

ГЕО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

*Ранняя колонизация
суши*



Гео-биологические системы в прошлом

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

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

РАННЯЯ КОЛОНИЗАЦИЯ СУШИ

Москва
ПИН РАН
2012

ISBN 978-5-903825-21-9

Ранняя колонизация суши. Отв. ред. С.В. Рожнов.
Серия «Гео-биологические процессы в прошлом».
Москва, ПИН РАН, 2012. 194 с. (50 ил.).
http://www.paleo.ru/institute/files/early_colonization.pdf
ISBN 978-5-903825-21-9

Редакционный совет серии:

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

Ответственный редактор С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-21-9

© Коллектив авторов
© ПИН РАН, 2012
© А.А. Ермаков (обложка)

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Г.А. Заварзин.</i> Омброфилы как первичные обитатели суши	4
<i>С.В. Рожнов.</i> Земля в позднем протерозое и раннем палеозое: <i>background</i> ранней колонизации суши	29
<i>М.М. Астафьева, А.Ю. Розанов.</i> Древние коры выветривания как среда обитания наземной биоты	57
<i>Д.Г. Заварзина, Т.Н. Жилина.</i> Анаэробные сообщества содовых озер как аналоги палеоконтинентальной микробиоты докембрия	69
<i>А.Г. Пономаренко.</i> Ранние этапы эволюции экосистем континентальных водоемов	92
<i>Ю.Т. Дьяков, И.И. Сидорова.</i> Возможная роль грибов в ранней колонизации суши	120
<i>Ю.В. Гамалей.</i> Роль симбиогенеза в происхождении сосудистых растений и колонизации ими суши	138
<i>А.В. Броушкин, Н.В. Горденко.</i> Древнейшие сосудистые растения и их влияние на окружающую среду	157
<i>Б.Р. Стриганова.</i> Сукцессии животного населения почвы в процессе первичного почвообразования	177

ОМБРОФИЛЫ КАК ПЕРВИЧНЫЕ ОБИТАТЕЛИ СУШИ

Г.А. Заварзин

Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН

Заселение суши микробиотой происходило из внутренних водоемов. Начальную стадию наземного цикла воды представляют омбротрофные водоемы с дождевым питанием. Продукты конденсации паров воды наиболее постоянны по своему составу на протяжении всей истории Земли. Омбротрофные водоемы заселены сообществом омброфилов, способных к развитию в ультрапресных водах. Биота пресных водоемов хорошо известна и соответствует магистральной линии эволюции в оптимальных для биоты условиях. Для ранних этапов развития биосферы правомерен вопрос о заселении моря микробиотой внутренних водоемов.

ВСТУПИТЕЛЬНОЕ СЛОВО ДЛЯ КОНФЕРЕНЦИИ

«В настоящее время отношение к научному производству как профессии обусловлено прежде всего тем, что наука вступила в такую стадию специализации, какой не знали прежде, и что это положение сохранится и впредь. Не только внешне, но и внутренне дело обстоит таким образом, что отдельный индивид может создать в области науки что-либо завершенное только в условии строжайшей специализации. Всякий раз, когда исследование вторгается в соседнюю область – у социологов такое вторжение происходит постоянно, притом по необходимости, – у исследователя возникает смиренное сознание, что его работа может разве что предложить специалисту полезные постановки вопроса, которые при его специальной точке зрения не так легко придут на ум, но что его собственное исследование должно оставаться в высшей степени несовершенным».

"Wissenschaft als Beruf" ¹

Max Weber

Высказанная М. Вебером постановка проблемы как раз отражает мое положение дилетанта в «Эволюции биосферы», осложненное положением координатора. Если требуется обобщение и резкое увеличение масштаба суждения с целью получить общую картину, как имеет место и у социо-

¹ «Наука как призвание и профессия». Макс Вебер.

лога и у эколога, то поверхностность суждения неизбежна, поскольку она находится в резком противопоставлении детализации, которая затемняет общую картину, фокусируя внимание на частном за счет полноты общей картины. Узкоспециализированные работы теряют свой смысл, не будучи вписаны в более широкую область знания вне связи со смежными разработками. Эта принципиальная беда работы по грантам в отличие от работ по программам, направленным на определенную цель. Разбросанность частных данных пытаются обойти с помощью статистики, на которую всегда имеется спрос, но статистическое осреднение по своей природе представляет ложь относительно конкретного явления. Обобщение на следующем иерархическом уровне знания использует лишь некоторые черты детального исследования, значимые для структуры в целом. Поэтому простота представляет необходимое дополнение к сложности и дает возможность принятия конструктивных решений. Я вынужден принести извинения за схематичность изложения.

ПРЕАМБУЛА

Название конференции «Колонизация суши» прочно ассоциируется со стереотипом позапрошлого века о позвоночных, вылезавших на сушу из моря. Палеозоологическая традиция Института имени А.А. Борисяка и музея имени Ю.А. Орлова усиливают влияние этого стереотипа. Анализ предмета обсуждения, который мне пришлось провести с позиций Программы «Эволюция биосферы», показал совершенную недостаточность зоологического стереотипа для ранних этапов развития биосферы. Для того чтобы вылезти на сушу животные должны были иметь кормовую базу. Поэтому первый вопрос состоит в том, «что они ели?» Без ответа на этот вопрос изощренные рассуждения о совершенствовании строения животных представляют воздушные замки. Необходимо построить пищевую пирамиду, в основании которой находятся первичные продуценты, а далее идут деструкторы и консументы. Последние представлены беспозвоночными, которые должны были опередить более крупных животных, и довольствовались для своего обитания меньшим жизненным пространством. Безусловным требованием для появления животных была кислородная среда обитания, а оксигенированная атмосфера по современным представлениям возникла 2.4 млрд. лет назад. Здесь возникает еще одна не бесспорная презумпция: согласование кислородной атмосферы с окислительным состоянием водной массы океана умалчиваемым предположением, что вода получала кислород из атмосферы. Тогда проблема становится с ног на голову: в действительности источником кислорода для атмосферы служила водная среда обитания цианобактерий и водорослей, то есть водная масса, которая хотя бы в дневное время должна была быть пересыщенной O_2 относительно атмосферы. То, что произошло на суше в

девоне, представляет важнейший этап в эволюции биосферы, и коррелирует с двумя резкими подъемами pO_2 в девоне, но много позже действительной колонизации суши. Это заключительный этап освоения субаэрального пространства с созданием аэротопа – воздушного пространства от почвы до вершины растительного покрова, причем суть выхода в аэротоп состоит в создании внутренней водной среды для фотосинтезирующих компонентов растений за счет создания эффективного транспорта воды. Кто был первым в выходе в аэротоп? Когда произошло заселение суши, в фанерозое, или же в раннем докембрии со следами деятельности микробиоты в корях выветривания? Жизнь, бесспорно, вышла из воды, только какой? Поскольку вода была и остается средой обитания биоты, то следует задать вопрос, о каких водоемах следует рассуждать при колонизации суши? О море с прибрежными амфибиальными ландшафтами, или же о внутренних водах континентального пространства? Пресные и морские воды принципиально отличаются по гидрохимии, причем первые находятся в начале гидрологического цикла жидкой воды, а вторые – в его конце, и служат бассейнами аккумуляции. В нашем анализе ранней колонизации суши следует рассматривать внутренние водоемы как компоненты наземной географической оболочки планеты. Отсюда возникает возможность уточнить постановку вопроса: произошло ли заселение наземного субаэрального пространства из моря или же из внутренних водоемов? Существует ли вероятность существования двух относительно независимых линий эволюции для морской и наземной, исходно пресноводной, биоты, с несомненно широко осуществлявшимся обменом между обитателями этих двух типов биотопов через амфибиальные ландшафты экотонов? Крайним выражением альтернативной позиции для «ранней колонизации суши» может быть эпатирующая постановка проблемы о «колонизации моря», например, цианобактериями как ключевыми для истории биосферы первичными продуцентами.

