен – отслеживает степень изменения среды, адаптивен⁵⁵ и неспецифичен (перекрестная резистентность). **Роль стресса в генезисе адаптаций можно сравнить с ролью эмоций в формировании целенаправленного поведенческого акта, что делает оба механизма структурно сходными – гомеоморфными (рис. 121).** По П.В. Симонову (рис. 121, а) потребность вызывает как мотивационное возбуждение, так и эмоцию. Эмоция лабильна, она отслеживает препятствия на пути к цели, хотя исходное мотивационное возбуждение еще долго не меняется. Лабильный неспецифический эмоциональный фон при относительно устойчивой конкретной мотивации ограничивает множество возможных решений, тем самым позволяя организму оценить вероятность достижения цели даже в условиях недостатка информации (компенсаторная, подкрепляющая и замещающая функции эмоций). Аналогично отбор на эффективность стресс-систем ограничивает пространство отбора наиболее перспективными мутациями, позволяя таким образом эволюционировать либо при отсутствии нужных специфических преадаптаций в популяции, либо в нестабильной среде, неблагоприятной сразу по множеству факторов. **Таким образом, возникающий в результате треугольник положительных связей: отбор→ограничение**

⁵² См. Аннотированный отчет «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем». Важнейшие результаты 2009 г. Направление 5.4, отчет В.В. Сулова (ИЦиГ СО РАН).

⁵³ От франц. *par force* – буквально «через силу».

⁵⁴ Альтернативный вариант – неслучайные мутации, например, «адаптивный мутагенез», предложенный J. Cairns с соавт. (1988) – автоматически ведет к отказу от самого термина «мутация» в его классическом понимании и здесь не рассматривается.

⁵⁵ По крайней мере до стадии истощения.

пространства отбора генами, связанными со стрессом → адаптация (рис. 121, б, выделено зеленым) позволяет неламаркистски объяснить эффект Болдуина.

Роль хромосомных перестроек в видообразовании и эволюции. Общепринято, что половые хромосомы млекопитающих произошли от пары аутосом. В ходе эволюции за счет фиксации инверсий и подавления рекомбинации между X- и Y-хромосомами происходила их последовательная дифференциация. Гомология, которая обеспечивала возможность синапсиса и рекомбинации половых хромосом у самцов, сохранялась в коротком районе, названном псевдоаутосомным. Полевки подсемейства Arvicolinae интересны тем, что у

многих из них псевдоаутосомный район был полностью утрачен или инактивирован. Литературные и оригинальные данные свидетельствуют о том, что асинопсис в профазе мужского мейоза есть у всех исследованных представителей подродов *Microtus sensu stricto*, *Agricola* и *Terricola*, но у ряда видов существует ахиазматический механизм сегрегации половых хромосом самцов. Некоторое время считалось, что это свойство всего рода *Microtus*. Однако затем у самцов *M. oeconomus* и еще двух родственных видов был выявлен нормальный синапсис половых хромосом, хотя оставалось неизвестным, происходит ли при этом рекомбинация.

Группой проф. П.М. Бородина (ИЦиГ СО РАН) проведен анализ эволюции псевдоауто-

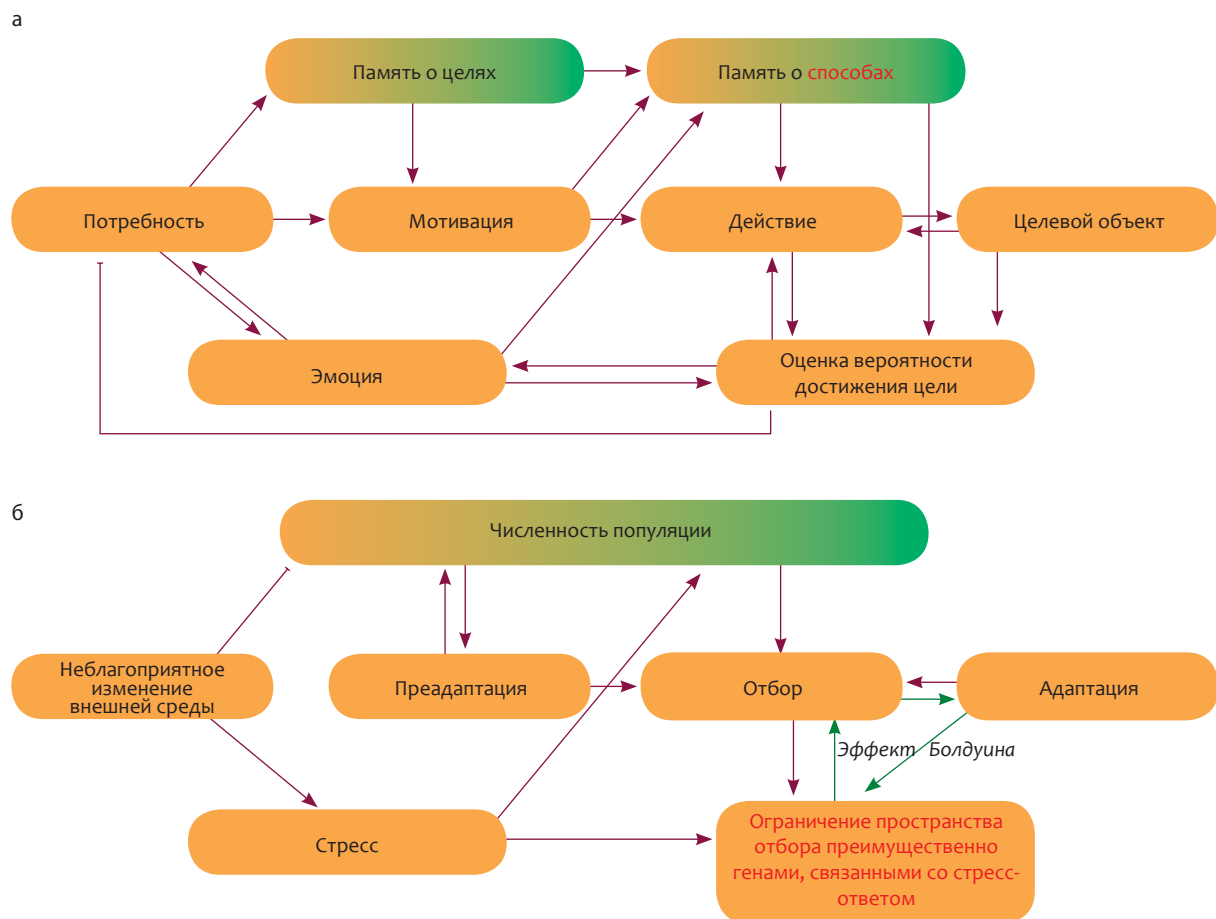


Рис. 121. Структурная гомеоморфия двух механизмов адаптации: целенаправленного поведения и эволюции.

а – схема взаимодействия мотивации и эмоции в формировании поведенческого акта по Симонову (1981); б – схема взаимодействия отбора преадаптаций (отбор по СТЭ) и парфорсной эволюции (отбор на пролонгированную перекрестную резистентность) в формировании адаптации. Итеративное повторение отбора генов, обеспечивающих стресс-реакцию, приводит к эффекту Болдуина. ↑ – активирующие воздействия, ↓ – ингибирующие воздействия.

сомного района половых хромосом у 12 видов полевок подсемейства *Arvicolinae* с использованием иммунофлуоресцентной и электронной микроскопии их синаптонемных комплексов. Исследованы две проблемы: 1) происходит ли рекомбинация в псевдоаутосомном районе у синаптических видов полевок; 2) как характер синапсиса связан с филогенетическим положением исследуемых видов. **В итоге установлено, что, во-первых, у асинаптических видов половые хромосомы занимали один и тот же компартмент ядра, но не синаптировали друг с другом (рис. 122, а). Во-вторых, у синаптических видов они образовали синаптонемный комплекс на одном конце XY бивалента (рис. 122, б). В-третьих, у *M. (Lasiopodomys) mandarinus* было обнаружено два района спаривания между X- и Y-хромосомами (рис. 122, в). В-четвертых, у синаптических видов наблюдалось регулярное образование рекомбинационных узелков в псевдоаутосомном районе, что свидетельствует о наличии кроссинговера в этом районе, причем у *M. (Lasiopodomys) mandarinus* рекомбинация происходила в обоих районах спаривания.**

Список исследованных видов и характеристики синаптического поведения их половых хромосом, представленные на рис. 123, свидетельствуют о явной филогенетической кластеризации видов полевок по признаку «синапсис–асинапсис». **Синаптические виды принадлежат либо к наиболее древним ответвлениям от рода *Microtus* (*Myodes*, *Lagurus*, *Eolagurus*), либо к азиатской филогенетической линии данного рода**

(*Microtus fortis*, *Microtus maximowiczii* и *Microtus tujanensis*), у других представителей которой также обнаружен синапсис половых хромосом. Таким образом, показано, что синапсис между X- и Y-хромосомами является предковым признаком для подсемейства *Arvicolinae*. Он сохранился в азиатской филогенетической линии рода *Microtus* и был утрачен у общего предка палеарктической филогенетической линии данного рода. Асинаптический статус *M. (Stenocranius) gregalis* и *M. (Lasiopodomys) brandti*, которые относятся к независимой и довольно древней филогенетической линии рода *Microtus*, указывает на то, что в этой линии утрата синапсиса между X- и Y-хромосомами произошла у общего предка обоих видов параллельно и независимо от утраты этого свойства в палеарктической филогенетической линии.

По-видимому, механизм нерекомбинационного сближения и ахиазматического расхождения X- и Y-хромосом возник у общего предка рода *Microtus*. Это создало предпосылки для дальнейшей деградации Y-хромосомы и параллельной утраты синапсиса половых хромосом у отдельных представителей данного рода.

Настоящее исследование подтвердило асинаптический статус *Microtus rossiaemeridionalis*, *Microtus arvalis arvalis* и *Microtus arvalis obscurus*, принадлежащих к асинаптической палеарктической филогенетической линии. Филогенетическая позиция *Microtus juldashi* является предметом дискуссий. По морфологическим критериям этот вид относят к подроду *Neodon*, в составе которого был

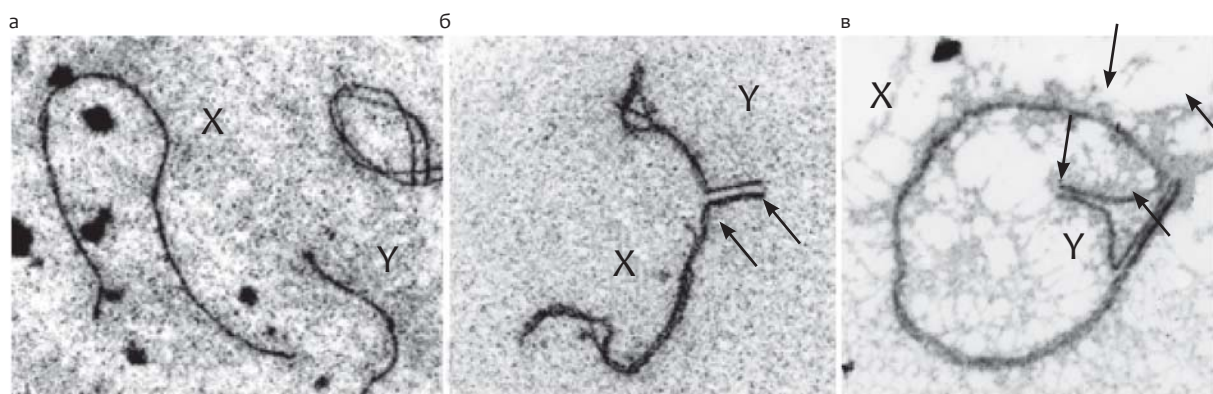


Рис. 122. Электронные микрофотографии синаптонемных комплексов X- и Y-хромосом в профазе мейоза у трех видов полевок рода *Microtus*. Стрелками обозначены границы районов синапсиса половых хромосом: а – *M. (Lasiopodomys) brandti* – асинапсис половых хромосом; б – *M. maximowiczii* – нормальный синапсис в одном районе спаривания; в – *M. (Lasiopodomys) mandarinus* – кольцевой бивалент с синапсисом в двух районах спаривания.

описан синаптический вид *M. (Neodon) sikimensis*. Однако молекулярно-генетический анализ позволяет отнести *Microtus juldashi* к палеарктической филогенетической линии. **Обнаружение асинапсиса половых хромосом у данного вида может быть интерпретировано как свидетельство в поддержку последней гипотезы, поскольку все исследованные виды палеарктической филогенетической линии являются асинаптическими.**

Особое место занимает *M. (Lasiopodomys) mandarinus*. Принадлежа вместе с *M. (Stenocranius) gregalis* и *M. (Lasiopodomys) brandti* к асинаптической филогенетической линии, это вид имеет не один, как все грызуны, а два псевдоаутосомных района. Два псевдоаутосомных района известны у человека, но рекомбинация происходит только в одном из них – эволюционно более молодом возникшем в результате транслокации части аутосомы на половые хромосомы. Можно думать, оба псевдоаутосомных района *M. (Lasiopodomys) mandarinus* возникли относительно недавно (рекомбинация происходит в обоих районах) по аналогичному транслокационному механизму.

Группой проф. И.И. Кикнадзе (ИЦиГ СО РАН) с помощью метода С-окрашивания впервые выявлено существование дицентрических

хромосом у ряда видов хириноид как следствие реципрокных транслокаций целых хромосомных плеч. Для исследования этого феномена проведен анализ распределения FISH-метки ДНК из центромерного района хромосомы 2 вида *C. dorsalis* на другие хромосомы. **Показано, что последовательности ДНК, характерные для центромерного района, присутствуют в двух С-положительных дисках хромосом 1 и 3, что свидетельствует в пользу их дицентричности у *C. dorsalis* (рис. 124).**

Для изучения степени межвидовой варибельности повторенных последовательностей ДНК из района ядрышкового организатора у видов рода *Chironotus in silico* изучена вторичная структура (ВС) нуклеотидной последовательности внутреннего транскрибируемого спейсера 1 (ITS1) рибосомного цистрона у трех видов: *C. piger* и *C. riparius* – видов-двойников из группы *piger*, и *C. plumosus* – вида, не входящего в эту группу. Вторичная структура последовательностей ITS1 исследованных видов представлена так называемой кольцевой структурой. Она образована шпильками, разделенными однонитчатыми районами. **Выявлены внутривидовая и межвидовая варибельность числа и размеров шпилек, а так-**

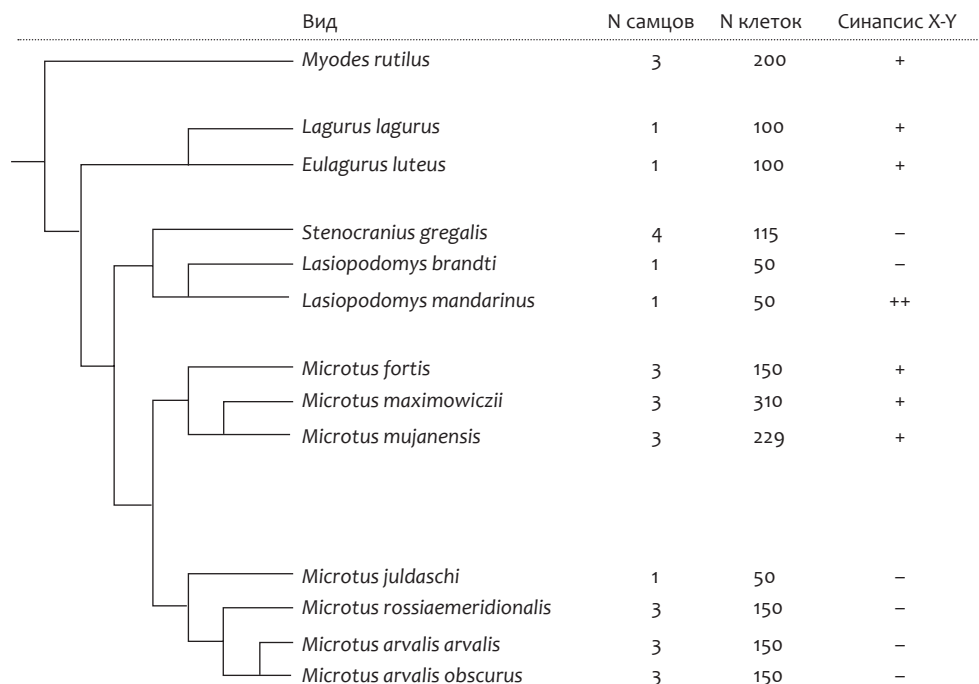


Рис. 123. Филогенетическая кластеризация полевок подсемейства Arvicolinae по синапсису X- и Y-хромосом в профазе мейоза.