Здесь задано достаточно вопросов для обсуждения проблемы за пределами школьной программы остаточных знаний.

ЗАСЕЛЕНИЕ СУШИ

Хемосинтез

Необходимым условием для заселения суши является наличие источника органического вещества на ней, создаваемого первичными продуцентами. Свидетельством образования органического вещества служит кероген осадочных пород, прослеживаемый с начала геологической истории. Источником $C_{орг}$ могли бы быть неорганические геохимические процессы, например, за счет выделения газов, таких как водород или метан. Предполагается, что первичная атмосфера Земли содержала от сотни до тысячи р.р.т.в. метана по сравнению с современными 1.8 р.р.т.в., что существовали

постоянные струи H_2 из глубины. Из окислителей в атмосфере присутствовал CO_2 , которая может служить окислителем для H_2 , продуцируя метан за счет деятельности архей или же CH_3COOH гомоацетатными гидрогено-трофными бактериями, которые в связи с этим приобретают особый интерес. Окислителями в этом случае могли служить фотохимические реакции в атмосфере. Из них следует исключить реакции с образованием сульфата, поскольку изотопные данные показывают на преобладание в атмосфере до появления в ней O_2 лишь изотопно нефракционированного сульфата (MIF). Другим возможным источником могли бы быть окислы азота, образуемые при фотолизе паров воды. К сожалению, источник основного компонента атмосферы Земли N_2 остается неясным, поскольку первичная небула имеет отношение $^{15}N/^{14}N \leq 2.8\%$, а азот земной атмосферы имеет отношение $^{15}N/^{14}N = 3.68\%$. Тем не менее, исключать возможность образования NO_x в первичной атмосфере Земли, вымываемых дождями, не следует. В области контакта эндогенных газов с атмосферой можно предполагать действительно субаэральный хемосинтез с глубинным восстановителем и поверхностным фотохимическим окислителем.

Биологический парадокс заключается в том, что метанобразующие археи и метаноокисляющие бактерии, образующие то, что я предложил называть «циклом Зёнгена» по имени первооткрывателя (Zavarzin, 1995), составляют замкнутую систему, из которой нет выхода на основную трофическую систему микроорганизмов до появления O_2 в атмосфере. Таким образом, первичная метановая атмосфера представляет метаболический тупик, выход из которого появляется только с появлением метанотрофов, для которых NO_x или $Fe(III)$ представляют малоэффективные акцепторы, если вообще они работают сколько-нибудь значительно (Beal et al., 2009). Для окисления метана нитритом на основе анализа генов в накопительной культуре предполагается реакция $2NO \rightarrow N_2 + O_2$, причем выделяющийся кислород используется для окисления метана (Ettwig et al., 2010). Древний цикл азота, включающий нитрификацию и денитрификацию, предполагается на основе изотопных данных для архея (Garvin et al., 2009). Легче найти выход из ацетатного цикла, продуценты в котором представлены гомоацетатными бактериями, но он пока не рассматривался всерьез. Поэтому хемосинтетические первичные продуценты в субаэральных условиях на суше можно исключить из рассмотрения, в отличие от глубинной биосферы, где располагается их область доминирования.

Хемосинтетическая субаэральная экосистема с вымываемыми дождевыми осадками из атмосферы с энергодающей реакцией между окисленными продуктами фотолиза и восстановленными веществами твердой фазы и глубинными газовыми эманациями необходима при обсуждении выветривания и образования древних кор выветривания, но недостаточна для объяснения синтеза органического вещества керогена. Образование ке-

рогена происходило за счет субаквальных процессов в области седиментогенеза. Область процессов в море, на которые дождевые осадки могли оказывать лишь незначительное влияние, находится вне рассматриваемой задачи о колонизации суши биотой.

Фототрофы

Отсюда следует сделать вывод, что для первичной продукции на суше нужно искать первичные фототрофные продуценты. Они располагаются на освещенной поверхности, и суть их энергетического процесса состоит в светозависимом образовании внутриклеточного окислителя. Фототрофы нуждаются в восстановителях, которыми могут служить H_2 , H_2S , H_2O . По непонятным причинам отсутствуют CH_4 -использующие фототрофы. Первичными фототрофными продуцентами могли бы быть гидрогенотрофные аноксигенные фототрофы, которые и принимаются за возможных первичных обитателей освещенной поверхности Земли в существующих гипотезах (Фотосинтезирующие микроорганизмы, 2010; Проблема ранней эволюции фотосинтеза, 2011). Неясно, следует ли рассматривать тиофильные цианобактерии с ФС I как первичный тип обмена, или же более вероятно вторичное приспособление. С появлением оксигенных цианобактерий ситуация становится ясной, поскольку появляется ФС II и продукт окисления воды – O_2 . Возникновение ФС II **представляет кардинальный пункт воздействия биоты на географическую оболочку Земли и переводе CO_2 как важного компонента атмосферы в стехиометрически соответствующее $C_{орг}$ по балансу количество O_2** . Это событие, обозначаемое **GOE (Global Oxygenation Event)**, имело место до 2.4 млрд. лет назад, когда субаэральные условия стали окислительными. Локально в водной среде высокая концентрация O_2 могла существовать значительно раньше, что доказано для 2.76 млрд. лет, причем источником окислителя предполагаются грунтовые воды поверхности, образывавшиеся хотя бы локально (Kato et al.). Нет ограничений на их еще более раннее появление, поскольку индикатором O_2 служит гематит, а сингенетичный гематит наблюдается в самых древних осадочных породах.

Традиционное представление об аноксигенных фототрофах как предшественниках цианобактерий было подвергнуто сомнению при анализе геномики функциональных генетических блоков метаболизма с высоким окислительным потенциалом. Комплекс оксидоредуктаз хинон:акцептор («Комплекс III) и комплекс оксидоредуктаз гем:медь с редуктазами кислорода («Комплекс IV») свидетельствует, что **аэробное дыхание появилось у ранних цианобактерий после эволюции оксигенного фотосинтеза**. Все остальные филогенетические линии бактерий и архей приобрели способность к дыханию путем латерального переноса генов (Nemp et al., 2010). Появление аэробного дыхания после оксигенного фотосинтеза согласуется с функциональным подходом, но утверждение авторов, что «Комплекс III» существу-

ющих аноксигенных ветвей (*Acidobacteria*, *Chlorobi*, *Chloroflexi*, *Firmicutes*, *Proteobacteria*) был собран после возникновения аэробного дыхания, находится в противоречии с современными представлениями об аноксигенных фотосинтетиках с ФС I как предшественниках цианобактерий.

Поверхность суши Земли в архее и палеопротерозое образно представляется как каменная пустыня, аналогичная современной поверхности Марса, но темноцветная, а не покрытая слоем лимонита. Кстати, закономерен вопрос, почему не было лимонита, а в углекислотной атмосфере преобладал, скорее всего, сидерит? Микробиологический путь для образования сидерита представляет гидрогенотрофная железоредукция, особенно в щелочных условиях углекислотного выветривания. Каменная пустыня прерывалась пятнами вулканогенно-осадочных пород и островами изверженных скальных пород. В депрессиях в зонах регрессии бассейнов седиментации накапливались продукты химического углекислотного выветривания, аналогичные современным, если судить по модели Розена с соавторами, что естественно, поскольку субстратом химической реакции служат минералы, а не породы (Розен и др. 2006). Илистые продукты выветривания с глинистыми минералами, накапливавшимися в депрессиях, создавали водоупор для образования бассейнов внутренних вод.