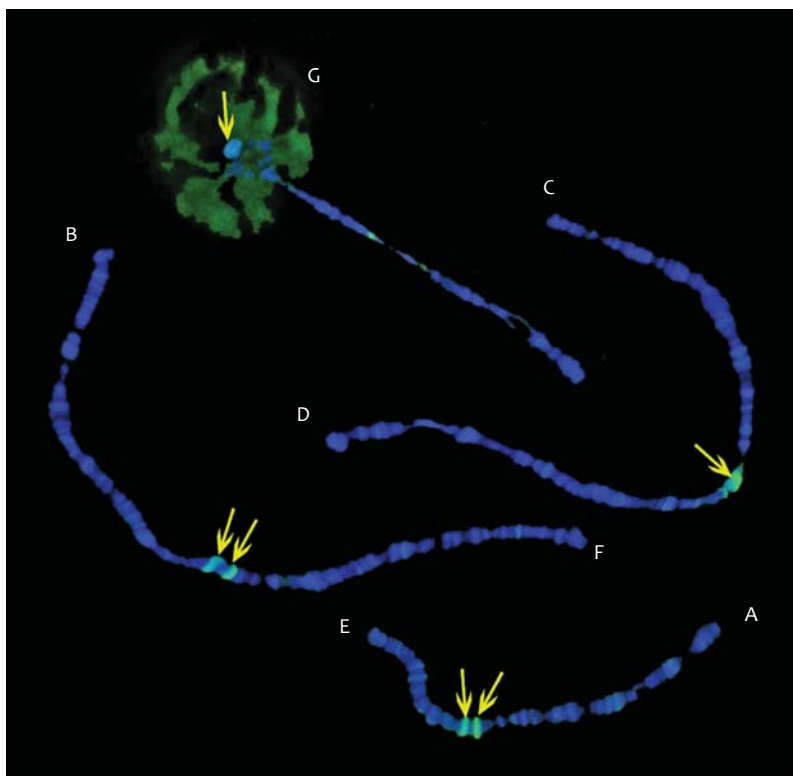


Рис. 124. FISH-гибридизация ДНК-пробы *dor2c2* из центромерного района хромосомы II (CD) на политенные хромосомы вида *C. dorsalis*. Стрелками обозначены места гибридной сигнализации ДНК-пробы с хромосомами, совпадающие с локализацией на хромосомах С-положительных дисков. Буквами обозначены плечи хромосом.

же длины однонитчатых районов. У *C. piger* и *C. riparius* наблюдается 7 шпилек, у *C. plumosus* – 9. Размеры шпилек и длины однонитчатых районов варьируют внутри видов вследствие инсерций и делеций в нуклеотидных последовательностях ITS1. У *C. piger* обнаружено 7 гаплотипов ITS1, вторичная структура этих последовательностей совпадает по числу шпилек, однако размеры

внутренних петель шпилек соответствуют длине и локализации инсерций и делеций, различающих гаплотипы. Аналогичная закономерность наблюдается у *C. riparius* и *C. plumosus*. **Таким образом, показано, что вторичная структура ITS1 видоспецифична в роде *Chironotus*, и ее различия возрастают по мере снижения степени эволюционного родства видов хирономид.**

Минералогия и жизнь

Руководители – чл.-корр. А. М. Асхабов и акад. Н. П. Юшкин (ИГ Коми НЦ УрО РАН)

6.1. В проекте «Разработка теоретических моделей самосборки и эволюции простейших элементов живой материи в рамках гидратной и кватаронной гипотез происхождения жизни» (рук. чл.-корр. А.М. Асхабов, ИГ Коми НЦ УрО РАН) исследован сценарий возникновения основных молекул, из которых состоят известные нам живые организмы, по которому синтез и концентрация мономеров основных классов биополимеров (нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов) могли идти внутри структурных полостей нанокластеров из молекул воды или углеводородов, соединенных водородными связями. Согласно гидратной гипотезе, элементы живой материи возникали внутри твердых структур газовых гидратов – гидрата метана или гидратов других углеводородов – в толще земной коры или в поддонных слоях морей и океанов. Согласно кватаронной гипотезе, элементы живой материи формировались в газонаполненных полостях кватаронов – нанокластеров $(H_2O)_n$ квазисферической формы. Теоретический анализ гидратной и кватаронной гипотез показывает, что они могут быть объединены в единый сценарий. На данном этапе проекта были исследованы два вопроса: 1) какие структурные образования могут быть образованы молекулами воды в газогидрате на основе водородных связей между отдельными молекулами H_2O ; 2) в каком соотношении размеры образующихся таким образом структурных полостей находятся с размерами мономеров нуклеиновых кислот – азотистых оснований, рибоз и фосфатных групп – и с размерами и структурой полимеров нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) в целом (в гидратном и кватаронном вариантах). Проблема компьютерного моделирования сборки и размещения ДНК и РНК важна только для гидратной линии эволюции (кристаллического метана). В водной среде эта проблема отпадает, если не учитывать возможность ледовой линии

эволюции. *Элементарные расчеты показывают, что объемы полостей кватаронов в принципе могут разместить все основные структурные элементы ДНК и РНК.*

Описание таких сложных систем, как газовые гидраты, содержащих десятки и сотни молекул в элементарной ячейке, возможно только в рамках упрощенного попарно-аддитивного атом-атомного приближения для потенциала межмолекулярного взаимодействия (силового поля молекул). В рамках проекта создан метод расчета равновесной структуры кристалла путем минимизации потенциальной энергии. Экспериментально наблюдаемые структуры газогидратов КС-I, КС-II и ГС отличаются высокой симметрией (группы $Pn3m$, $Fd3m$ и $P6/mmm$, см. табл. 6), которая не характерна для молекулярных веществ в целом, так как симметрия в действительности характеризует лишь структуру кислородного каркаса (подсистемы из атомов кислорода). **В рамках указанных групп симметрии эксперимент по рассеянию нейтронов показал по четыре позиции атомов Н с заселенностью 1/2, которые расположены по тетраэдру в ближайшем окружении каждого атома кислорода на расстоянии нормальной длины ковалентной связи О-Н в направлении ближайших атомов О окружения.** Другими словами, каждая водородная связь содержит две позиции протона (с половинным весом каждая) на линии О...О, удаленные друг от друга на расстояние всего 0,8 Е. Поскольку два протона по энергетическим соображениям не могут одновременно находиться на столь близком расстоянии сколько-нибудь длительное время, экспериментальная картина может быть понята **только как наложение разных упорядоченных протонных структур, в каждой из которых протон занимает только одну из двух возможных позиций на линии водородной связи.**

Таблица 6

Кристаллографические данные клатратных гидратов			
Название клатрата	КС-I	КС-II	ГС
Тип кристаллов	Кубический	Кубический	Гексагональный
Группа симметрии	$Pm\bar{3}n$	$Fd\bar{3}m$	$P6/mmm$
Параметры решетки (Å, град)			
$a = b$	12	17,3	12,2
c	$=a$	$=a$	10,1
$\alpha = \beta$	90	90	90
γ	90	90	120
Формула элементарной ячейки:			
полиэдры 1*	$6[5^{12}6^2]$	$8[5^{12}6^4]$	$[5^{12}6^8]$
полиэдры 2	$2[5^{12}]$	$16[5^{12}]$	$2[4^35^66^3]$
полиэдры 3			$3[5^{12}]$
Число молекул воды	46	136	34

* Выражение в квадратных скобках перечисляет типы граней: пентагон (5), гексагон (6), квадрат (4) и их число (надстрочный индекс) в составе каждого многогранника (см. рис. 125).

Вышеописанный метод расчета является простым, но действенным способом проверки качества эмпирических потенциалов. Потенциал межмолекулярного взаимодействия не должен зависеть от агрегатного состояния системы, поэтому если некоторая модель потенциалов хорошо воспроизводит наблюдаемую структуру и основные свойства кристалла (плотность, теплота сублимации, модули упругости), то она, скорее всего, пригодна и для описания системы в аморфном или жидком состоянии. **Таким образом, использованная методика моделирования кристаллических структур позволяет создать метод генерации *in silico* упорядоченных структур воды в газовых гидратах (рис.125), основанный на минимизации функции потенциальной энергии системы в глобальном пространстве структурных переменных.** Согласно правилам Бернала–Фаулера, во льду и льдоподобных системах: 1) вблизи каждого атома кислорода должно быть два атома водорода; 2) четыре водородные связи каждой молекулы локально организованы в тетраэдрическую структуру; 3) на каждой водородной связи в направлении $O \dots O$ находится один атом водорода. Первое условие дает стабильность молекуле, второе и третье исключают энергетически очень невыгодные ориентации соседних молекул, связанных водородной связью. **Сгенерированные *in silico* конфигурации газовых гидратов имеют энергию, сопоставимую с энергией известных полиморфов льда, и характе-**

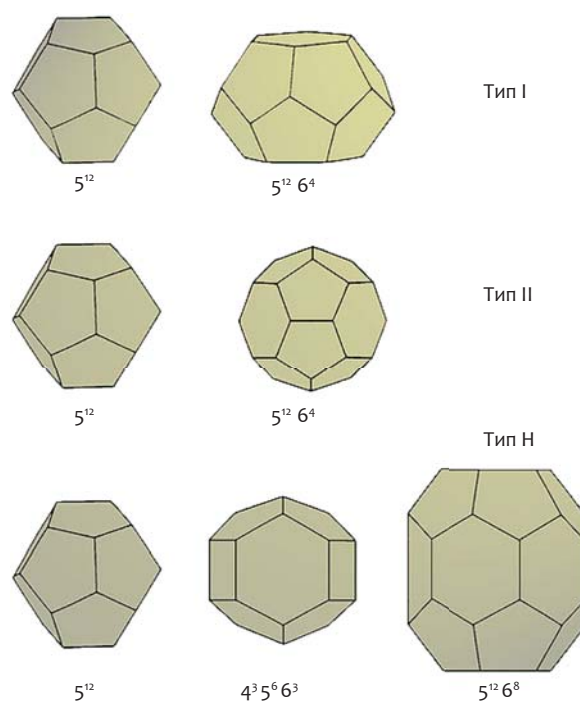


Рис. 125. Полиэдрические мотивы каркасных структур из молекул воды в клатратных структурах гидратов газов. Представлены наиболее распространенные типы структур: кубические I и II, а также гексагональная H. Численные символы внизу характеризуют топологию многогранников.

ризуются нормальной, с кристаллохимической точки зрения, геометрией водородных связей, отвечающей правилам льда Бернала–Фаулера. Предварительное рассмотрение показало, что в двумерной системе координат все функциональные группы нуклеиновых кислот совместимы со структурой II гидрата метана.

6.2. Другим широко обсуждаемым сценарием абиогенного синтеза биополимеров является их каталитический синтез на монтмориллоновых гелях – в пространстве между молекулярными слоями монтмориллонита, периодически насыщаемом молекулами адсорбционной воды. Для изучения этого сценария в проекте «Биоминералы, биоминеральные взаимодействия и эволюция биоминералообразования от зарождения жизни до современной биосферы» группой акад. Н.П. Юшкина (ИГ Коми НЦ УрО РАН) были изучены свежие и отобранные в 1983 г. и законсервированные (герметически упакованные) пробы геля из гидротермального флюоритового месторождения Палат в Болгарии. Монтмориллоновая фаза в геле представлена тонкими, до двумерных, лентами шириной 0,4–0,8 мкм, длиной около 15 мкм. Некоторые ленты имеют двойниковоподобное строение. Структура лент, судя по электронограммам, кристаллическая. Плотность геля 1,07–1,10, рН 9,4, электрический заряд монтмориллоновых частиц отрицательный. **В природном геле-монтмориллоните установлено присутствие широкого спектра аминокислот (Glu, Gly, Ala, Val, Leu, Tyr, Phe, His, Lys, Arg), который существенно отличается от соответствующих спектров седиментационных монтмориллоновых глин и более близок к аминокислотному составу абиогенных углеводородных упорядоченных структур.** Хотя по составу и свойствам материал законсервированных и свежееотобранных проб геля совершенно идентичен, через 12 лет общее содержание аминокислот уменьшилось в 5 раз (от 8,9 до 1,72 мг/100 г вещества). Качественный состав аминокислот практически совпадает, за исключением тирозина, который в первичном консерванте не обнаружен даже в следовых количествах (рис. 126). **Важно отметить, что все аминокислоты, идентифицированные через 12 лет после консервации пробы, представлены исключительно L-энанти-**

омерами, D-формы аминокислот не выявлены. Таким образом, показано, что при изменении состава органического вещества в законсервированном на 12 лет природном монтмориллоновом геле действует хиральная селекция левых энантиомеров белковых аминокислот с полным исчезновением правых, что свидетельствует о каталитической роли гелевой системы в синтезе биомолекул и более сложных предбиологических структур. Учитывая малый по геологическим меркам срок консервации открытая селекция является наиболее простым способом накопления L-энантиомеров аминокислот.

Исследованы состав и структура апошунгитовых киришитов – высокоуглеродистых волосовидных образований, обнаруженных на правом берегу р. Волхов в пределах распространения волховитов. **Анализы выявили присутствие широкого спектра аминокислот преимущественно левых конфигураций, причем общее их содержание оказалось абсолютно рекордным для природных битумов, превышающим на порядок самые высокие концентрации аминокислот, установленные в волокнистых высокоструктурированных кристаллах керита из пегматитов Воьныни и в фитофульгуритах Забайкалья.** Представляется, что киришиты являются новым типом высокоуглеродистых образований, сформировавшихся одновременно с волховитами при взрывном характере поступления обломков углеродистых шлаков и шунгитов на дневную поверхность в ходе голоценовой эксплозивной деятельности. Киришиты можно рассматривать как наиболее подходящие модели предбиологических структур. **Таким образом, несмотря на то что реализации абиогенеза могли способствовать экстремальные условия с резкими колебаниями температур и давлений, абиогенный синтез аминокислот с накоплением преимущественно левых энантиомеров шел на Земле минимум с момента появления монтмориллонита и продолжается в геологически настоящее время с участием различных минералов.** Простота открытого способа накопления L-энантиомеров аминокислот позволяет предполагать его параллельное распространение на других небесных телах, что заставляет по-новому взглянуть на проблемы конвергенции и панспермии. С другой стороны, предполагаемый каталитический меха-

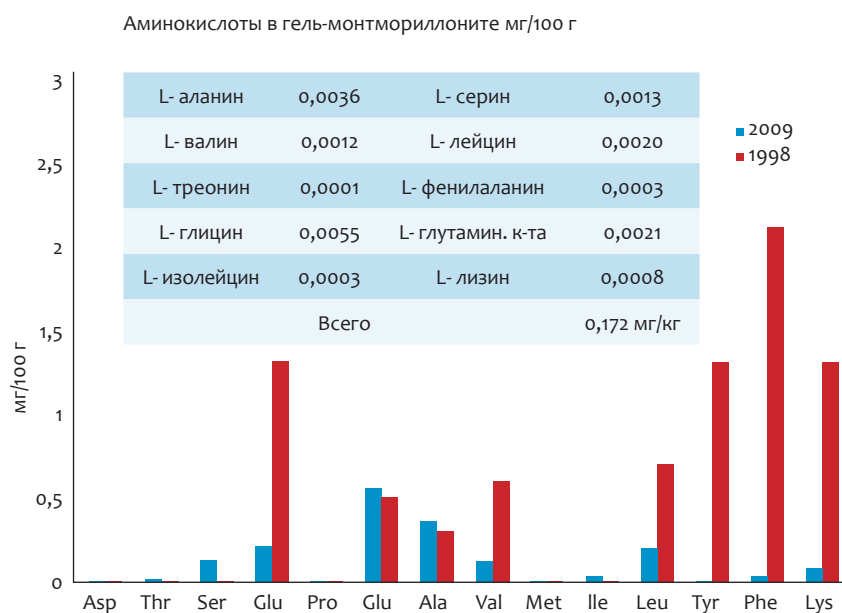


Рис. 126. Изменение содержаний аминокислот в монтмориллонитовом геле с интервалом в 12 лет.

низм отбора L-энантиомеров остается неизученным и требует исследования.

На базе коллекции асфальтитов и керитов Тимано-Печорской провинции (Республика Коми), а также ленских, карельских и новоземельских антраксолитов проанализирован механизм формирования надмолекулярных структур, выявленных ранее в природных твердых битумах. Эти частицы интерпретируются как надмолекулы, сложенные асфальтеновыми ассоциатами, а входящие в состав битумов смолы и масла являются вмещающей надмолекулярные элементы средой. **При этом чем выше содержание смол как дисперсионной среды, тем больше возможностей у асфальтенов создавать крупные надмолекулярные частицы.** Определены характерные для каждого подкласса типы надмолекулярных структур и размеры первичных частиц: форма надмолекулярных элементов в слабо- и среднепреобразованных природных битумах – асфальтитах, низших и высших керитах – определяется агрегированием асфальтеновых частиц в смолисто-масляной среде в различных физико-химических условиях, приводящих к формированию разнообразных по форме агрегатов. В высших антраксолитах реализуется наноглобулярная структура. **Выявлена закономерность влияния температурного фактора на размеры надмолекулярных частиц в высших антраксолитах, выражающаяся в уменьшении размеров частиц при повышении температуры,**

воздействовавшей на исходное органическое вещество.

С целью уточнения спектра аминокислот континентальных и морских отложений в процессе диагенеза и катагенеза исследованы современные илы, торфы, литифицированные породы полного катагенетического ряда преобразования органического вещества. Выявлено различное количество аминокислот в современных осадках – от 4 до 16 мг/г сухого вещества, в литифицированных – от 0,01 до 1,5 мг/г. В природных объектах с преобладанием гумусовой органики (торфы) при доминировании алифатических аминокислот (40–54 %) вырастает роль кислых (20–32 %) и гидроксильных (> 11 %), снижается роль ароматических аминокислот (< 10 %). В морских объектах повышается роль ароматических аминокислот, снижается содержание гидроксильных и иминосоединений. В литифицированных слабопреобразованных породах – углях и сланцах стадий ПК₁–МК₃ – количество и состав аминокислот зависят от типа органического вещества и условий его захоронения. **Таким образом, аминокислоты в геологических объектах являются метками исходного органического вещества, отражая в целом эволюционные изменения органического вещества и условия его захоронения.**

Изучена морфология элементов, интерпретируемых как микробиальные тела, в структуре биоминеральных образований в современных

организмах – уролитов, стоматолитов, ринолитов. Сканирующая электронная микроскопия выявила, что независимо от минерального состава в них присутствуют такие элементы грибковой микрофлоры, как гифы и споры. Бактериальная микрофлора зафиксирована в увелитсодержащих уролитах сферолитозонального строения в прослойках между кристаллическими зонами (палочки и кокки), на поверхности апатитсодержащего ринолита (носовой камень) и в фосфатных стоматолитах из полости зубов (палочки). На сколах камней наблюдаются колонии, которые по внешнему признаку можно отнести к микоплазмам. Многочисленные ходы и поры биологического происхождения на фосфатных глобулярных агрегатах могут указывать на наличие бактерий, обладающих способностью передвижения. На шероховатой поверхности кристаллов струвита обнаружены палочковидные и шаровидные бактерии размером 1–2 мкм с неповрежденной клеточной оболочкой, что свидетельствует об их жизнеспособности на момент исследования (например, стафилококк хорошо переносит высушивание). Гликокаликс и фосфатизированный бактериальный мат, являющиеся характерными признаками жизнедеятельности микробиоты, выявлены в структуре фосфатных уролитов и стоматолитов (рис. 127). **Таким образом, показано, что микробиологическая роль в генезисе пато-**

генных твердых биоминеральных образований принадлежит не конкретному роду, а различным классам микрофлоры. Каждый представитель из простейших, бактерий и грибов в процессе жизнедеятельности может вносить свой вклад в формирование патогенных биоминералов в организме человека.

Известно, что основными неорганическими соединениями холелитов являются карбонаты и фосфаты кальция. В литературе указывается на присутствие в желчных камнях сульфата кальция и натрия, хлорида натрия, аммонийной селитры (аналоги глауберита, нитраммита), семиводного сульфата магния, вермикулита. Методом сканирующего электронного микроскопа (JSM 6400), оснащенного энергодисперсионным спектрометром «Link», исследованы сколы трех холестеринных холелитов, удаленных у лиц различного возраста. Проведенные исследования позволили пополнить список диагностируемых микроминеральных включений в желчных конкрементах (барит, альбит, доломит, хлорид калия). Новообразованные минеральные агрегаты, как правило, состоят из наночастиц неправильной формы. Отдельные элементы (например железо, никель и др.) могут как входить в состав отдельного металлорганического комплекса, так и образовывать самостоятельное выделение металлической фазы. **Впервые в биоминеральных образованиях, сформированных в**

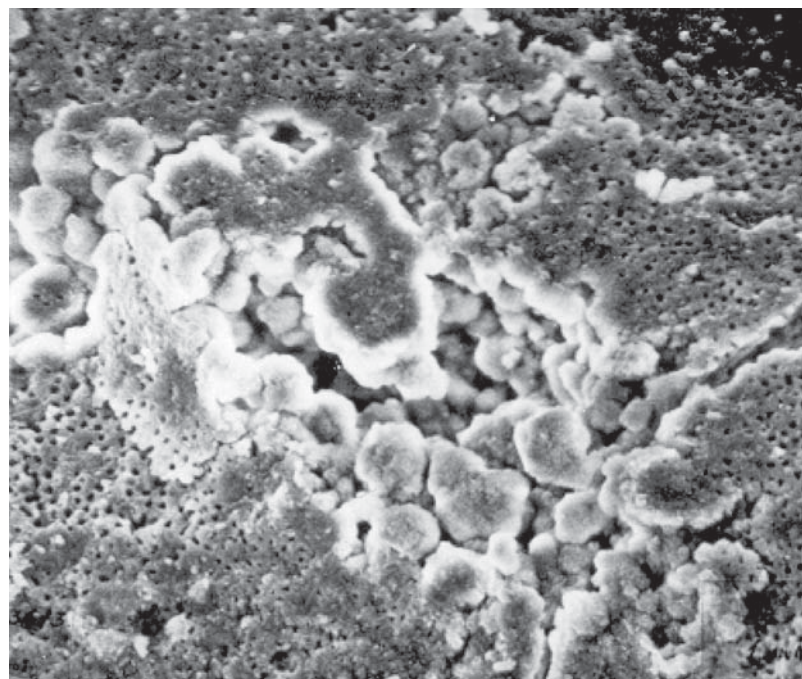


Рис. 127. Фосфатизированный бактериальный мат в струвитсодержащем уролите.

организме человека, установлены кристаллоподобные хлорсодержащие выделения.

6.3. Экспериментальное изучение взаимодействия цианобактерий алкалофильных цианобактерий (на примере *Microcoleus chthonoplastes*) с глинистым минералом палыгорскитом в условиях фотосинтеза, при аэробном и анаэробном разложении проведено под руководством д.б.н. Г.Т. Ушатинской (ПИН РАН) в проекте «Участие микроорганизмов в формировании осадочных пород». Выяснилось, что на свету цианобактерии остаются живыми около 2 недель, после они постепенно отмирают, ими выделяется слизь и начинается деструкция. Уже в первую неделю вокруг некоторых еще живых нитей образуются минеральные чехлы, в составе которых преобладает кремний и меньше (по сравнению с исходным палыгорскитом) содержится магния и кальция. Слизистые пленки также минерализуются, в составе образующегося минерала преобладает кремний (рис. 128).

Через два месяца культура представляет собой слизистую детритную массу, в которой с трудом

различаются минерализованные нити цианобактерий. Отдельные кусочки палыгорскита также покрываются слизистой пленкой, минеральный состав которой отличается от исходного глинистого минерала (увеличивается содержание кремния и железа и отсутствует кальций) (рис. 129).

При аэробной деструкции в темноте в первые две недели образуется большое количество слизи, в которой видны отдельные минерализованные нити цианобактерий. Через два месяца все превращается в минерализованную массу, близкую к палыгорскиту, но без кальция. Отдельные сохранившиеся чехлы цианобактерий состоят почти из одного кремния. При анаэробной деструкции уже через 7 дней происходит почти полное разложение цианобактерий. В отличие от аэробных условий разрушение палыгорскита идет медленнее. К концу 2-го месяца нитей цианобактерий не видно совсем, при этом элементный состав осевшего минерала практически не отличается от исходного палыгорскита. Оседающие на слизь глинистые частицы заметно мельче, чем при аэробном разложении (рис. 130).

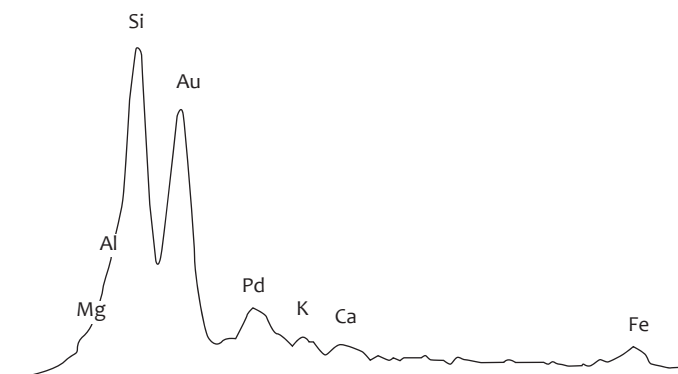
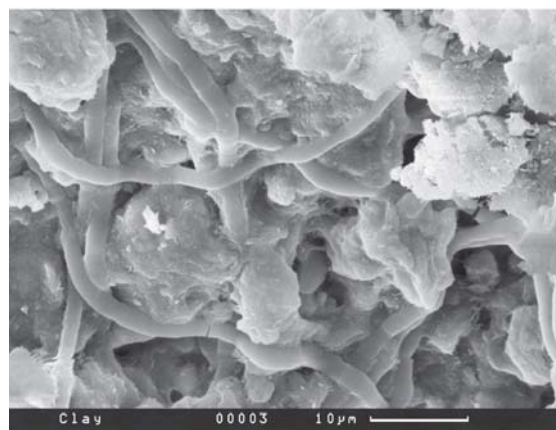
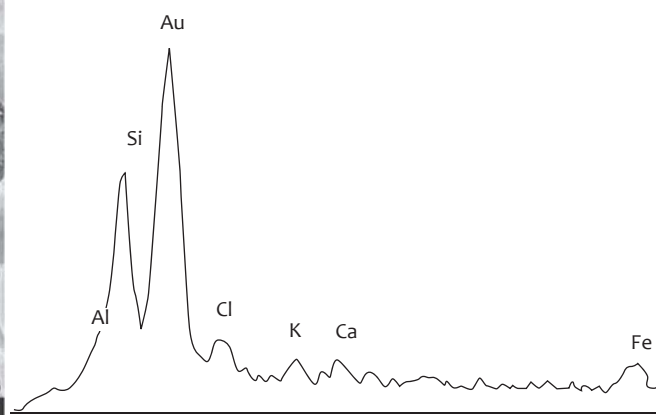


Рис. 128. Взаимодействие бактерий с палыгорскитом. Вверху – спектр рентгеновского излучения, показывающий состав исходного палыгорскита. Внизу – две недели фотосинтеза на увлажненном палыгорските: а – трихомы *Microcoleus chthonoplastes*; б – спектр рентгеновского излучения, показывающий состав осевших на трихомах и вокруг них элементов.



а



б

При сравнении этих данных с ранее полученными при изучении взаимодействия *Microcoleus chthonoplastes* с глинистыми минералами иллитом и бентонитом можно утверждать, что в процессе роста цианобактерий происходит вынос некоторых элементов из глин, что обеспечивает рост цианобактерий в течение первых двух недель. В дальнейшем происходят деструкция некромассы, выделение слизи с параллельно идущими процессами трансформации и осаждения глинистого материала. Первоначальные образцы

тоже отличаются от образовавшегося осадка, т. е. один глинистый минерал под воздействием цианобактерий замещается на другой. Таким образом, показано, что на процесс разрушения и преобразования палыгорскита сильнее всего влияют живые цианобактерии, данный процесс активнее всего идет в условиях их фотосинтеза. При отмирании и деструкции цианобактерий изменения заметнее в аэробных условиях, чем в анаэробных.

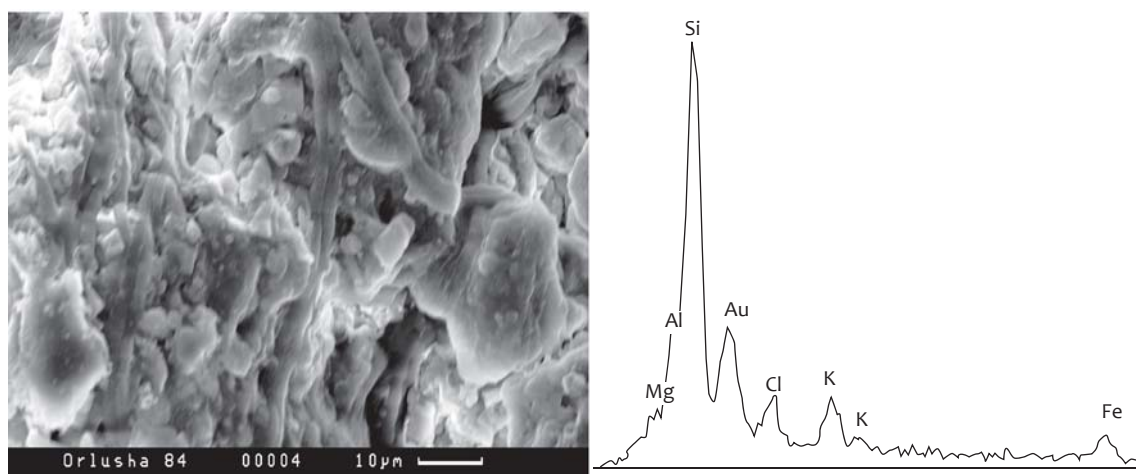


Рис. 129. Взаимодействие бактерий с палыгорскитом. Условия фотосинтеза – 2 месяца. а – минерализованные нити *Microcoleus chthonoplastes* на увлажненном палыгорските; б – спектр рентгеновского излучения, показывающий состав элементов, содержащихся в минерализованных нитях и на пленке.