Необходимым условием существования микробиоты служит наличие жидкой воды. Сухая поверхность непригодна для обитания микроорганизмов без внутренней среды, прокариот в первую очередь. Поэтому для всего протерозоя вплоть до силура–девона нам следует рассматривать водную среду обитания микроорганизмов. Когда обсуждается ранняя колонизация суши, необходимо понять, что под сушей подразумевается? Воды можно разделить на «океан» и внутренние воды суши, понимая под ними все водоемы, не связанные с океаном как единым конечным бассейном, куда все воды стекают. Термины «океан» и «континент» понимаются геологами в смысле «океаническая» и «континентальная» кора. Для рассматриваемого нами периода ранней истории Земли эти термины некорректны, поскольку континенты появились довольно поздно, до этого были иные формы земной поверхности, возвышающиеся над уровнем океана. Может быть, здесь было бы корректнее говорить не об океане, а о «панталассе», противопоставляя ее аталассофильным условиям, которые служат предметом нашего рассмотрения. Поэтому в «сушу» следует включить все внутренние водоемы. Вместе с тем, из нее следует исключить окраинные и внутриконтинентальные моря, питание которых обусловлено преимущественно притоком воды из океана, хотя они и располагаются на континентальных платформах. В таком понимании «суши» единственным источником воды на ней является атмосферный гидрологический цикл, то есть дождевые осадки.

Дождевые осадки представляют конденсированные пары воды с примесью растворенных газов атмосферы и аэрозолей – пылевых частиц, которые

частично растворяются в каплях дождя. Поэтому для рассматриваемого раннего периода существования биосферы необходимо было принимать во внимание состав атмосферы, наиболее растворимым компонентом которой была углекислота. Отсюда можно предполагать усиленное углекислотное выветривание пород и образование кор выветривания. Принимается, что, несмотря на различие пород архея и раннего протерозоя, процесс выветривания был аналогичен современному, и принцип актуализма может быть распространен на ранние периоды с поправкой на отсутствие кислорода и, соответственно, иную подвижность переменного-валентных элементов, прежде всего железа. Сходство процессов выветривания в прошлом с настоящим обусловлено не различием пород, а сходством минералов этих пород. Элементарным процессом служит взаимодействие воды с минералом, с ключевой проблемой не столько в термодинамическом равновесии, сколько в кинетике реакции (Kinetics of water-rock interaction, 2008).

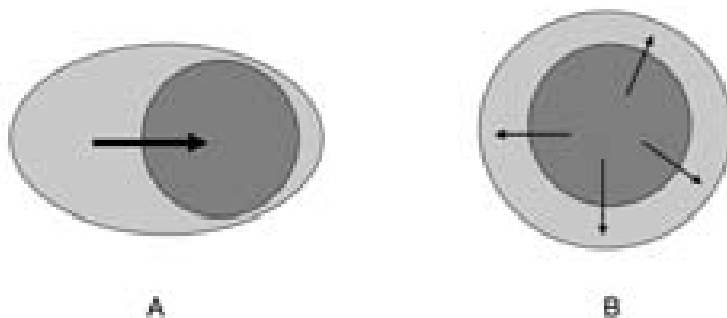
Крупный гидрогеолог С.Л. Шварцев (Шварцев, 2010) оспаривает мой вывод, что развитие биосферы обусловлено «историческим процессом, начало которому положила созданная прокариотами система связей, в первую очередь трофических, но не только их» и утверждает, что «проблема происхождения жизни – часть более общей проблемы глобальной эволюции живой и неживой материи. Этой проблемой занимаются не только биологи, но и физики, химики, геологи, геохимики и многие другие. Вместе с тем поражает, что при решении такого сложного вопроса забыта вода, вода, без которой жизнь невозможна...» (с. 235). Далее автор весьма содержательно рассматривает эволюцию системы «порода–вода» и ее развитие, указывая на термодинамическое неравновесие в ней. Конечно, для развития биосферы вода как среда обитания представляет первейшее условие, и гидрохимия вод стоит на первом плане. Вопрос лишь в том, можно ли считать развитием *биосферы* эволюцию системы, в которой нет живых организмов, или же это нечто другое? К сожалению, ошибка подмены предмета обсуждения (*ignoratio elenchi*) есть стандартная логическая ошибка «физиков, химиков, геологов, геохимиков и многих других». Поэтому нельзя распространять понятие биосферы за пределы области жизнедеятельности живых организмов, равно как и подменять эволюцию биосферы эволюцией биоты. По-моему, слово «эволюция» как синоним саморазвития при широком словоупотреблении становится крайне размытым и запутывающим. Наверное, стало неправильным опускать прилагательное «биологическая эволюция», хотя первоначально в виду под словом «эволюция» подразумевалась именно она.

В водах суши следует различать поверхностные воды, о которых идет речь в заселении суши, и глубинные, находящиеся в длительном контакте с вмещающими породами, вплоть до тех, которые образуют метеорную ячейку в областях вулканизма и выходят на поверхность в виде наземных

гидротерм, после того как они пришли в равновесие с нагретыми породами, образовав вулканическую конвекционную ячейку, включая контакт с глубинными NaCl-флюидами. Наземные гидротермы представляют собой заведомо локальное явление по площади.

Одно время я увлекался идеей о том, что такие гидротермы могли служить центрами происхождения биоты, будучи более распространенными в прошлом, чем сейчас. Модельными объектами служили у нас кальдера вулкана Узон на Камчатке (Заварзин и др., 1989), которую интенсивно исследуют теперь уже и интернациональные группы, а в США источники Йелоустона. Сейчас от идеи гидротермального происхождения наземной биоты я отказался по двум соображениям. Во-первых, фототрофы гидротерм не распространяются выше определенного температурного предела около 60 ± 5 °C и явно представляют собой вторичных вселенцев. Это относится и к формирующим маты *Microcoleus laminosum* (=Fisherella) с сопутствующими *Phormidium* spp., и к одноклеточным *Synechococcus* spp. Верхний температурный предел для цианобактерий в общем близок к возможному предельному солнечному нагреву. Аноксигенные фототрофы, за исключением трихомного термофильного *Chlorophlexus*, располагаются в хвосте мата по потоку и для горячей зоны термальных источников нехарактерны. Поэтому представление, что наземные гидротермы служили местом, откуда фототрофы распространились по поверхности суши, кажется маловероятным. Второе соображение носит более общий характер, и ставит под сомнение все мое увлечение микробными сообществами экстремальных мест обитания. Причины этого сомнения проще всего иллюстрировать схемой. Какой путь более вероятен для массовых организмов – «А» или «В», из экстремальных мест обитания в нормальные, или же обратный?

Сейчас я склонен считать, что поскольку максимальное разнообразие и массовое развитие микробиоты происходило в «нормальных» местах обитания, то вариант «В» является предпочтительным. Вариант «В» соответствует и последующей эволюции биоты. Происходило и происходит заселение экстремальных мест обитания из нормальных, наиболее распространенных. Эту наиболее многочисленную и разнообразную группировку обозначают термином *мезофилы*, обитатели средних условий. Что считать нормальными условиями для современной микробиоты? Температура 25 ± 10 °C, бикарбонатный состав воды с pH 6.5 ± 1.5 . Относительно минерализации морская микробиота обитает в массе океанической воды с постоянной соленостью 35 ‰, а микробиота внутренних вод – в широко варьирующей по гидрохимии пресной с содержанием солей <0.1–0.5 ‰ и до 1 ‰ для жестких вод. Условия в этих пределах можно считать оптимальными для развития микробиоты. Справедливо предположить, что ранняя микробиота развивалась в условиях, оказавшихся оптимальными



Происходило ли заселение из экстремальных (А) или оптимальных (В) мест обитания?

Рис. 1. Экстремофилы и обитатели оптимальных местообитаний.