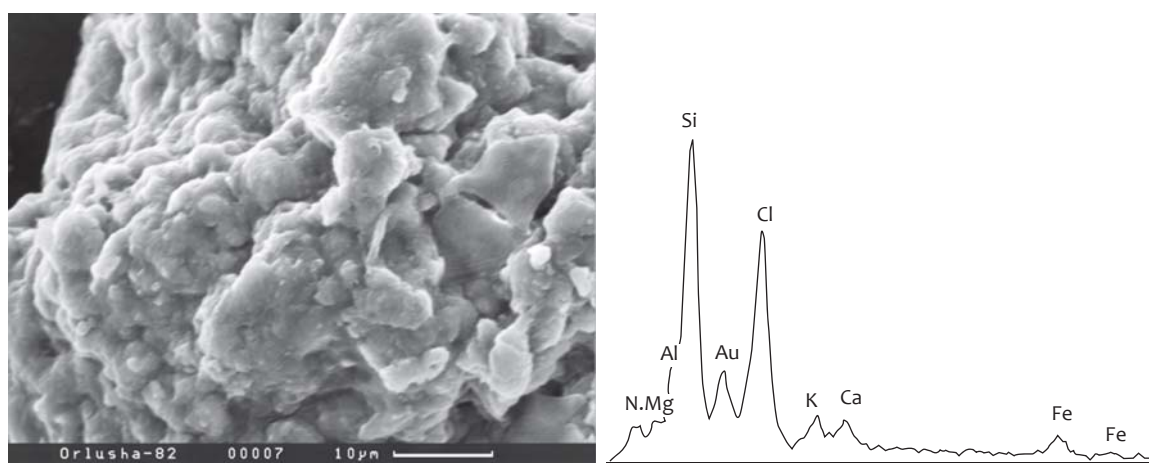


Рис. 130. Взаимодействие бактерий с палыгорскитом. Анаэробные условия – 2 месяца. а – остатки *Microcoleus chthonoplastes* на увлажненном палыгорските; нитей цианобактерий не видно совсем, образовавшаяся масса по составу элементов не отличается от исходного палыгорскита; б – спектр рентгеновского излучения, показывающий состав образовавшейся массы.

6.4. Алюмосиликаты составляют около 50 % массы земной коры. В результате выветривания изверженных алюмосиликатных пород формируются слоистые силикаты, среди которых надо отметить слюды и глины. С момента своего появления (а возможно и ранее – в ходе возникновения – см. выше Направление 6.2, отчет акад. Н.П. Юшкина, ИГ Коми НЦ УрО РАН) на Земле живые организмы должны были взаимодействовать с алюмосиликатами. В проекте «Трансформация глинистых минералов под влиянием микроорганизмов» под руководством д.б.н. Е.Б. Наймарк (ПИН РАН) с использованием современных методик изучались различные аспекты взаимодействия прокариот *Rhodovulum steppense* с такими алюмосиликатами, как вулканический пепел, слюды – биотит, флогопит, мусковит; глины – монтмориллонит, каолинит. Прирост белковой биомассы бактерий был примерно одинаков как в присутствии всех исследованных алюмосиликатов, так и в контроле. **Однако содержание бактериохлорофилла *a* в культурах, выращенных на средах с алюмосиликатами, в среднем в полтора раза превышало его содержание в контрольных культурах, выращенных без минералов (табл. 7).** Повышенный синтез бактериохлорофилла, видимо, связан с затенением бактерий частицами минералов. Поскольку в присутствии алюмосиликатов бактерии находились в условиях меньшей освещенности и были вынуждены синтезировать дополнительное количество пигментов фотосинтеза, следует предположить, что при одинаковых условиях освещения прирост биомассы в присут-

ствии минералов был бы выше, чем в контроле. **Таким образом, исследованные алюмосиликаты, очевидно, положительно влияли на развитие анаэробных бактерий.**

Снижение в надосадочных растворах концентраций калия и магния в присутствии минералов в 1,5–4 раза превышало потребление этих элементов в процессе роста *R. steppense* на среде без минералов. Поскольку в обоих случаях прирост биомассы был сравним, **очевидно, что часть выведенных из среды ионов калия и магния пошла на увеличение пула обменных оснований в исследуемых алюмосиликатах.** Кроме того, некоторое повышение потребления ионов магния, видимо, связано с дополнительным синтезом бактериохлорофилла *a* в присутствии минералов. При наличии бактерий суммарное содержание обменных оснований натрия, калия, магния и кальция во всех минеральных образцах увеличилось: в монтмориллоните увеличение составило 66 мг-экв. 100 г⁻¹, в остальных минералах 5–7 мг-экв. 100 г⁻¹. **Таким образом, в монтмориллоните увеличение пула обменных оснований под воздействием бактерий более чем в 2,5 раза превысило его снижение под воздействием среды (рис. 131). Наличие слоистых силикатов в целом способствует выведению катионов К, Mg из растворов и переводению их в минеральную фазу в виде обменных катионов, причем при росте бактерий наблюдается существенное увеличение общего пула обменных катионов в слоистых субстратах.**

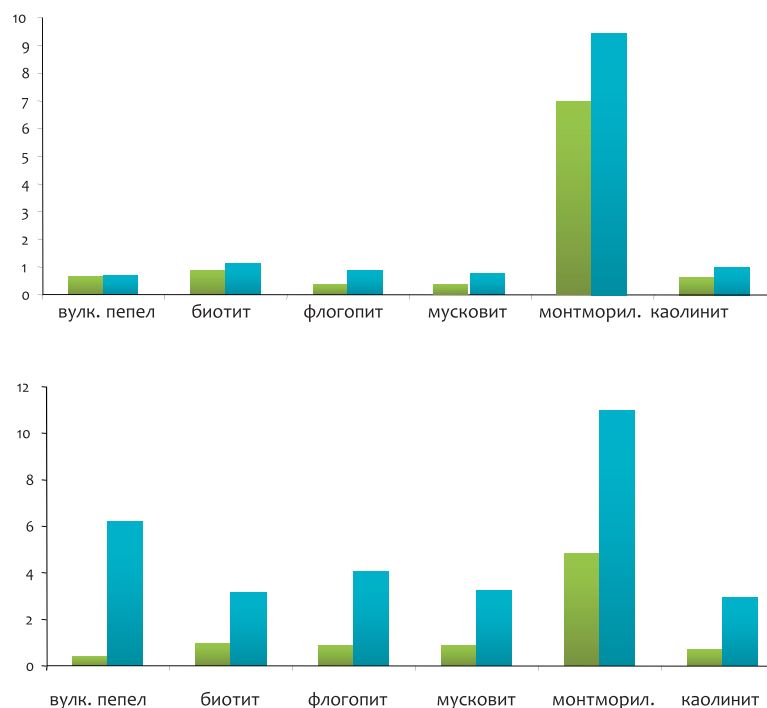
Экспериментальное исследование результатов биогенного преобразования каолинистых глин

Таблица 7

Характеристика роста фототрофных бактерий *Rhodovulum steppense* A-20s^T в присутствии алюмосиликатных минералов

Продуктивность бактерий	Без минералов		С минералами на свету				
	В темноте	На свету	Биотит	Флогопит	Мусковит	Монтмориллонит	Каолинит
Концентрация белка, мг/л	7	250	242	248	258	240	234
Вес сухой биомассы, г/л	0,01	0,38	0,36	0,37	0,39	0,36	0,35
OD ₇₇₀	0,01	0,70	1,00	1,05	0,94	1,15	1,25

Рис. 131. Динамика обменных катионов К (вверху) и Mg (внизу) (в мг-экв. 100 г^{-1}) в различных типах слоистых силикатов.



в ходе трехмесячного культивирования на них *R. steppense* методом дифференциально-термического анализа **показало, что каолиниты разного генезиса диспергируются, при этом структура минерала разупорядочивается. В итоге образуются сложные смеси минералов с адсорбционной**

водой. В смесях содержание каолинита уменьшается на 1,7–6,6 %, на фоне роста гиббсита – на 1,2–3,5 %. Обычный процесс образования гиббсита в условиях бактериального воздействия сильно ускоряется, так что появление гиббсита регистрируется уже через три месяца.

Абиогенный катализ реакций органических веществ

Руководитель – акад. В. Н. Пармон, Институт катализа СО РАН

7.1. «Комплексный материаловедческий подход к изучению биоморфных микрообъектов с наноструктурой в древних породах и метеоритах» (рук. акад. В.Н. Пармон, ИК СО РАН). Механизмы накопления элементов и образования минералов изучались в ИК СО РАН для цианобактериальных матов, в которых формируются строматолиты. Для цианобактериальных матов Гаргинского горячего источника (Байкальская рифтовая зона) проведено исследование срезов методом электронной микроскопии. Выполнен элементный анализ методом рентгеновской электронно-дисперсионной спектроскопии. *Обнаружено, что накопление кальция происходит внутри цианобактериальных клеток в виде монокристаллов карбоната кальция размером около 300 нм и полых сфер фосфата кальция размером 30–50 нм. Концентрирование кремния наблюдается вне цианобактериальных клеток. Наибольшие концентрации кремния обнаружены непосредственно вблизи наружной мембраны клеток в «чехле» состоящем, по-видимому, из олигосахаридов, которые окружают клетку.*

На этапе 2010 г. были продолжены исследования образцов углистого хондрита Мурчисон (Murchison CM2), которые были предоставлены

профессором R. Hoover (NASA) с точки зрения обнаружения биоморфных структур. Исследования проводились методом просвечивающей электронной микроскопии (ТЕМ) и растровой электронной микроскопии в отраженных электронах как с напылением золотом, так и без напыления.

В подтверждение ранее проведенных исследований в этих образцах обнаружены микрофоссилии, в частности приведенные на правой фотографии (рис. 132). На левой фотографии приведены данные с образца шунгита, предоставленного ПИИ РАН. Для этих микрофоссилий не исключено биологическое происхождение (рис. 132).

7.2. В рамках проекта «Абиогенный каталитический синтез биологических молекул» (рук. акад. В.Н. Пармон, ИК СО РАН) решались следующие задачи: 1) исследование обнаруженных ранее каталитических реакций синтеза биологически значимых молекул (сахаров, аминокислот, пировиноградной кислоты и т. д.) из формальдегида и аммиака в присутствии гетерогенных катализаторов; 2) идентификация основного интермедиата фотоиницируемого синтеза сахаров из формальдегида; 3) экспериментальная проверка

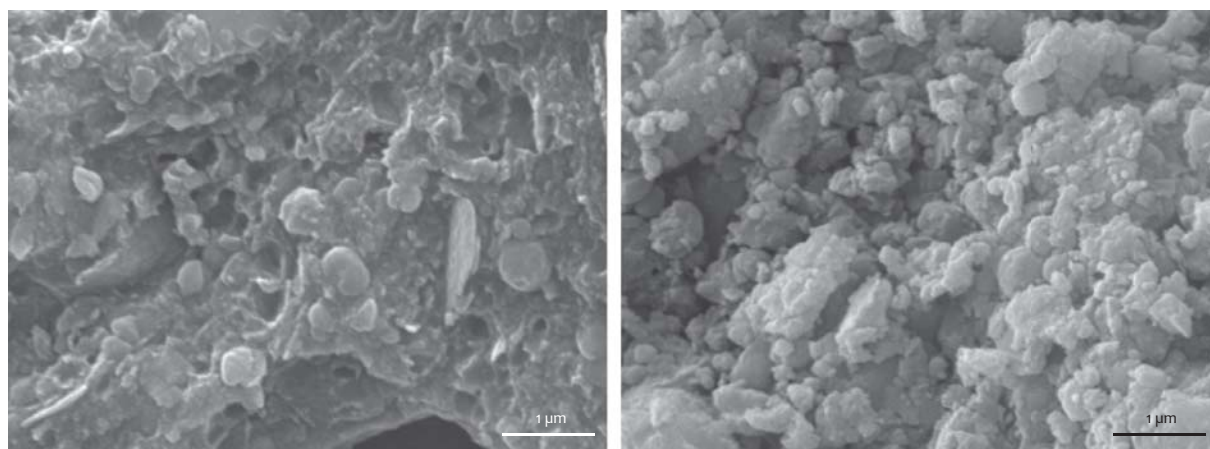
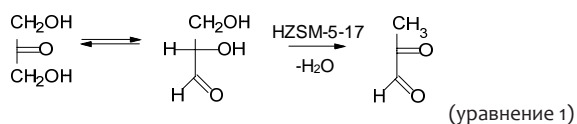


Рис. 132. Биоморфные структуры в углистом хондрите Мурчисон (справа) и в шунгите (слева).

гипотезы Т.А. Телегиной о возможности синтеза аденозинмонофосфата из аминокислот, фосфата, рибозы, формиата и бикарбоната.

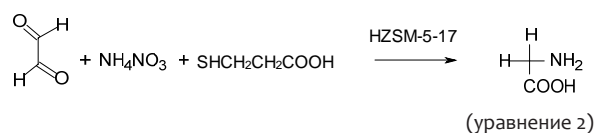
Задача 1. Ранее в рамках проекта была предложена схема синтеза биологически значимых органических соединений из формальдегида и солей аммония, включающая в себя фотохимические и каталитические стадии, а также автокаталитические процессы (рис. 153, см. также аннотированный отчет «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» за 2009 г., Направление 7.2). В частности, была обнаружена каталитическая активность цеолита в кислотной форме HZSM-5-17 в реакции дегидратации глицеринового альдегида в глиоксаль. На данном этапе были исследованы влияние реакционных условий и кинетика образования глиоксаля из глицеринового альдегида в присутствии цеолита HZSM-5-17. **Было показано, что качественный и количественный состав продуктов реакции в значительной степени зависит от pH реакционной среды.** В нейтральной и слабощелочной среде ($\text{pH} \leq 8$) наблюдалась альдольная конденсация низших моносахаридов в углеводы. В кислой среде ($\text{pH} = 3,5$) происходили дегидратация глицеринового альдегида до пирувальдегида, а также изомеризация глицеринового альдегида в дигидроксиацетон (уравнение 1).



Для обоих процессов был определен наблюдаемый нулевой порядок реакции по продуктам.

A.L. Weber в рамках «Сахарной модели» был предложен метод синтеза простейших аминокислот глицина и аланина из гликолевого альдегида и формальдегида в присутствии 3-меркаптопропионовой кислоты через образование пирувальдегида. **В рамках проекта установлено, что ключевую роль в данном процессе играет стадия дегидратации глицеринового альдегида до пирувальдегида, протекающая в присутствии кислотных катализаторов.** Исследовалось взаимодействие глиоксаля и нитрата аммония в разных реакционных условиях. В первом случае в реакционную смесь добавляли 3-меркаптопропионовую кислоту и цеолит в кислотной форме (HZSM-5-17), во

втором – только 3-меркаптопропионовую кислоту и в третьем – только цеолит HZSM-5-17. Все реакции проводили при температуре 60°C и $\text{pH} = 5,5$. Через 120 часов реакции образование глицина наблюдалось только в реакционной среде, в которую были добавлены как тиокислота, так и цеолит, в остальных случаях образования аминокислот не происходило. **Таким образом, по-видимому, восстановительное аминирование глиоксаля происходит в присутствии цеолита HZSM-5-17 с участием 3-меркаптопропионовой кислоты в качестве восстановителя (уравнение 2).** Следует отметить, что скорость образования глицина в 16 раз превышала описанную в работе A.L. Weber, а выход аминокислоты составил 2,5 %.



Полученные результаты свидетельствуют о том, что присутствующие в предбиогенных условиях алюмосиликатные соединения могли выступать в роли активных катализаторов синтеза биологически важных соединений.

Задача 2. Ранее (см. аннотированный отчет «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» за 2009 г., Направление 7.2) было показано, что основными продуктами фотолиза водного раствора формальдегида являются CO , CO_2 , H_2 и углеводороды. Основной продукт в жидкой фазе имел в УФ-спектре полосу поглощения 245 нм, но его не удалось идентифицировать. **Методом полупрепаративной высокоэффективной жидкостной хроматографии это соединение было выделено. Оно обладало кислотными свойствами, было летучим и крайне неустойчивым в водном растворе. Исследование его спектральных характеристик позволило идентифицировать его как γ -лактон 4-гидроксибутен-2-вой кислоты (рис. 133).**

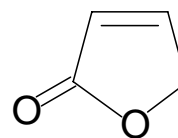


Рис. 133. Предположительная структура основного продукта фотоконденсации формальдегида в водном растворе.

Задача 3. Проведены работы по подготовке к экспериментальным исследованиям по проверке указанной гипотезы. Разработаны и освоены методики анализа аденозинмонофосфата, аминокислот, фосфата и формиата методами высокоэффективной жидкостной хроматографии, а бикарбоната – методом потенциометрии с применением ионселективных электродов. Получены калибровочные зависимости. Методики отработаны на модельных смесях субстратов и предполагаемых продуктов реакции. **Таким образом, в предложенной ранее схеме синтеза биологически значимых органических соединений из формальдегида и солей аммония были подробно исследованы стадии кислотного катализа и фотоиницированного синтеза сахаров из формальдегида в водном растворе (рис. 134, обе исследованные стадии выделены цветом), причем выделен основной интермедиат, которым является, по-видимому, γ -лактон 4-гидроксibuтен-2-вой кислоты.**

7.3. Проект «Математическое моделирование химической и гравитационной совместной самоорганизации в допланетных околозвездных дисках» (рук. к.ф.-м.н. В.Н. Снытников, ИК

СО РАН) посвящен разработке оригинальной гипотезы астрокатализа, согласно которой этап пребиотической химической эволюции протекал в аккреционном диске молодой звезды – будущего Солнца – и являлся важной частью процесса планетогенеза (см. аннотированный отчет «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» за 2009 г., Направление 7.2, а также итоговый отчет «Происхождение и эволюция биосферы. Важнейшие результаты 2004–2007 гг.», Направление 1, отчет к.ф.-м.н. В.Н. Снытникова). На данном этапе было проведено *in silico* моделирование динамики самогравитирующего газа в межзвездной среде в пренебрежении эффектами, связанными с магнитными полями и вязкостью, что описывается уравнениями Эйлера вместе с уравнением Пуассона для гравитационного потенциала. Для моделирования трехмерной динамики облака газа был использован оригинальный численный код. **Показано, что во вращающемся и сжимающемся газе существуют режимы формирования протозвезд вместе с околозвездными дисками (рис. 135, а, б). Масса центрального тела примерно в 10 раз превосходит массу диска, что хорошо соотносится с астрономическими**

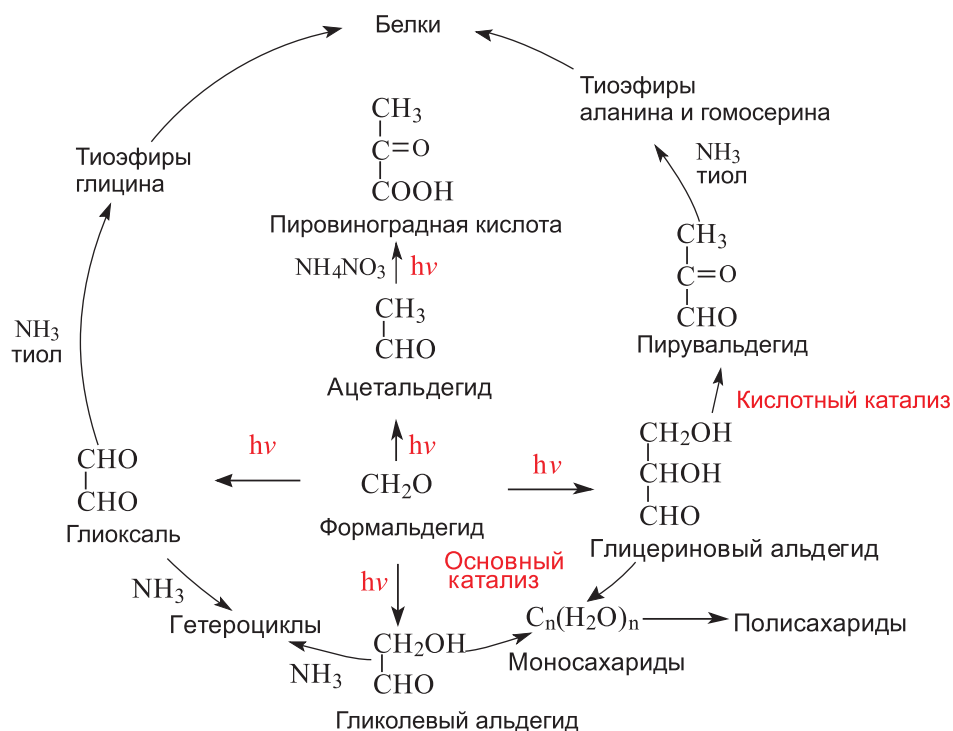


Рис. 134. Схема абиогенного синтеза биологически важных соединений из формальдегида. Цветом выделены исследованные реакции.

наблюдениями среднemasсивных околозвездных дисков на поздних стадиях их формирования. Момент импульса в зависимости от радиуса (в цилиндрической системе координат) сформированной структуры из протозвезды с околозвездным диском распределяется неравномерно. Внутренним областям, сосредоточившим в себе до 90 % массы облака, передается около 1 % начального момента импульса, и они сжимаются в протозвезду. Внешним областям передается до 98–99 % момента импульса, и они формируют плотный диск, вращающийся вокруг центрального тела. **Именно такое распределение наблюдается в Солнечной системе, где большая часть массы системы сосредоточена в Солнце, а подавляющая часть момента импульса – во внешних планетах.**

В ходе вычислительных экспериментов для двухфазной модели получены результаты исследования кинетики реакции Бутлерова (см. итоговый отчет «Происхождение и эволюция биосферы. Важнейшие результаты 2004–2007 гг.», Направление 1, отчет акад. В.Н. Пармона (ИК СО РАН)) и определения зоны химической эволюции в формирующемся газопылевом диске. В частности, проведены расчеты динамики двухфазной среды с первичными телами при размере расчетной области 800AU (астрономических единиц). Рис. 135 иллюстрирует появление плотного диска радиусом $\approx 40AU$. Газовый диск включает в себя около 10 % начальной массы газа. **Наличие твердой фазы, начальная доля которой 0,1 % от массы газа, приводит к стабилизации системы – диск не разрушается под воздействием гравитационно-конвективной неустойчивости в течение полутора**

оборотов. Основная масса газа в «бабочко-образной» структуре тянет за собой частицы, которые в результате разлетаются вдоль оси Oz. **Структура, которую образуют частицы твердой фазы, не противоречит структуре Солнечной системы.** На рис. 135 показано, что в сформированном диске из газа и первичных тел диапазон температур составляет от $-35^\circ C$ на периферии до $-130^\circ C$ в центре. Область плотного диска, температура в которой лежит в диапазоне жидкой воды, является возможной зоной химической эволюции и синтеза сложных органических молекул по реакции Бутлерова.

В 2010 г. были получены новые результаты по исследованию формирования газопылевых сгущений в околосолнечном протопланетном диске. Согласно гипотезе астрокатализа, эти сгущения представляют собой наиболее вероятные зоны синтеза первичных органических соединений. До настоящего момента механизм формирования сгущений с последующим образованием планетезималей является предметом интенсивных дискуссий. В массивных дисках в качестве механизма образования таких сгущений принято рассматривать гравитационную неустойчивость газовой фазы. Для среднemasсивных дисков (стадия, когда масса центрального тела на порядок превосходит массу диска) рассматривают механизмы формирования областей повышенной плотности среды, вызванные негравитационным взаимодействием газа и первичных тел. Основная проблема формирования сгущений даже в массивных дисках состоит в том, что при снижении температуры газа в диске за несколько оборотов происходит формирование спиральных структур, но не про-

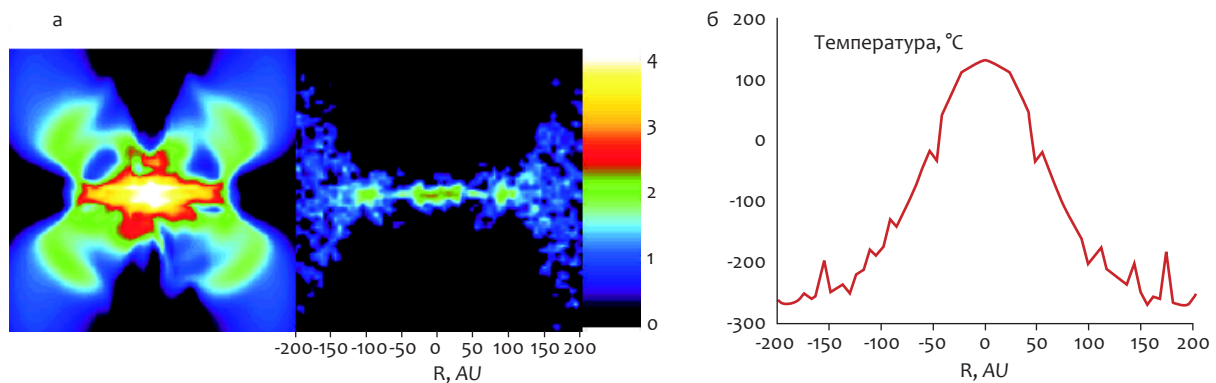


Рис. 135. Результаты компьютерного моделирования динамики самогравитирующего газа в межзвездной среде. а – распределение логарифма плотности газа $\lg \rho(x, 0, z)$ и частиц $\lg \rho_p(x, 0, z)$ при $t = 1280$ лет; б – температура газа $T(x, 0, 0)$ при $t = 1280$ лет.

исходит образования сгущений. В проведенных *in silico* экспериментах удалось установить, что в спиральных структурах не только повышается температура газа, но и существенно возрастает разброс твердых тел по скоростям, тем самым, оказывается невозможным развитие неустойчивости джинсовского типа.

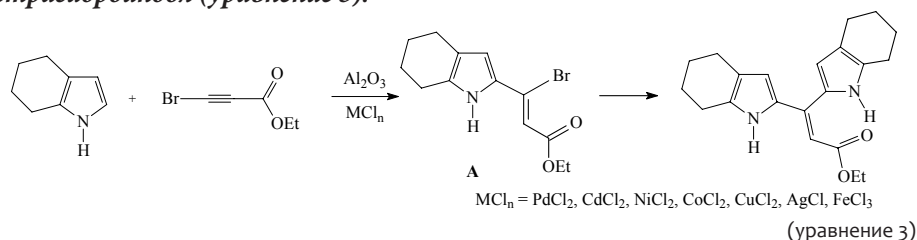
Считалось, что для перехода системы в состояние, когда возможно образование сгущений или фрагментация, требуется реализовать охлаждение газа за время порядка нескольких оборотов, в противном случае субдиск первичных тел может рассеяться в вертикальном направлении или потерять значительную часть своей массы из-за быстрого падения метровых тел на звезду. Мы установили, что существует такой диапазон параметров диска, в котором уменьшение его внутренней энергии за счет разброса скоростей первичных тел оказывается более эффективным, чем за счет уменьшения температуры газа. Данные современных наблюдений указывают на существование массивных протопланетных дисков (в частности, диск вокруг молодой звезды HL Tau) с массой около 0,25 массы звезды. Таким образом, в ходе вычислительных экспериментов было показано: 1) в изотермическом газе существуют режимы формирования протозвезд и протозвезд вместе с околозвездными дисками. Соотношения масс диска и протозвезды хорошо совпадают с наблюдательными данными; 2) в адиабатическом газе могут формироваться дискообразные структуры, которые оказываются более стабильными, чем газовые при учете твердой компоненты из первичных тел; 3) при моделировании динамики плотного газопылевого диска возникают области, температура в которых лежит в диапазоне $0 \div 100$ °С. Эти области являются возможной зоной химической эволюции и синтеза сложных органических молекул, в частности сахаров; 4) для массивного диска существует режим, в котором образование сгущений происходит за счет развития гравитационной неустойчивости в двухфазной системе; 5) для формирования сгущений и планетезималей необходимо не быстрое, как считалось ранее, а медленное охлаждение газового диска, сопровождающееся уменьшением разброса первичных тел по скоростям за счет их трения о газ. Более быстрое охлаждение газа

по сравнению с субдиском первичных тел может привести к формированию спиральных структур (которые будут инициированы газом), в результате которого на порядки возрастет дисперсия скоростей частиц твердой фазы, и формирование планетезималей окажется невозможным.

7.4. Целью проекта «Моделирование химической абиогенной эволюции аминокислот и нуклеиновых оснований, биологически важных гетероциклов (пирролов, индолов, имидазолов) на активных поверхностях углерода, глинозема, кремнезема и наиболее распространенных оксидов металлов» (рук. акад. Б.А. Трофимов, ИРИХ СО РАН) является изучение каталитических эффектов естественных катализаторов (глинозема, кремнезема, оксидов металлов и т. п.) на скорость, направление и селективность абиотических реакций образования простейших аминокислот, нуклеиновых оснований и других мономеров биологических молекул. На данном этапе в рамках проекта исследовались: 1) влияние примесей (допирование) типичных каталитически активных переходных металлов (железа, никеля, хрома, ванадия, палладия, платины и др.) на хемо-, регио- и стереоселективность процессов абиогенного синтеза, в качестве одного из которых выбраны реакции 4,5,6,7-тетрагидроиндолов с галогенацетиленами; 2) реакции 2-этинил-4,5,6,7-тетрагидроиндолов с простейшими аминокислотами (глицин, аланин, фенилаланин) на активных поверхностях углеродных композитов, глинозема, кремнезема и оксидов кальция, магния, бария и цинка; 3) трехкомпонентные реакции фенилцианацетилена с 1-замещенными имидазолами и простейшими перехватчиками цвиттер-ионных и карбеновых интермедиатов (ароматические альдегиды) на поверхностях глинозема, кремнезема и оксидов металлов; 4) направление и селективность реакции аденозина и α, β -ацетиленовых γ -гидроксинитрилов на активных поверхностях различных модификаций углерода, глинозема, кремнезема и карбонатов щелочных металлов (как без растворителя, так и в водной среде).

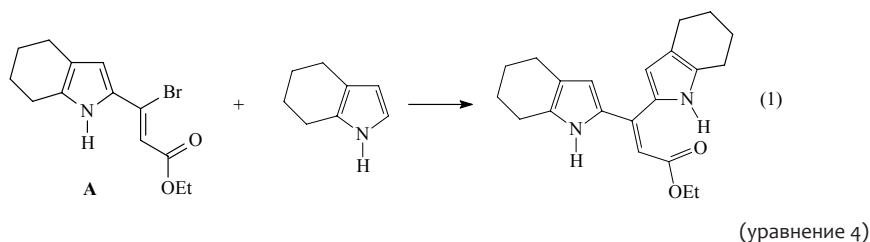
Задача 1. Твердые поверхности, содержащие Al_2O_3 , MgO, CaO, BaO, ZnO, являются обычными для земных минералов и их конгломератов и, видимо, являлись таковыми в прошлом. При систе-

матическом исследовании кросс-сочетания пирролов с галогенацетиленами на поверхности с оксидом алюминия проведен скрининг допантов – солей каталитически активных переходных металлов Pd, Ni, Cd, Fe, Cu, Co, Ag – для реализации реакции 4,5,6,7-тетрагидроиндола с этиловым эфиром бромацетиленкарбоновой кислоты. **Установлено, что в присутствии всех вышеперечисленных солей переходных металлов взаимодействие протекает селективно, приводя к 3,3-ди(4,5,6,7-тетрагидроиндол-2-ил)этену, тогда как основным продуктом этой реакции на оксиде алюминия без добавок является 2-бензоилэтинил-4,5,6,7-тетрагидроиндол (уравнение 3).**

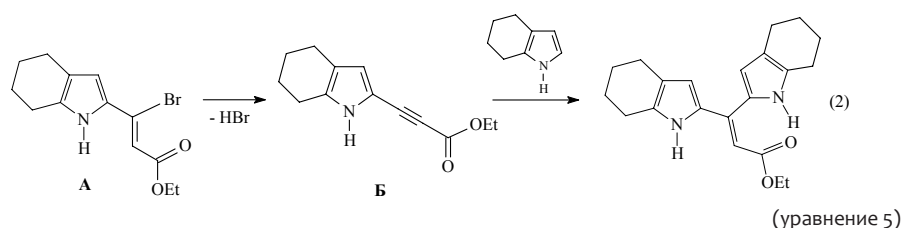


Образование этого продукта может осуществляться двумя путями.