для ее потомков. Справедливость этого предположения можно оспаривать, утверждая, что условия в географической оболочке планеты существенно менялись в течение миллиардов лет ее истории и указанные пределы приложимы лишь для современных условий, а экстремофильные сообщества могли процветать во всем пределе существования микроорганизмов. Однако границами вероятного нам следует поставить область существования не любых микроорганизмов, а конкретно первичных продуцентов органического вещества – цианобактерий, причем не крайние пределы, а область наиболее массового развития, как по разнообразию, так и по количеству. Заселение суши следует рассматривать функциональными, а не таксономическими группами или, тем более, условными таксономическими единицами OTU (operational taxonomic unit) молекулярных генетиков. Для соответствия среде обитания значение имеют «жизненные формы», архитектура сообществ которых приспособлена к существованию в субаэральной и непосредственно в воздушной среде. Сообщества микроорганизмов суши должны были создавать близкие к сбалансированным системы биогеохимических циклов с поправкой на вынос вещества при выветривании, поскольку суша принимается в седиментологии как область питания.

Следующий вопрос связан с тем, какие воды следует считать наиболее постоянными в фотической зоне на планете? Состав воды океана менялся по своему составу от бессульфатных до примерно 2.4 млрд. лет назад к «нормальной морской воде» Бискайского залива современности. При этом мы, конечно, не учитываем воды окраинных и эпиконтинентальных морей как важных областей седиментации, которые могли существенно отличаться от основной массы воды панталассы как в область галогенеза, так и опреснения. Наиболее постоянными по химическому составу на всем протяжении истории Земли были дождевые воды, продукт конденсации паров воды в атмосфере. Разумеется, состояние воды в виде конденсирующихся

паров кратковременно, и для микробиоты важна была только выпавшая на сушу вода, первоначально еще не пришедшая в равновесие с породами. Ее следует отнести к категории ультрапресных вод. Отсюда можно прийти к парадоксальному выводу, что ультрапресная вода представляет исходное местообитание для аталассофильной микробиоты суши.

Воды суши были исходно пресные бикарбонатные в равновесии с CO_2 атмосферы. Современный атмосферный гидрологический цикл при 2/3 поверхности планеты, занятой океаном, средней температурой планеты 15 °С, включает выпадение осадков в 110 000 кубокилометров/год с возвратом 72 000 куб. км/год в атмосферу через испарение с суши, стоком в океан 35 000–40 000 куб. км/год и пополнением баланса в 40 000 куб. км/год переносом испаряющейся воды из океана на сушу (Graedel, Crutzen, 1993). Атмосферный гидрологический цикл в прошлом мог количественно существенно отличаться от современного из-за колебаний уровня океана, но вряд ли на порядок. Испарение с суши, начиная с девона и появления устьиц у растительности, резко возрастает вследствие развития эвапотранспирации с большим расходом не только воды со свободной водной поверхности, но и за счет вовлечения воды почвы. Поэтому в отсутствие растительного покрова следует предполагать большую долю подземного стока с углекислотным выщелачиванием рыхлых пород осадочной оболочки Земли, ведущим к содовому засолению внутренних, особенно бессточных областей. Поэтому солевой состав водоемов суши может варьировать в высокой степени от ультрапресных до эвапоритовых с самосадкой солей, преимущественно карбонатных. Однако для гумидного климата следует предполагать промывной режим, при котором на поверхности остаются пресные водоемы с дождевым питанием – *омбротрофные*. Именно они дают начало рекам и стоку в море. Поэтому их следует считать первичными не только для вод суши, но и наиболее постоянным фактором в истории Земли. При относительно малом объеме воды (0.1 млн. куб.км водоемы суши и 0.1 млн. куб.км почвенная влага) в них они постоянно пополняются дождевой водой.

Метеорные – дождевые и талые снеговые – воды очень варьируют по своей гидрохимии, определяемой на первом этапе составом ядер конденсации в облаках, а затем от захваченных при выпадении на землю аэрозолей и пылевых частиц, при сильном относительном варьировании в пространстве и времени в зависимости от географического положения и сезона, метеорные воды по абсолютному содержанию солей относятся к наименее минерализованным природным водам. Равновесие с газовым составом атмосферы обусловлено в первую очередь растворением углекислоты, которая определяет преимущественное значение $\text{pH } 5.5 \pm 0.5$ атмосферных осадков. Особую роль в формировании метеорных осадков играют вулканы, которые служат мощным локальным, а иногда и глобальным, источником аэрозолей. В этом случае возникают кислые осадки с NO_2 ,

SO₂, аналогичные современным антропогенным источникам кислотных дождей. Аридные зоны служат основным источником пыли с современной оценкой выноса $n \cdot 10^{14}$ г/год. Из аэрозолей и пыли в воздухе длительно держатся частицы размером около 10 мкм, соответствующие размерам микроорганизмов, обуславливающие их распространение ветром. В гумидном климате состав воды при длительных дождях приближается к составу воды в облаках. Во всех случаях атмосферные осадки по содержанию солей относятся к категории «весьма пресных», в отличие от «очень пресных» вод Ладожского озера, Байкала, грунтовых вод тундры и гор и «ультрапресных» талых вод Антарктиды; «особо пресными» являются воды лесных зон, как обозначаются на русском языке пресные воды по одной из возможных классификаций (Никаноров, 2001).

Омброфилы – обитатели ультрапресных вод

Микроорганизмы, населяющие омбротрофные водоемы, были мною названы *омброфилами* от греческого «омброс» – ливень, дождь, и «филеа» – любить. Отсюда можно сделать вывод, что омброфилы были первоначальными обитателями внутренних вод, являющихся по своей гидрохимии производными от водоемов с дождевым питанием. Такие водоемы, расположенные на водоупорах, чаще всего глинистых, находятся в относительно постоянных условиях. Примером их в современной биосфере служат верховые болота. Омброфилы отличаются от *омброфитов* – «растений, водное питание которых осуществляется за счет атмосферных осадков вне связи с грунтовыми водами» (Четырехязычный энциклопедический словарь терминов по физической географии, 1980) – тем, что микробы-омброфилы обитают в наземных водоемах, обычно болотистых, на грунте.

Сразу же следует внести два дополнения. Кроме дождевого питания для обитателей вод суши есть еще по меньшей мере два источника. Во-первых, существенная при резком суточном перепаде температуры конденсация паров воды на твердой поверхности в виде росы (*ros, roris*, лат.) и тумана (*nimbus*, лат.). Микробиоту, использующую эту эфемерную пленочную воду как среду обитания, традиционно относят к *ксерофилам*, обитателям засушливых мест. Пустынные корки издавна служат объектом исследований. В этом случае подтягивающаяся горная влага испаряется на поверхности, и назвать ксерофилов обитателями ультрапресной воды никак нельзя. Это типичные стресс-толерантные организмы, преимущественно литофильные. Наглядно их развитие выглядит как пятна лишайников на поверхности пород, но, по-видимому, такая же пестрая картина распределения наблюдается и у прокариот. Во-вторых, источником ультрапресной воды служат потоки тающей воды из-под ледников. В потоках развиваются биопленки организмов, приспособленных к гидравлическому удару – *кренофилов*. Это опять-таки стресс-толерантные вследствие мор-

фологических приспособлений организмы. Олиготрофные горные озера, питаемые талыми водами, вряд ли можно рассматривать как оптимальное место обитания. Отдельную область составляют водоемы суши с подземным питанием, представляющие гидрологические окна в подземную гидросферу, в аридной зоне часто содового засоления, противоположные омбротрофным. Нагретые метеорные воды зоны гипергенеза приобретают рН~9 (Шварцев, 1996, с. 163). О микробиоте аталассофильных щелочных водоемов здесь будет свой доклад.

Постоянные омбротрофные водоемы представляют самостоятельные относительно замкнутые экосистемы с накоплением органического вещества, как это происходит не только в торфяных болотах, но и в озерах с циано-бактериальным матом. Замкнутость таких водоемов приводит к накоплению органических осадков из-за преобладания продукции над деструкцией. Проблему для обитателей омбротрофных водоемов представляет минеральное питание фототрофных продуцентов. Выгодной оказывается ситуация относительного мелководья с контактом с подстилающими породами, которые обеспечивают минимальный уровень минерального питания. В этом омброфилы оказываются в прямо противоположном положении по отношению к галофилам как обитателям лагун и алкалофилам содовых озер с избыточным минеральным питанием и вытекающей из него эвтрофикацией. Омброфилы крайне умерены в своих потребностях.

Я смоделировал омброфильное сообщество у себя в лаборатории, взяв тщательно отмытую до электропроводности 10 мк.сименсов не оседающую илистую фракцию суглинка с монтмориллонитом как основным компонентом и калиевыми полевыми шпатами как аксессуарными минералами. Дистиллированная вода с электропроводностью 10 мкС была засеяна циано-бактериальным сообществом с доминирующими формициумом и бентосной анабеной. Сообщество сформировалось в дистиллированной над суглинком в течение 6 лет при электропроводности 30 мкС (Заварзин, Алексеева, 2009). После посева сообщество великолепно развивалось, создав за несколько недель плотный кожистый мат. Инициатором в формировании сообщества была нейстонная бактериальная пленка, создавшая основу для распространения по ней гормогониев цианобактерий. Затем под поверхностью глины была выстроена сеть трихомов, склеивших глину в подобие армированной ткани, которую приходилось резать ножницами. В своей публикации в «Природе» я сознательно упростил пример до воспроизводимого в школе (Заварзин, 2009). Такое сообщество омброфилов лужи могло быть исходным в наземном гидрологическом цикле до появления растительного покрова.

Описательный материал о пресноводных фототрофах как цианобактериях, так и эукариотных водорослях слишком очевиден и обилен, чтобы на нем останавливаться. Многотомные издания «Süßwasserflora», «Водо-

росли пресных вод» представляют одну из важных сводок биоразнообразия, где можно найти комбинации возможных обитателей для любой экосистемы. Им сопутствуют многочисленные флористические сводки альгологов с характеристиками мест обитания. Труднее найти запрет на актуалистическую интерпретацию этих материалов для экосистем протерозоя. Насколько можно подгонять филогенетические построения под экофизиологию и обратно, мне неясно. Лимнология создала возможно полное описание пресных озер как образцовых экосистем, прежде всего в отношении микробиологии. В нашей стране эта традиция сохраняется как преобладающая область интересов микробиологов (Кузнецов, 1970). Отсюда следует, что для реконструкции возможной ситуации на суше в период господства прокариот в палеопротерозое, а затем и с появлением эвкариот в мезопротерозое, мы располагаем всем необходимым описательным материалом. Хуже обстоит дело с палеонтологией осадков древних пресных вод внутриконтинентальных водоемов.

Таким образом, колонизация суши происходила, вероятно, из внутренних водоемов, начальный ряд которых представляют водоемы с дождевым питанием, начиная с эфемерной дождевой лужи, оживляющей обитателей грунта на период своего краткого существования. Для каждой экосистемы каждого периода времени необходимо строить пищевую пирамиду, основание которой составляют первичные продуценты, для субаэральных условий суши – фототрофные. В их сообщество входят прокариотные деструкторы. Консументы в экосистеме вторичны и нельзя строить картину эволюции биосферы, основываясь на их разнообразии.

Внутренние водоемы вследствие их относительно небольшого объема и мелководности в аноксической атмосфере находились в условиях резких суточных колебаний окислительного режима, особенно при обильном развитии кислородных фототрофов. На свету происходит быстрое выделение O_2 , локально удерживаемого в сплетениях трихомов, например, в бентосных биопленках. Здесь наступают условия окислительного стресса и возможность использовать O_2 как акцептор электрона органотрофными аэробами. Поэтому возникновение аэробной микробиоты никоим образом нельзя ограничивать временем появления кислорода в атмосфере. Во внутренних водоемах могут существовать кислородные оазисы, режим которых обусловлен масс-переносом через поверхность воды в атмосферу. Малый суммарный объем и поверхность внутренних водоемов недостаточны для заметного влияния на состав атмосферы планеты. Однако они подчеркивают мозаичность географической оболочки планеты. Для сообществ микробиоты такие ландшафты вполне достаточны.

Обитатели ультрапресных вод, правда, дистрофных сфагновых верховых болот, а не спутников цианобактерий, стали объектом систематических исследований в лаборатории С.Н. Дедыш, которая показала с применением

прямых молекулярных методов количественной микроскопической идентификации микроорганизмов, что значительную часть обитателей этих вод составляют микроорганизмы, неидентифицируемые молекулярными зондами на обычные почвенные формы. Исследованы были сфагновые болота и установлено, что для нейтральных мезотрофных озер (pH 6.6–6.9) доля неизвестных, то есть неидентифицируемых обычными зондами, бактерий составляет 21–15 %, в воде кислых (pH 4.4–5.5) дистрофных 35–31 %, и 49–42 % в торфе верховых болот (pH 4.4–5.5). Наибольшим разнообразием отличались нейтральные озера, где преобладали представители филума *Actinobacteria*, составлявшие 31–44 % от общего числа бактерий (Куличевская и др., в печати). Среди идентифицированных отмечено большое число ацидобактерий, веррукомикробов, планктомицетов (Дедыш, Куличевская, 2010), которые отнюдь не относятся к банальным объектам лабораторных исследований и только постепенно вводятся в круг культивируемых. Наша работа была преимущественно связана с водами в области лесо-болотных экосистем, где роль продуцентов выполняют мхи и древесные растения, поэтому микробиота этих весьма пресных вод не может служить актуальным примером для докембрия.

Внутренние водоемы представляют широкий спектр условий от ультрапресных до самосадочных эвапоритовых, переходящих иногда в стадию «сухих озер». Основным лимитирующим фактором служит осмоадаптация. Происхождение обитающих здесь организмов из моря, перенесенных оттуда с морской пылью в кристаллах соли, или же как автохтонной микробиоты, остается неопределенным. По-видимому, возможны разные варианты. Эндоевапоритовые цианобактерии, такие как *Halothece*, развиваются в местах самосадки минералов, вплоть до осаждения галита. Как показали молекулярные исследования, организмы этой группы оказались повсеместно распространенными на породах, увлажняемых брызгами морской воды и под корками выпадающих эвапоритов, таких как гипс. В сообществах присутствуют пурпурные *Ectothospiraceae*, а среди бактерий доминируют скользящие *Bacteroidetes* (Sahl, Pace, Spear, 2008). Для содовых озер такой же экофизиологией обладает '*Euhalothece natronophila*', парадоксальным образом нуждающаяся в специальном биохимическом механизме концентрации $C_{неорг}$ в клетке (Миходюк, Ивановский, Заварзин, 2008; Миходюк и др., 2008).

Для протерозоя, начиная с ранее 2.5 млрд. лет назад, зарегистрированными в палеонтологической летописи продуцентами служили цианобактерии, сохранившиеся в неизменном виде до современности. Наиболее полная летопись приурочена к приливной зоне, но это следствие тафономии, поскольку здесь биопленки быстро заносило осадками, и здесь сохранился «колодец в прошлое» (Сергеев, 2006). В приливной зоне пленки цианобактерий могли подвергаться кратковременному осушению, но

большой вопрос, насколько они могли подняться отсюда вверх по течению. Эстуарии пресных рек, где имеется аналогичное накопление осадков, привлекли меньше внимания. Ботаники, за полтора столетия микроскопического наблюдения цианобактерий, пришли к выводу об их повсеместности на «суше» в широком смысле, как мы ее понимаем в настоящем рассмотрении. Цианобактерии заселяют все виды внутренних водоемов и влажных наземных мест обитания, составляя важную группу почвенных водорослей. Приуроченность морфотипов цианобактерий к определенным водоемам позволяет гидробиологам использовать их как индикаторные формы. Как правило, описание видов сопровождается указанием на характер вод, в которых они были обнаружены. Вопрос о том, были ли планктонные синехококки олиготрофного океана его первичными обитателями, или же вселенцами, остается пока без ответа.