Уравнение 4 – обмен атома брома в интермедиате реакции – 2-(1-бром-2-карбэтоксиэтинил)-4,5,6,7-тетрагидроиндоле (А) – на вторую молекулу 4,5,6,7-тетрагидроиндола.



Уравнение 5 – отщепление молекулы HBr от интермедиата А с последующим присоединением 4,5,6,7-тетрагидроиндола к ацетиленовому производному Б.

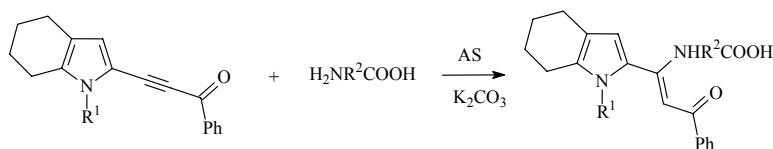


При использовании двукратного мольного избытка исходного индола 3,3-ди(4,5,6,7-тетрагидроиндол-2-ил)этен образуется с количественным выходом. **Таким образом, соли каталитически активных переходных металлов, используемые в качестве допантов к твердой поверхности оксида алюминия, способствуют образованию дитетрагидроиндолилэтенев – фундаментальных и универсальных блок-синтонов⁵⁶ в синтезе функциональных производных индольного ряда, в том числе альфа-изомеров известных метаболитов и**

⁵⁶ Синтон – структурная единица молекулы, используемая в возможных реакциях синтеза, структурный блок для химического синтеза.

передатчиков нервных импульсов и алкалоидов – возможных предшественников протобионтов.

Задача 2. Аминокислоты и производные ацетилена являются удобными моделями для изучения процессов, происходивших в условиях древней Земли на различных твердых поверхностях. В качестве последних использованы оксиды металлов (алюминия, кальция, цинка, магния и бария), а также карбонат калия. Эти поверхности выбраны как наиболее вероятные посредники и реакционные среды в процессах абиогенной самоорганизации и самоусложнения биологически важных молекулярных систем. **Установлено, что реакции (уравнение 6) 2-бензоилэтинил-4,5,6,7-тетрагидроиндолов с простейшими аминокислотами (глицин, аланин, фенилаланин и γ -аминомасляная кислота) на твердых поверхностях вышеуказанных оксидов в присутствии карбоната калия приводят к новым полусинтетическим аминокислотам (α -аналогам триптофана) с выходом 10–15 %.**

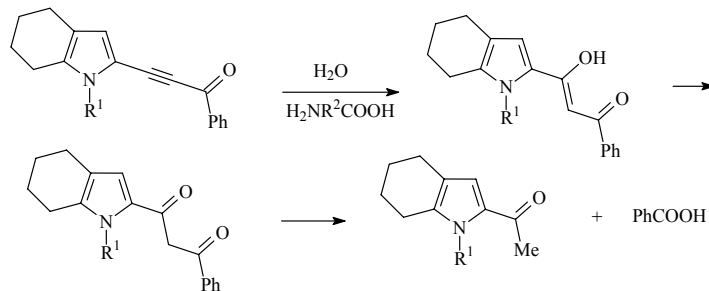


$R^1 = \text{Me, Bn}; R^2 = (\text{CH}_2), (\text{CH}_2)_2, (\text{CH}_2)_3, \text{CHCH}_2\text{Ph};$

AS (активная поверхность) = $\text{Al}_2\text{O}_3, \text{SiO}_2, \text{CdO}, \text{ZnO}, \text{BaO}, \text{CaO}$

(уравнение 6)

Невысокий выход целевых продуктов объясняется побочными процессами, протекающими в условиях реакции, в частности, катализируемым аминокислотами присоединением воды к тройной связи 2-бензоилэтинилтетрагидроиндолов с образованием соответствующих 2-ацетил-4,5,6,7-тетрагидроиндолов и бензойной кислоты (уравнение 7).



$R^1 = \text{H}; R^2 = (\text{CH}_2), (\text{CH}_2)_2, (\text{CH}_2)_3, \text{CHCH}_2\text{Ph}$

(уравнение 7)

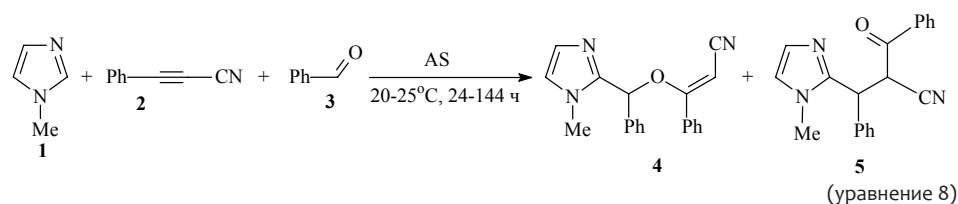
В случае реакции незамещенного по атому азота ($R^1 = \text{H}$) 2-бензоилэтинил-4,5,6,7-тетрагидроиндола с аминокислотами на твердых поверхностях оксидов это направление реакции становится единственным. В присутствии NaOH в водно-спиртовой среде указанные выше аминокислоты присоединяются к тройной связи 2-бензоилэтинил-4,5,6,7-тетрагидроиндолов хемо-, регио- и стереоспецифично, образуя аддукты *E*-конфигурации с высоким выходом.

Таким образом, на примере реакций простейших аминокислот с 2-этинилтетрагидроиндолами экспериментально подтверждено предположение о существенной роли поверхностей оксидов и солей металлов в формировании сложных органических молекул, родственных природным соединениям.

Задача 3. На поверхностях глинозема, кремнезема и оксидов металлов (CdO, ZnO, BaO, CaO) осуществлены трехкомпонентные реакции производных циан-ацетилена (в частности фенилцианацетилена) с 1-замещенными имидазолами и ароматическими альдегидами, приводящие к образованию нового семейства C(2)-функционализированных имидазолов – аналогов нуклеиновых оснований. Сравнение активности поверхностей изучалось на примере 1-метилимидазола **1** с фенилцианацетиленом **2** и бензальдегидом **3**.

Эксперименты показали, что на твердых поверхностях CaO и BaO реакция (уравнение 8) селективно приводит к (имидазолил-2)пропанонитрилу **5** с выходом 68 и 9 % (опыты 4 и 6 соответственно). В случае оксидов Al₂O₃, SiO₂, CdO и ZnO образуется смесь Z-(имидазолил-2)пропенонитрила **4** и (имидазолил-2)пропанонитрила **5**, причем на поверхностях Al₂O₃ и SiO₂ соотношение **4** : **5** составляет ~1 : 2 (опыты 1, 3); на поверхностях CdO и ZnO становится ~1 : 10 соответственно (опыты 2, 5). Установлено, что Z-(имидазолил-2)пропенонитрил **4** является промежуточным аддуктом, из которого далее формируется (имидазолил-2)пропанонитрил **5**.

Изученный ряд оксидов металлов по убыванию активности по отношению к данной реакции можно представить следующим образом: CaO > ZnO > Al₂O₃ > CdO > BaO > SiO₂.

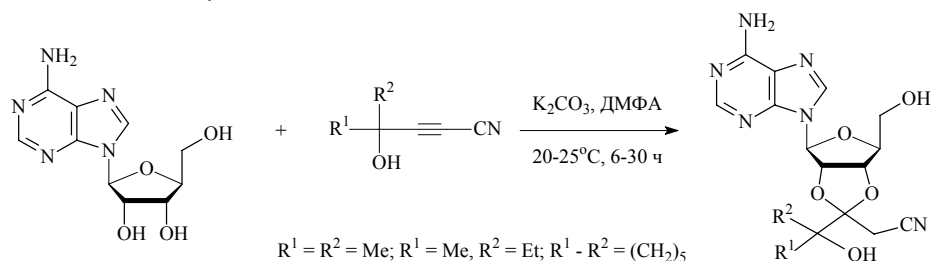


Опыт	Активная поверхность	Время, ч	Продукт	Выход, %
1	Al ₂ O ₃	24	4	11
			5	24
2	CdO	24	4	1
			5	10
3	SiO ₂	144	4	2
			5	4
4	CaO	24	4	0
			5	68
5	ZnO	48	4	5
			5	52
6	BaO	24	4	0
			5	9

Таким образом, твердые поверхности оксидов металлов проявляют ярко-выраженную способность стимулировать сложные многоступенчатые хемо-, регио- и стереоселективные реакции имидазолов с производными циан-ацетилена и альдегидами, которые могли идти в ходе добиологического синтеза.

Задача 4. Аденозин – один из пяти нуклеозидов (наряду с гуанозином, цитидином, тимидином, уридином), участвующих в построении ДНК и РНК. Он содержит семь нуклеофильных функций (три атома азота аденинового цикла, аминогруппа и три гидроксила рибозы), способных взаимодействовать с ацетиленами, при этом наиболее вероятной является атака тройной связи атома азота как наиболее основными и нуклеофильными центрами. **Показано**

(уравнение 9), что аденозин реагирует с α,β -ацетиленовыми γ -гидроксинитрилами (ближайшими производными цианацетилена) региоселективно в присутствии карбоната калия (комнатная температура, 6–30 ч, ДМФА) только двумя vicинальными гидроксильными группами остатка рибозы по тандемной схеме с построением дополнительного функционализированного диоксоланового цикла.



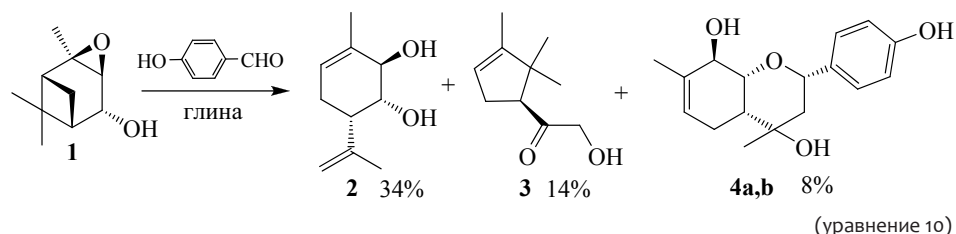
(уравнение 9)

Важной структурной особенностью образующихся новых производных аденозина является то, что в них сохраняется гидроксиметиленовая группировка, обычно участвующая в формировании нуклеотидов включая АТФ – универсальное хранилище легкодоступной энергии всех живых организмов. **Таким образом, в результате изучения реакции аденозина с α,β -ацетиленовыми γ -гидроксинитрилами (ближайшими производными цианацетилена) получены принципиально новые фундаментальные данные о биомиметических путях синтеза модифицированных нуклеозидов с участием производных цианацетилена на поверхностях солей металлов.**

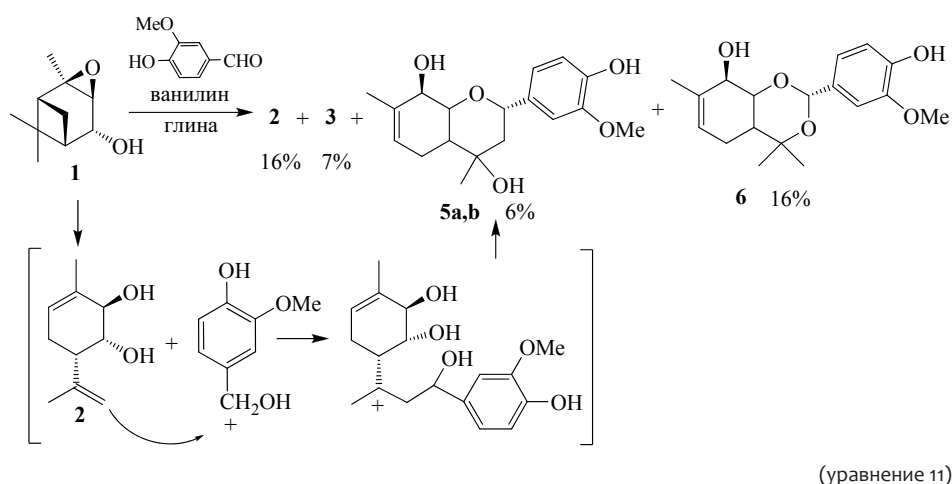
Таким образом, было показано, что активные поверхности глинозема, кремнезема и наиболее распространенных оксидов металлов, в том числе и допированные каталитически-активными переходными металлами, оказывают влияние на скорость, направление и селективность реакций простейших аминокислот, нуклеозидов, а также пирролов, индолов и имидазолов с ацетиленом, цианацетиленом и их производными. **Полученные результаты подтверждают правомерность концепции существенной роли поверхностей оксидов и солей металлов в химической абиогенной эволюции аминокислот, нуклеозидов и биологически важных гетероциклов.**

7.5. Задача проекта «Сохранение хиральности и асимметрическая индукция в абиогенном каталитическом синтезе органических молекул как важный этап возникновения жизни на земле» (рук. д.х.н. Н.Ф. Салахутдинов, НИОХ СО РАН) – изучение возможности наведения или сохранения оптической активности в реакциях природных соединений с использованием катализаторов, моделирующих каталитические системы, которые могли участвовать в зарождении жизни. В ходе решения этой задачи ранее (см. аннотированный отчет «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» за 2009 г., Направление 7.5) было начато систематическое исследование реакций лабильных полифункциональных хиральных соединений монотерпеноидного ряда эпоксида (-)-*цис*-вербенола. На данном этапе были изучены межмолекулярные реакции (-)-*цис*-вербенола (в уравнениях обозначен цифрой **1**) и диола (в уравнениях – **2**) с природными ароматическими альдегидами, имеющими кислород-

содержащие заместители (анисовый альдегид, ванилин и т. д.), в присутствии монтмориллонитовой глины. При взаимодействии эпоксида (-)-вербенола **1** с 4-гидроксибензальдегидом на монтмориллонитовой глине основным направлением превращений является образование продуктов изомеризации **2** и **3**, в качестве межмолекулярных продуктов получены соединения **4a,b** (**4a/4b** 8:1) с хроменовым остовом (уравнение 10).

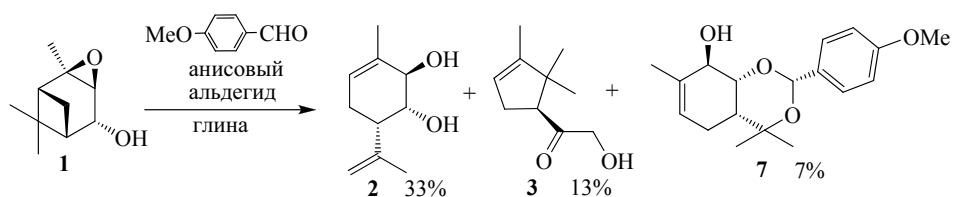


Введение в молекулу 4-гидроксибензальдегида метокси-группы при переходе к ванилину привело к образованию, помимо соединений **5a,b** с хроменовым остовом, нового типа продуктов – соединения **6** с 1,3-бензодиоксиновым остовом (уравнение 11).

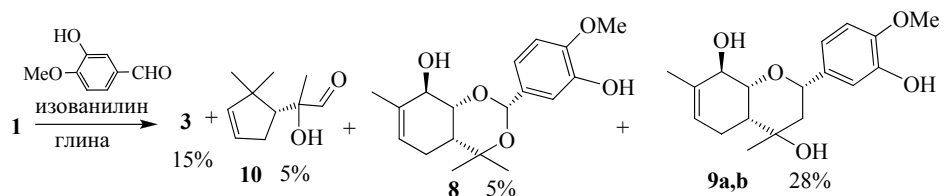


При рассмотрении возможного механизма образования соединений **5a,b** видно, что в качестве промежуточной нейтральной частицы в этой реакции может выступать диол **2**, а протонированный альдегид выступает в качестве электрофила. Действительно, при выдерживании диола **2** в присутствии ванилина на глине наблюдается образование смеси диастереоизомеров **5a,b** с общим выходом на прореагировавший диол **2** 50 % (**5a/5b** 3 : 1), конверсия соединения **2** составила 50 %. Необходимо отметить, что использование диола **2** вместо эпоксида вербенола для получения соединений **5a,b** упрощает выделение продуктов и позволяет получать их с большими выходами.