Неопределенным остается вопрос о способности цианобактерий развиваться в условиях аноксической атмосферы. Могли ли они использовать иные доноры электрона для ФС I, например, Fe(II), не говоря об их известных тиофильных группировках с окислением H_2S ? В анаэробных условиях в темное время суток цианобактерии циано-бактериальных матов не только переживают, но и используют периоды минимума O_2 для азотфиксации и накопления цианофидина как резервного азотистого вещества. В общем плане все фототрофные организмы вынуждены находиться в двух состояниях: продукции органического вещества днем на свету как автотрофы и использования запасного вещества в темноте как органотрофы. В анаэробных условиях цианобактерии сбрасывают запасенный на свету крахмал преимущественно по пути молочнокислого брожения и тем самым осуществляют поддерживающий метаболизм. В таком же положении оказываются и водоросли при развитии в слишком плотных сообществах. Продукты молочнокислого брожения могут использовать органотрофные бактерии-спутники. Подобным образом действуют и фототрофные серные бактерии, которые окисляют H_2S до внутриклеточной серы, которая в темноте может служить как донором электронов для окисления в присутствии O_2 , так и акцептором в процессе сероредукции. Поэтому запасное вещество для фототрофов представляет необходимый компонент жизненной системы. Для тех фототрофов, которые накапливают жиры, возможным способом метаболизма в темное время суток оказывается только дыхание с O_2 , который черпается из внешнего резервуара. Поэтому можно полагать, что этот тип запасных веществ относится к относительно позднему времени мезопротерозоя.

В аноксических условиях современных водоемов резко снижается численность эукариот, хотя хорошо известны случаи их симбиоза с метаногенами, как у амебодной *Pelomyxa* из богатых органикой пресноводных осадков (Fenchel, Finlay, 1995). Опять-таки здесь стоит вопрос о вторичном приспособлении организмов к экстремальной для группы ситуации,

как это происходит с анаэробными обитателями пищеварительного тракта животных. По-видимому, к предположению о раннем появлении эукариот, например, *Testacea*, нужно относиться с осторожностью.

Болезненный вопрос представляет роль ультрафиолета для организмов в поверхностном слое дневной поверхности. Почвенные цианобактерии, как ностоки, выдерживают предельную солнечную освещенность, хотя многие уходят в тень или под поверхностный слой минеральных частиц, как микроколеусы. Защиту от ультрафиолета у цианобактерий осуществляет пигмент сцитонемин, а у гетеротрофов – черные пигменты меланины, подобные гуминовым веществам. Следует помнить и о неорганических экранах для сублитофильных сообществ, в особенности о корках окисного железа и марганца как в «пустынном загаре». Желтые окислы Fe(III) очень эффективно поглощают короткий ультрафиолет, и в сидерофильную эпоху архея – палеопротерозоя роль железа как защитного экрана могла быть более значительной, чем в современных условиях. Роль фотохимических реакций типа цикла Леви с участием NO_x в аноксической тропосфере раннего докембрия мало обсуждалась в связи с вероятным отсутствием в ней гидроксилрадикала, основного действующего агента фотохимии тропосферы.

В атмосфере с кислородом развитие в пресных водах внутренних водоемов получают зеленые водоросли, обладающие более эффективной системой усвоения фосфора, но зато зависящие от азотфиксирующих бактерий как источников связанного азота и поэтому вынужденные снабжать их органическим веществом. Развитие наземной биоты из зеленых водорослей как своих предшественников многократно обсуждалось как генеральная линия эволюции биоты. Зеленые водоросли входят в группу почвенных водорослей. Их появление относится к периоду ранее 1 млрд. лет.

Внутренние водоемы окружены подземными водами, которые по объему могут превосходить сам водоем, и поддерживают влажным грунт в его окружении. На берегах озера накапливаются валы отмерших водорослей, которые служат источником питания для микробного сообщества. Поскольку ранняя колонизация суши происходила в отсутствие кислорода в атмосфере, вероятными обитателями этих обсыхающих куч органического вещества было сообщество анаэробных органотрофных организмов с бродительным типом обмена, как это происходит в современных компостных кучах. Это сообщество слишком тривиально, чтобы здесь вдаваться в многократно описанные детали деструкции с гидролитиками в начале процесса, диссипотрофами за ними, и, наконец, образованием газов брожения. Важным условием выживания в меняющихся условиях субаэрального обитания для такого сообщества служит наличие переживающих стадий при обсыхании, не обязательно отдельного организма, например, спорообразующего, а комка с целой смешанной микроколонией-ассоциацией.

История кислорода атмосферы тесно связана с погребением $C_{\text{орг}}$ и выведением его из круговорота. При этом часто упускают из вида, что условием сохранения мортмассы служит ее переход в анаэробную зону, где исключаются как значимый компонент экосистемы животные, а гидролиз взвешенного органического вещества происходит значительно медленнее. Переход через оксиклин в аноксическую зону считается необходимым условием возникновения нефтематеринских пород. Отложение углерода шунгитов протерозоя происходило в аноксических бессульфатных условиях. В кислородной среде вероятным предшественником устойчивого углерода служит нерастворимый гумин, образующийся по гетерофазной гипотезе в виде связанной пленки на поверхности минеральных частиц с участием внеклеточных грибных оксидаз (Заварзина, 2010).

Суммируя сказанное, можно считать, что колыбелью для заселения суши сообществами микроорганизмов служили аталассофильные амфибиальные ландшафты с увлажненным грунтом вокруг них. На топографических высотах располагались автономные омбротрофные водоемы с ультрапресной дождевой водой, в депрессиях – подчиненные заболоченные земли с питанием пресными водотоками. В амфибиальных ландшафтах резерв необходимых минеральных веществ предоставляется твердой фазой. Существенно, что в амфибиальных ландшафтах минимален вынос биомассы и возможно накопление популяций медленно растущих олиготрофных микроорганизмов, то есть выживание преобладает над скоростью роста.

В своем анализе возможных биотопов для ранних обитателей суши я сосредоточил свое внимание на омбротрофных водоемах, прежде всего ультрапресных, как оптимальных для развития разнообразной микробиоты во внутриконтинентальных условиях. В таких водоемах может сформироваться и неограниченно долго поддерживаться полноценное автономное микробное сообщество с хорошей замкнутостью циклов. Такие сообщества микрокосма поддерживаются в течение многих лет в лаборатории в герметически замкнутом пространстве или под непроницаемой для воды, но не для газов, пленкой. В природе в таких экосистемах может происходить накопление $C_{\text{орг}}$ в осадках, для которого необходимо пополнение $C_{\text{неорг}}$. Но в атмосфере с избытком CO_2 пополнение не представляет проблемы и может служить глобальным стоком газа в $C_{\text{орг}}$. Однако внутренние водоемы не представляют собой, строго говоря, субаэральные места обитания. Для микробиоты есть еще один биотоп, который в самом строгом смысле действительно является субаэральным, получая влагу из атмосферы при конденсации водяного пара на твердых поверхностях.

Обитатели конденсационной воды – росы

Если обратиться к «нормальным» условиям, то самостоятельную экологическую нишу представляет конденсационная влага тумана или росы,

оседающая на поверхности. Характерным примером могут служить останцы, возвышающиеся над поверхностью степи, которые мне приходилось наблюдать в Убсу-Нурской котловине, Тува. На останцах развивается типичная последовательность биоты от голых скал на вершине, ниже сменяемых мхами, которые постепенно переходят в травяную растительность степи. Скалы вершины представляют собой своеобразные холодильники, на которых конденсируется атмосферная влага. Здесь как первопоселенцы развиваются сообщества цианобактерий *Gloeocapsa*, подлинными обитателями тумана как источника своей влажной среды. Они не относятся к ксерофилам, поскольку влаги здесь достаточно, составляя отдельную и достаточно хорошо известную группу обитателей влажных скал. Сохранение влаги обеспечивается накоплением гидрофильного торфянистого органического вещества. Эта экологическая группировка прокариотных организмов развивается в субэкральных условиях. Характерной формой ее существования служит биопленка (Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth, 2003). От эпилитной микробиоты есть прямой переход к эндолитическим субэкральным сообществам (Golubic, Schneider, 2003). Описание собственно почвенных водорослей было суммировано уже давно (Штина, Голлербах, 1976). Устойчивость прокариот к высыханию обеспечивается в значительной степени внеклеточными гидрофильными слизями (Potts, 1994). Цианобактерии способны к продукции гетерополисахаридных слизей (ЭПС) варьирующего состава (Pereira et al., 2009). Склеивание минеральных частиц бактериальной слизью создает особую механическую конструкцию, устойчивую к выдуванию, а с другой стороны создает особые условия для химического выветривания минералов во влажной коллоидной биопленке.

Особенное внимание привлекли микробные сообщества пустынь. Ксерофилы представляют, однако, обитателей экстремальных условий. Они не создают автономной системы. Цианобактерии как обитатели «суши» в ее крайнем выражении обитают в пустынях (Wynn-Williams, 2000, 1995). Корки сообществ цианобактерий, с теми или иными доминантами как ностоки и хроококцидиопсис, встречаются в пустынях вплоть до пустыни Атакама. Здесь под камнями (гиполитическая ниша) развиваются два типа сообществ: в зеленых доминирует *Nostoc* (42 %) и *Chroococcidiopsis* (37 %), в красных *Chloroflexi* (32 %), *Chroococcidiopsis* (29 %) и только 10 % составляет *Nostoc* (Extremophiles, 2010, p. 38). *Chroococcidiopsis* рассматривается как доминант в пустынях, но его генетика не отражает палеоданных, а согласуется с современным климатом. Гиполитические сообщества в пустыне включают азотфиксирующие организмы. В аридных условиях по молекулярной диагностике Рейни доминируют: *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi*, из которых подробнее изучены *Deinococcus*, *Microvirga*, *Hymenobacter*, *Blasobacter*. Но самое включение этих ксерофитов в предмет рассмотрения экстремофилов указывает, что их нельзя отнести

к нормальной микробиоте, развивающейся в оптимальных условиях, хотя они, безусловно, в наибольшей степени относятся к обитателям суши.

Конденсация влаги на твердой поверхности создает возможность для развития биопленок в коре выветривания зоны гипергенеза. Вопрос состоит в источнике питания для этих биопленок, откуда они получают аллохтонное органическое вещество, поскольку для фототрофных первичных продуцентов доступны лишь немногие миллиметры освещаемой поверхности. В современных условиях такими продуцентами служат литофильные лишайники и уже упомянутые биопленки слизистых цианобактериальных сообществ с организмами группы *Gloeocapsa*.

Мицелиальный образ жизни

Прокариотными мицелиальными организмами являются стрептомицеты, но они находятся в миллиметровом диапазоне, где перенос воды не представляет значительной проблемы. Строго говоря, завоевание суши происходит лишь с появлением транспортной системы для воды. При этом происходит не столько колонизация суши, сколько выход в *аэротоп* – пространство от твердой поверхности до вершины растительного покрова. Впервые такой выход осуществляет воздушный мицелий мицелиальных организмов, в слабой степени у актиномицетов, но очень выраженный у грибов, где он находится в сантиметровом размерном диапазоне. Мицелиальный образ жизни предполагает возможность создания эффективной транспортной системы по апопласту для влаги и по перипласту для питательных веществ. Воздушный мицелий приобретает смысл только в окислительной атмосфере, поскольку питательную функцию осуществляет субстратный мицелий. Воздушный мицелий не обязательно связан со спороношением, но вопрос о нем как дыхательном приспособлении как-то не обсуждался. Плесневые грибы охотно заселяют обсыхающие цианобактериальные или водорослевые маты, покрывая их белым пушистым налетом. Тем более подходящей средой обитания для них служат обсыхающие валы водорослей на влажной почве внутренних водоемов с колеблющимся уровнем воды.

Грибы заселяют преимущественно влажные органические субстраты, если оставить пока в стороне ксерофильную группу литофильных грибов, изучаемых А.А. Горбушиной. Заселение аэротопы началось с разделения на субстратный и воздушный мицелий у грибов. Обычно воздушный мицелий рассматривается как область формирования спор для расселения потоками воздуха. Но занимая значительную часть таллома гриба, воздушный мицелий может играть и трофическую роль, обусловленную газообменом в воздухе, а не медленной диффузией O_2 в пленке воды. При плотном развитии грибной биопленки на влажном органическом субстрате под ней неизбежно создается дефицит кислорода. Возможны следующие варианты приспособления к оксиклину: а) переход на анаэробный образ жизни, в крайнем случае,

с потерей мицелиального строения и перехода в дрожжеподобную форму; б) транспорт кислорода по мицелию в область его интенсивного потребления, причем воздушный мицелий при этом играет роль своего рода внешних трахей; в) транспорт питательных веществ в зону дыхания и обратный транспорт энергии (непонятно как) к погруженному мицелию. Вообще развитие грибного мицелия приурочено к узкой зоне проникновения кислорода.

Время появления грибов определяется крайне неопределенно. Палеонтологические данные относят грибы микоризы к времени 480–460 млн. лет назад, анализ аминокислотной последовательности белков указывает на появление присутствия зеленых водорослей и основных линий грибов ранее 1 млрд. лет назад с временем ветвления основных линий грибов около 1.2 млрд. лет. Зеленые водоросли по этим оценкам возникли 1061 ± 109 Ma, всего за 300 Ma до мхов (Heckman et al., 2001).

Следующий очевидный этап представляет лихенизация грибов, и конец мезопротерозоя и неопротерозой на суше представляется мне как огромный ягельник. Почвенные водоросли, грибы и лишайники создают достаточную пищевую базу для заселения суши не только деструкторами, но и животными-консументами. Гнус в тундре служит осязаемым следствием заселения животными влажной суши с мелкими омбротрофными водоемами. Древность лишайников как колонизаторов влажного грунта опирается на наблюдения и интерпретацию отпечатков Реталлаком (Retalack, 1994, 2009). Лишайники представляют полную автономную систему с находящимся внутри таллома фототрофным продуцентом и органотрофным структурным эдификатором – грибом, который выносит фототрофов в аэротоп к свету. Интерес представляет деструкция органического вещества лишайникового покрова с образованием устойчивых гуминовых соединений тундрового торфяника. Возможным аналогом лишайников служит ассоциация прокариот (Зенова и др., 2010).

Переход сообществ от водной среды к наземной

Для колонизации суши существенным биоценозом следует считать биологические почвенные корки. «Биологические почвенные корки образуются в результате тесной ассоциации между почвенными частицами и цианобактериями, водорослями, микромицетами, лишайниками, мхами в разных соотношениях, которые живут внутри или непосредственно на поверхности верхних миллиметров почвы» (Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management, 2001). Из понятия почвенных корок авторы исключают сообщества, где литогенные частицы почвы не склеены этими организмами, как в случае цианобактериальных и водорослевых биопленок на литорали, или же там, где развитие происходит на слое торфа. Исключены из почвенных корок также биоценозы, где основная биомасса находится над поверхностью почвы в аэротопе, как в случае лишайниковых ягельников.

Отдельную группировку составляют лишайниковые заросли *Niebla* (Калифорния) и *Teloschistes* (Намибия) из пустынь с морским туманом как источником влаги. Цианобактерии, в особенности виды *Microcoleus*, дают основную массу склеивающего материала для образования корок в засушливых областях за счет секреции слизистого материала. В качестве исключительного события можно упомянуть лишайник, проникающий в морскую воду и заселяющий пластиковый мусор в бухте (Sanders et al., 2004). Почвенные корки как сложные образования со своей архитектурой не служили предметом палеонтологии, поскольку для изучения палеомикробиоты применялись мацерирующие методы удаления минеральной части.