Взаимодействие эпоксида (-)-*цис*-вербенола **1** с анисовым альдегидом (4-метоксибензальдегидом) в присутствии природной монтмориллонитовой глины асканит-бентонит приводит к образованию в качестве основных соединений продуктов изомеризации **2** и **3** (уравнение 12), кроме того, был выделен продукт межмолекулярного взаимодействия **7**.



При взаимодействии эпоксида (-)-*цис*-вербенола **1** с изомером ванилина – изованилином (3-метокси-4-гидроксибензальдегидом) в качестве основных были получены продукты межмолекулярного взаимодействия эпоксида и альдегида – соединения **8** и **9a,b** (**9a/9b** 1 : 1). В ходе реакции (уравнение 13) образуются также гидроксикетон **3** и α-гидроксиальдегид **10**, ранее полученный при изучении изомеризации эпоксида (-)-*цис*-вербенола **1** на глине. Отметим, что при взаимодействии эпоксида вербенола с изованилином в реакционной смеси отсутствовал транс-диол **2**.

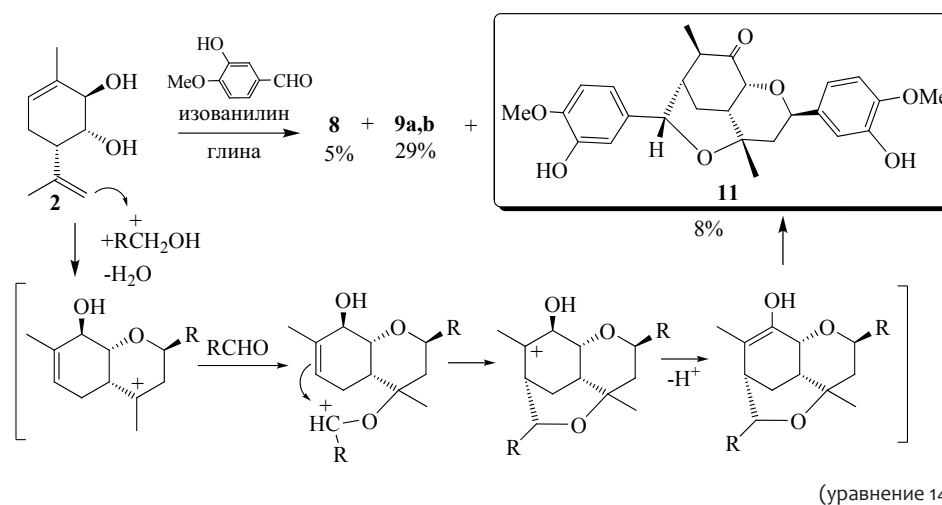


Таким образом, даже незначительные изменения в строении альдегидов могут приводить к существенному изменению типа и соотношения образующихся продуктов.

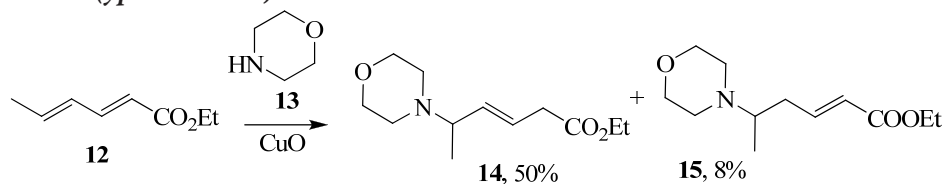
При выдерживании диола **2** на глине в присутствии изованилина появляется новый путь реакции (уравнение 14). Помимо продуктов **8** и **9a,b** (**9a/9b** 5 : 1) неожиданно было получено трициклическое соединение **11**, являющееся продуктом присоединения двух молекул альдегида к диолу **2**.

Многостадийный предположительный механизм его образования изображен на схеме ниже. **В процессе реакции происходит образование пяти (!) новых асимметрических центров, все они образуются высоко стереоселективно.** Стереоселективное образование столь сложного соединения из весьма простых исходных веществ природного происхождения подтверждает наше предположение о возможной роли природной глины в качестве высокоэффективного абиогенного катализатора реакций органических веществ.

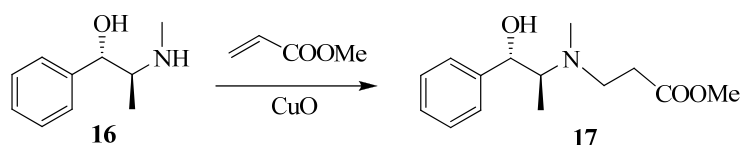
Необходимо отметить, что в литературе не обнаружены соединения с остовом, аналогичным остову соединения **11**.



Органические соединения, содержащие атомы азота, играют ключевую роль в живых системах. Нами ранее был проведен широкий поиск возможных катализаторов, которые могли бы встречаться в природных условиях, для осуществления присоединения аминов по двойным углерод-углеродным связям. Мы обнаружили (см. аннотированный отчет «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» за 2009 г., Направление 7.5), что высокой каталитической активностью обладает оксид меди (II), встречающийся в природе в виде минерала тенорита (мелаконита). Одним из интересных субстратов для осуществления присоединения аминов по двойным углерод-углеродным связям являются эфиры сорбиновой кислоты, впервые выделенной А.В. Ван Нoffsман в 1859 г. из сока рябины (*Sorbus aucuparia*) и являющейся природным консервантом. **Обнаружено, что взаимодействие этилового эфира сорбиновой кислоты 12 и морфолина 13 в присутствии оксида меди (II) без растворителя гладко ведет к образованию целевых продуктов присоединения – соединений 14 и 15 (уравнение 15).**



Взаимодействие оптически активного природного амина псевдоэфедрина 16 с метилакрилатом в присутствии оксида меди (II) привело к образованию продукта присоединения 17 (уравнение 16), **что подтверждает возможность образования новых хиральных азотсодержащих соединений на катализаторе природного происхождения.**



Таким образом, было показано: *а) при проведении межмолекулярных реакций оптически активных монотерпеноидов пинанового и параментанового рядов с природными ароматическими альдегидами, имеющими кислородсодержащие заместители (анисовый альдегид, ванилин, и т. д.), в присутствии монтмориллонитовых глин – абиотических аналогов ферментов – строение альдегида оказывает значительное влияние и на строение, и на выход продуктов межмолекулярного взаимодействия, а также на распределение продуктов изомеризации; б) в присутствии глины могут протекать многокомпонентные реакции, ведущие к образованию из простых исходных веществ сложных полигетероциклических соединений, сопровождающиеся высокостереоселективным образованием пяти новых асимметрических центров; в) высокой каталитической активностью в синтезе сложных азотсодержащих соединений обладает окись меди (II), встречающаяся в природе в виде минерала тенорита.*

7.6. Зарождение, развитие и существование биосферы на ранней Земле (равно как и сейчас) всецело зависят от характеристик Солнца, без учета изменения которых на протяжении геологического времени реконструкции эволюции биосферы будут неполными. Группой д.ф.-м.н. В.Д. Кузнецова (ИЗМИРАН) в проекте «Козволюция Солнца и Земли» проведены оценка светимости Солнца на различных участках главной последовательности и оценка влияния на атмосферу УФ излучения Солнца на различных стадиях его эволюции.

Уровень активности звезды определяется скоростью ее осевого вращения. Поэтому основным фактором эволюции активности является потеря углового момента количества вращательного движения. Для звезд солнечной массы этот процесс замедления вращения происходит быстро, за время порядка 1 млн лет. *Соответственно, активность звезды на протяжении первого миллиона лет жизни меняется достаточно быстро, а затем она выходит на квазистационарный уровень, характеризующийся циклическими изменениями.*

Первые выводы, использующие представления о гирохронологии звезд, позволили провести оценки электромагнитного и корпускулярного

излучения молодого Солнца на разных этапах его эволюции. Однако, поскольку характер активности молодого Солнца, в частности, предварительные оценки вспышечной активности и потоков высокоэнергичных частиц, приходящих после вспышек к Земле, оказались достаточно неопределенными, потребовалось рассмотреть Солнце как одну из звезд с хорошо выраженными циклами. *При использовании данных долговременного (50 лет) мониторинга хромосферного излучения более 100 звезд было выяснено, что медленно вращающиеся звезды спектрального класса К обладают хорошо выраженной циклической активностью. Вращающиеся быстрее G и F звезды характеризуются более высокой, но менее регулярной активностью.*

Солнце является типичным представителем группы G–K звезд с периодами осевого вращения от 25 до 50 суток. У этих звезд активность проявляется на всех уровнях: от фотосферы до короны. Пятна занимают малую долю поверхности, и изменения их площади носят циклический характер. *Циклы на этих звездах выявляются не только в фотосфере (по количеству пятен и т. п.), но и в хромосфере и короне (рис. 136, 137).*

Большое внимание уделено также наблюдениям поверхностных неоднородностей быстро вращающихся звезд – поздних одиночных звезд с периодами вращения менее 2 дней, а также некоторых карликов в составе двойных систем типов BY Dra и RS CVn. *Характер поверхностной активности этих звезд значительно отличается от солнечной: пятна занимают в сотни раз большие площади, уровень корональной активности может достигать насыщения (светимость в мягком рентгеновском диапазоне приближается к 10^{-3} болометрической).* Кроме того, концентрация центров активности к определенным долготам у этих объектов выражена гораздо сильнее, чем у звезд с активностью солнечного типа.

Достаточно хорошо исследованы поздние звезды с периодами осевого вращения менее двух суток и более 25 дней. Эти группы различаются по уровню и характеру активности. Однако до сих пор неясно, с чем связан переход от одного типа активности к другому. Для понимания физики происходящих процессов важно понять, какие причины определяют преобладание на данной звезде того или иного типа активности. Это

Рис. 136. Долговременные изменения уровня хромосферной активности – индекса S , пропорционального эквивалентной ширине эмиссионных линий в линиях К и H Ca II (ионизованного кальция). По оси Ox – годы наблюдений, по оси Oy – значения индекса S . а – звезда HD 160346: показатель цвета $B - V$ (соответствующий спектральному классу К) – 0,96, длительность цикла в годах – 7,0, качество определения периода вращения (ложная сигнальная вероятность FAP) – отличное (excl); б – звезда HD 4628: показатель цвета $B - V$ (соответствующий спектральному классу К) – 0,88, длительность цикла в годах – 8,4, качество определения периода вращения (ложная сигнальная вероятность FAP) – отличное (excl); в – звезда HD 16160: показатель цвета $B - V$ (соответствующий спектральному классу К) – 0,98, длительность цикла в годах – 13,2, качество определения периода вращения (ложная сигнальная вероятность FAP) – отличное (excl). Кружками обведено среднее значение индекса S за 30 суток наблюдения.

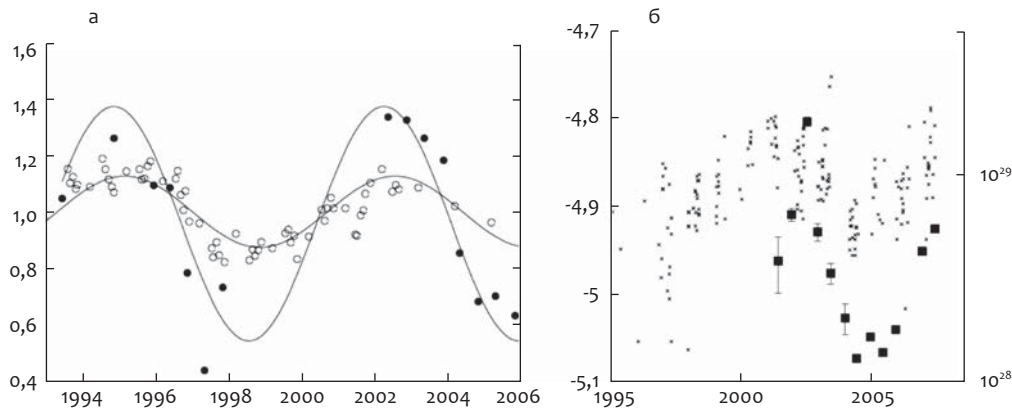
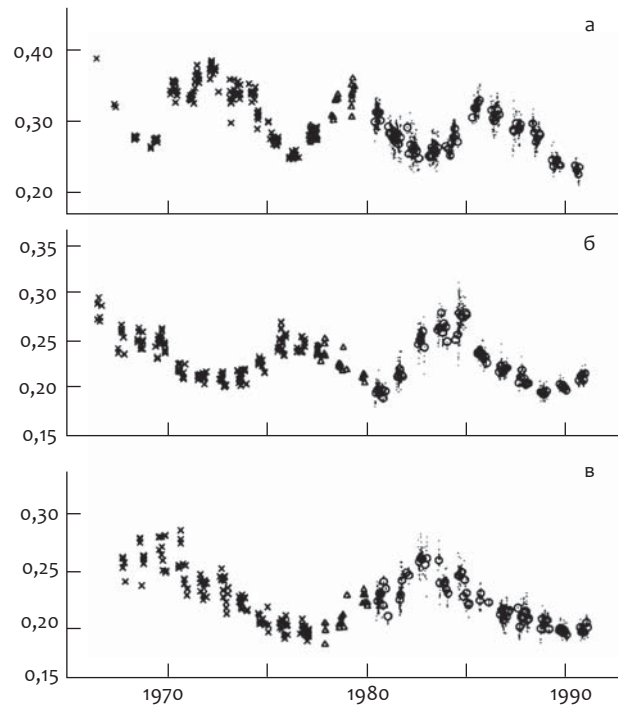


Рис. 137. Циклические изменения в хромосфере и короне двух звезд (по: I. Pagano, 2009, IAU Symp. 264). а – звезда 61 Суг А: спектральный класс K5 V, период осевого вращения – 35 дней, длительность цикла – 7,3 года. По оси Ox – годы наблюдений, по оси Oy – значения хромосферной активности (светлые кружки) и коронарной активности (темные кружки) в приведенных единицах, отражающих изменения как линий К и H Ca II, так и светимости в рентгеновском диапазоне; б – звезда HD 81809: спектральный класс G2 V, период осевого вращения – 41 день, длительность цикла – 8,2 года. По оси Ox – годы наблюдений. По левой оси Oy – значения хромосферной активности (точки) согласно $\log(R_{HK}) - \log$ среднего уровня эмиссии в CaII за 25 лет. По левой оси Oy – значения светимости в рентгеновском диапазоне (темные квадраты) в эрг/с.

требует детального изучения звезд с периодами осевого вращения от 2 до 20 суток. Мы обратились к исследованиям звезды OU Gem, состоящей из двух карликов K2 и K5, которые вращаются почти синхронно с орбитальным периодом 6,99 суток. Иначе говоря, каждые 7 дней наблюдаются одни и те же долготы на поверхностях звезд.

Мониторинг непрерывного оптического излучения этой системы проводится достаточно длительное время. Амплитуда вращательной модуляции невелика: не превышает 0,05–0,07 звездной величины в полосе V. Для K звезд это соответствует максимальной относительной площади, занимаемой пятнами, S_{max} , около 10 %. *Это указывает*

на то, что активность компонентов системы существенно выше не только солнечной, где $S_{\text{max}} = 0,3\%$, но и более молодых звезд, охваченных долговременным мониторингом. Среди сильно запятанных звезд относительная площадь пятен на OU Gem близка к минимальной. Спектральные наблюдения OU Gem немногочисленны и относятся к линии H-альфа и некоторым другим линиям Бальмеровской серии. Мы начали анализ наблюдений хромосферного излучения этой звезды в резонансных линиях ионизованного кальция, проводящихся на обсерватории Haute Provence (Франция) вплоть до настоящего времени. В новых спектрах зарегистрированы изменения профилей линий поглощения, свидетельствующие о значительных изменениях структуры хромосферы обоих компонентов. Эмиссия в центре линий поглощения отчетливо наблюдается в линиях ионизованного кальция как в оптической, так и в ближней инфракрасной области. Наблюдения линий водорода и ионизованного кальция показывают, что активность хромосфер обоих компонентов достаточно велика, хотя количественно ее трудно сравнить с другими звездами, поскольку индекс R'_{HK} для OU Gem не определен. Наблюдения OU Gem были продолжены Мишениной и др. (2009) на обсерватории Haute Provence на описанной выше аппаратуре.

Сделанный в итоге вывод о высокой хромосферной активности OU Gem согласуется со значительным рентгеновским излучением. Уровень корональной активности на три порядка превышает солнечный в эпоху максимума, что свидетельствует о достаточно мощных коронах компонент OU Gem. Эквивалентные ширины линий H и K, W оказались достаточно большими, что подтверждает прежние выводы о высокой хромосферной активности каждой из звезд, причем более горячая звезда K2 обладает более высокой активностью, чем звезда K5. Примеры спектров в линиях H и K Ca II приведены на рис. 138 для различного взаимного расположения звезд на орбите. **По рядам наблюдательных данных для каждой звезды и каждой линии удается выявить, что для всех четырех наборов данных характерна зависимость от фазы (рис. 139, а): сначала эквивалентная ширина быстро возрастает, а затем падает.** Изменения W составляют 20–30%. Отметим значительный разброс точек при больших фазах (рис. 139, б) для обеих звезд.

Обнаруженные изменения эквивалентных ширинок линий ионизованного кальция оказались существенно выше ожидаемых из оценок, основанных на вращательной модуляции непрерывного оптического излучения. **Это означает, что активная долгота хорошо выражена в хромосферном излучении и практически не проявляется на фотосферном уровне. Последнее свидетельствует о более или менее равномерном распределении пятен по поверхности звезд.**

В заключение заметим, что уровень хромосферной активности OU Gem согласуется с мягким рентгеновским излучением. Отношение рентгеновской светимости к болометрической составляет $L_X / L_{\text{bol}} = (1,5-3) \cdot 10^{-4}$. По уровню активности в хромосфере и короне и наблюдениям линии лития возраст звезды оценивается в 1–2 млрд лет.

Таким образом, на примере рассматриваемой звезды OU Gem, вращающейся с периодом около 7 дней, продемонстрировано, что вместо солнечного типа активности, когда активная долгота чаще всего проявляется одновременно на всех уровнях атмосферы (в фотосфере, хромосфере и короне), обнаружен другой тип активности, характерный для более молодых звезд. Физически это означает, что меняется соотношение вклада локальных и крупномасштабных магнитных полей в формирование активности. Это дает основание полагать, что соответствующие изменения характера активности обусловлены различиями в толщине конвективной зоны у G и K звезд. Развивая эти представления, можно естественно приблизиться к точке зрения о том, что генерация и усиление магнитных полей в поздних звездах происходят на двух уровнях – под фотосферой и вблизи нижней границы конвективной зоны.

Итак, обнаруживаются два пути эволюции активности солнечного типа на временном интервале, сопоставимом с миллиардом лет. Первый путь характерен для тех K звезд, у которых в настоящую эпоху цикличность носит регулярный характер. На некоторой фазе развития активности доминирование крупномасштабного поля нарушается возрастающим влиянием локальных полей, и процесс переходит на жесткий колебательный режим обмена энергией между полями этих масштабов. При этом формируется цикл, период которого неизменен на большом временном интервале. На возможность реализации другого

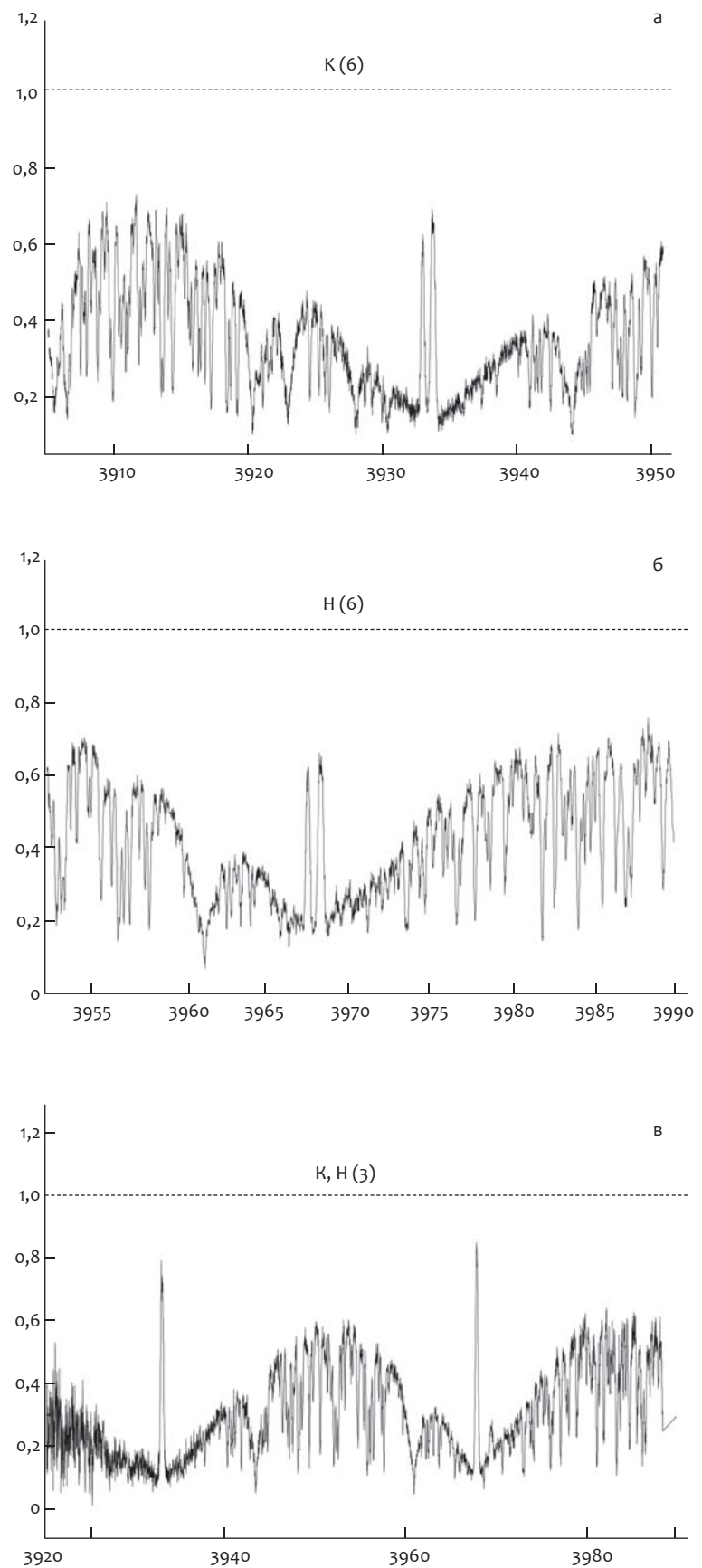


Рис. 138. Спектры двойной звезды OU Gem в линиях K и H Ca II. По оси Ox – длина волны (λ), по оси Oy – уровень излучения. Пунктиром отмечен уровень непрерывного излучения обеих компонент двойной звезды – карликов K2 и K5. Два верхних спектра (а, б) соответствуют фазе, близкой к 0,7. Нижний спектр (в) с обеими линиями получен в момент 3 – фаза 0, когда оба карлика находятся на луче зрения и, соответственно, доплеровское смещение линий отсутствует.

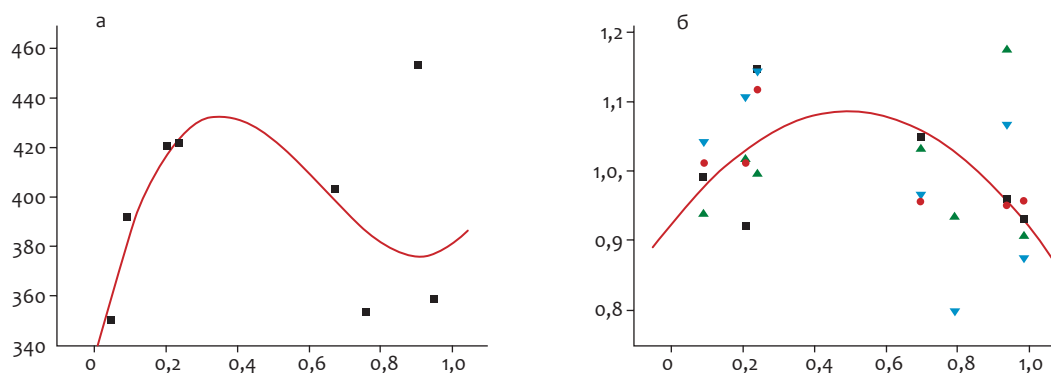


Рис. 139. Изменения эквивалентных ширин линий ионизованного кальция в коронах компонент двойной звезды OU Gem – карликов K2 и K5.
 а – изменения эквивалентной ширины W (в миллиангстремах – ось Oy) линии H Ca II карлика K2 в зависимости от фазы (ось Ox) орбитального периода; б – то же, но для обоих карликов и в относительных единицах.

пути указывает открытое нами расхождение особенностей дифференциального вращения Солнца и других звезд с хорошо выраженными циклами. Свойства дифференциального вращения Солнца оказались более близкими к свойствам звезд с менее регулярной активностью (типичной для более молодых звезд), чем к свойствам звезд с установившимися циклами. При этом уже вначале при достаточно высоком уровне активности сразу проявляется влияние и локальных, и крупномасштабных магнитных полей. На этом этапе основной угловой момент количества вращательного движения уже потерян, и такой характер активности сохраняется, лишь постепенно затухая, в течение нескольких млрд лет. Связь между локальными и крупномасштабными магнитными полями также существует, но носит не вполне регулярный характер. *Это проявляется в одновременном существовании изменений с характерными временами порядка 10 лет (так называемый одиннадцатилетний цикл), около 100 лет, а также 1–2 года. Сложность картины долговременных изменений подтверждается наличием громадных минимумов (типа Маундеровского) и максимумов активности (конца 1950-х гг.).*

Из вышесказанного для реконструкций условий существования пребиосферы (существовавшей на стадии химической эволюции на Земле или в аккреционном диске) или ранней биосферы важно отметить следующее: во-первых, изменение полного потока излучения Солнца оценивается так же, как и прежде (см. анноти-

рованный отчет «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» за 2009 г., Направление 7.6). *Однако велика вероятность того, что молодое Солнце (возраст около 1 млрд лет) в спокойном состоянии в области вакуумного ультрафиолета (короче 304 Å) излучало примерно на порядок больше, чем современное Солнце в максимум активности.* Во-вторых, из полученного вывода о возможном влиянии на активность молодого Солнца локальных магнитных полей следует, что нестационарные процессы на молодом Солнце могли быть гораздо более интенсивными. Это относится как к количеству субвспышек и, соответственно, к усилению потока мягкого рентгеновского излучения (что согласуется с оценками мощности короны молодого Солнца, приведенными в отчете 2009 г.), так и к большим нестационарным событиям. Полная энергия таких событий на красных карликовых звездах, где локальные магнитные поля доминируют, на несколько порядков превышает энергию самых больших вспышек на Солнце в нашу эпоху. Кроме того, эти импульсные явления сопровождаются ускорением частиц вплоть до релятивистских энергий. *И если сейчас при громадных вспышках на Солнце количество протонов с энергиями в несколько ГэВ невелико, то 3,5 млрд лет назад потоки ионизирующего излучения и частиц время от времени могли быть достаточно высоки, чтобы оказывать заметное влияние на геологическую и биологическую историю Земли.*

Список авторов

Аветисов В.А.
Агаджанян А.К.
Адрианов А.В.
Алексеев А.О.
Алифанов В.М.
Антошкина А.И.
Асхабов А.М.
Афанасьева Г.А.
Афанасьева М.С.
Афонников Д.А.
Бабенко А.Б.
Барсков И.С.
Безносова Т.М.
Блинов А.Г.
Блохина Н.И.
Бойко М.С.
Бонч-Осмоловская Е.А.
Бородин П.М.
Броушкин А.В.
Буданцев Л.Ю.
Вислобокова И.А.
Вишневской В.С.
Власов В.В.
Гамалей Ю.В.
Герасименко Л.М.
Гиличинский Д.А.
Голубцов А.С.
Гончаров А.А.
Гончарова И.А.
Горденко Н.В.
Горленко В.М.
Горюнов Д.Н.
Гражданкин Д.В.
Гунбин К.В.
Демкин В.А.
Добрецов Н.Л.
Дорошков А.В.
Жилина Т.Н.
Журавлев Ю.Н.
Заварзин Г.А.
Заварзина А.Г.
Заварзина Д.Г.
Зайцев В.Ф.
Зайцева Л.В.
Заноха Л.Л.
Захаров А.А.
Захаров Р.А.
Захаров-Гезехус И.А.
Зверева Л.В.
Иванов М.В.
Ивахненко М.Ф.
Ивин В.В.
Инге-Вечтомов С.Г.
Каныгин А.В.
Каширцев В.А.
Кевбрин В.В.
Кикнадзе И.И.
Климов В.В.
Коваленко А.Е.
Кожевников В.Н.
Колчанов Н.А.
Коновалова В.А.
Конторович А.Э.
Короткий А.М.
Кузнецов В.Д.
Курочкин Е.Н.
Лаврененко О.В.
Лавриненко И.А.
Лавров А.В.
Лашин С.А.
Леонова Т.Б.
Лопатин А.В.
Макарова О.Л.
Маслов А.В.
Матвеева Н.В.
Матушкин Ю.Г.
Машенко Е.Н.
Миронова В.В.
Митта В.В.
Морозов Н.С.
Наймарк Е.Б.
Никитенко Б.Л.
Николаева С.В.
Омельянчук Н.А.
Пармон В.Н.
Пархаев П.Ю.
Питеркина Т.В.
Полиотов Д.В.
Пономаренко А.Г.
Пономаренко М.П.
Попов С.В.
Постников А.А.
Раутиан Г.С.
Рожнов С.В.
Розанов А.Ю.
Росина В.В.
Ростовцева Ю.В.
Савинецкий А.Б.
Салахутдинов Н.Ф.
Самылина О.С.
Сенников А.Г.
Сенников Н.В.
Смирнов Н.Г.
Снытников В.Н.
Соловьев А.Н.
Спирин А.С.
Суслов В.В.
Сычевская Е.К.
Титов И.И.
Трофимов Б.А.
Турнаев И.И.
Ушатиная Г.Т.
Фелицын С.М.
Фрисман Е.Я.
Хрулева О.А.
Цыганко В.С.
Чернов Ю.И.
Чистякова Л.В.
Чистякова Н.И.
Шапкин А.А.
Шестаков С.В.
Юшкин Н.П.

Содержание

Введение	3
Направление 1. Филогенез. Экосистемно-биоценотическая организация и влияние климата на ее эволюцию	5
Направление 2. Гео-биологическая эволюция	33
Направление 3. Палеобиология докембрия	99
Направление 4. Микробная биосфера	111
Направление 5. Генетические факторы эволюции	141
Направление 6. Минералогия и жизнь	161
Направление 7. Абиогенный катализ реакций органических веществ	170

Научное издание

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ БИОСФЕРЫ
И ЭВОЛЮЦИЯ ГЕО-БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ
ВАЖНЕЙШИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ 2010 г.**

Научные редакторы: *В. В. Сулов, Л. М. Мельникова*

Редакторы: *А. А. Ончукова, И. Ю. Ануфриева*

Дизайн и компьютерная верстка: *А. В. Харкевич, Н. С. Глазкова*

Компьютерная графика: *А. В. Харкевич, Т. Б. Коняхина*

Подписано в печать 6.12.2011 г.

Формат 60×84 1/8. Усл.-печ. л. 22,4. Уч.-изд. л. 19,7

Тираж 45. Заказ № 423.

Отпечатано в типографии ФГУП «Издательство СО РАН»
630090, Новосибирск, Морской проспект, 2