Важной экофизиологической особенностью цианобактерий служит образование ими гидрофильной слизистой капсулы как внутренней среды для всего микробного сообщества. Цианобактерии хорошо растут на скальных породах, особенно карбонатных, образуя характерные «чернильные подтеки» в местах преимущественного увлажнения. Слизь цианобактерий служит как для создания гидрофильного резервуара влаги, так и для создания устойчивой органо-минеральной конструкции, не поддающейся выдуванию.

Кардинальный вопрос состоит в том, могли ли субаэральные биологические корки с первичными продуцентами образовываться в аноксической атмосфере до 2.4 млрд. лет назад? Могли ли в них присутствовать цианобактерии? Служит ли появление кислорода в атмосфере необходимым условием развития субаэриальной жизни на суше? По-видимому, такие корки следует отнести к времени после 1.5 млрд. лет назад в атмосфере с достаточным количеством кислорода. На основе фракционирования изотопов серы с $\Delta^{34}\text{S} > 50 \%$ в наземных озерных отложениях с возрастом 1.18 млрд. лет, в отличие от типичного для протерозоя $\Delta^{34}\text{S} \sim 25 \%$, рассматривается как свидетельство аэробного бактериального окисления соединений серы кислородом воздуха и время окисгенирования атмосферы (Parnell et al., 2010). Однако литотрофное окисление серы не обязательно указывает на атмосферное происхождение кислорода: O_2 мог образовываться локально в озере с документированными строматолитами. Тем не менее, достаточная концентрация O_2 в атмосфере около 1.2 млрд. лет назад представляется правдоподобной датой. В субаквальных условиях внутренних водоемов кислород мог появляться локально очень рано, одновременно с появлением цианобактерий, но суммарный поток O_2 из таких водоемов был явно недостаточным по масштабу для окисгенирования атмосферы планеты, хотя локально водоем в дневное время мог содержать O_2 , концентрация которого и время пребывания зависели от масс-обмена с атмосферой.

Последующие события, связанные с формированием подлинного аэротопа в растительном покрове, обусловлены появлением лигноцеллюлозного скелета, устойчивого к порывам ветра, с композитным материалом в виде древесины. Растения своей корневой системой усилили выветрива-

ние на суше и, соответственно, седиментогенез; усилили атмосферный гидрологический цикл; способствовали захоронению устойчивых лигнифицированных растительных остатков древесины. Захоронение остатков растений с 4-кратным увеличением отношения C:P по сравнению с морскими продуцентами создавало избыточный балансовый поток O_2 в атмосферу. Принято считать, что в период 635–542 млн. лет назад произошло возрастание O_2 в атмосфере, коррелирующее с появлением крупных билатеральных Metazoa в океане. Этот скачок в оксигенировании отмечен изменением в изотопии переменновалентных элементов, таких как Fe, S, Mo, хотя значительные зоны в океане оставались аноксическими (Dahl et al., 2010). Молибден служит индикатором, причем современная морская вода содержит 105 нМ Mo по сравнению с 6 нМ речной и гидротермальной воды, причем в море обогащение ^{98}Mo составляет 2.3 ± 0.1 ‰ по сравнению с речными и гидротермальными водами в 0.7 ‰ и 0.8 ‰. В результате в аноксических условиях седиментации $\delta^{98}\text{Mo} = 0.7 \pm 0.2$ ‰. Имеется два времени перехода для изотопии Mo в сланцах: в период 600–400 Ma с большим разбросом вплоть до минимальных значений и в Девоне около 200 Ma во всем промежутке от речных 0.7 ‰ до морских 2 ‰. Второй период оксигенирования атмосферы согласуется с появлением сосудистых растений на суше.

Переход от лишайникового покрова суши к криптогамному в девоне сохранился в геологической летописи углями девона. В это время появились устья и возникла эвапотранспирация. Актуалистический подход допускает аналогию современных биоценозов мохово-лишайниковой тундры как реликтовой экосистемы, соответствующей длительному периоду развития биоты суши в неопротерозе.

Колонизация океана?

Разнообразие и обилие цианобактерий во внутренних водоемах заставляет поставить вопрос: происходила ли колонизация суши, или же колонизация океана наиболее древней группой из известных первичных продуцентов? Естественно, что колонизация моря шла через экотоны и прибрежные лагуны, которые представляют собой излюбленные места обитания цианобактерий, спорадически аноксические, с массовым цветением некоторых видов. Эстуарии представляют естественный маршрут для выноса бактерий в море, в то время как обратный путь менее вероятен. Однако если для высших организмов привычной проблемой служит биогеография и пространственное разделение, то проблема физического барьера для распространения прокариот и их сообществ имеет лишь ограниченное значение, поскольку они могут переноситься воздушными потоками в любом направлении, а не только водой. Сообщества из внутренних водоемов вполне могли попадать в древние моря и находить там условия для своего развития. Итак, поставленная Палеонтологическим институтом

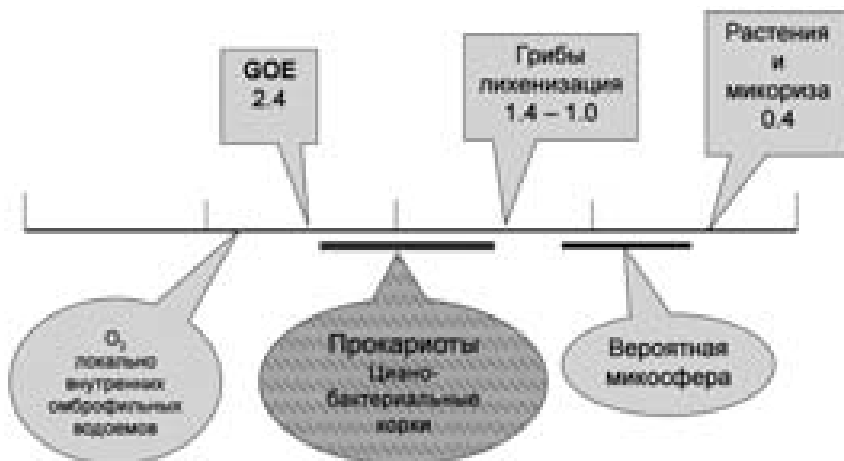


Рис. 2. Хронология субаэральной биосферы.

проблема колонизации суши с точки зрения микробиолога может быть перевернута: колонизация палеоокеана из внутренних водоемов суши. Такая возможность существует, и наименее опровержима она как раз для ранних этапов эволюции биосферы. Для меня, однако, более реальной представляется возможность более или менее самостоятельного развития микробных сообществ как во внутренних водоемах с выходом биоты на субаэральную поверхность впоследствии, так и развитие древних микробных сообществ в океане. При этом широкий двусторонний обмен представителями между двумя группировками мог осуществляться воздушным путем, как с морским аэрозолем, так и с пылью суши. В современной пыли Центральноазиатских пустынь содержание бактерий составляет 10^5 – 10^7 клеток/г. Эпиконтинентальные моря представляют талассофильные условия, но могут служить путем проникновения микробиоты в обоих направлениях. Цианобактерии, зеленые водоросли, грибы представляют типичных обитателей суши в противоположность преимущественно морским организмам, таким как красные водоросли и разнообразные протисты, часто с их симбиотическими фототрофными продуцентами.

Суммировать представления о последовательном развитии группировок организмов суши в истории биосферы можно следующей схемой (рис. 2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вебер М. 2006. Избранное: протестантская этика и дух капитализма. М.: РОССПЭН. 656 с.
- Дедыш С.Н., Куличевская И.С. 2010. Планктомицеты – красавцы из мира бактерий. Природа, № 5. С. 27–35.
- Заварзин Г.А. 2009. Омброфилы – обитатели равнин. Природа, № 6. С. 3–14.
- Заварзин Г.А., Алексеева Т.В. 2009. Лужа: омброфильное циано-бактериальное сообщество. Микробиология, 78, № 4. С. 1–6.
- Заварзин Г.А., Карпов Г.А., Горленко В.М. и др. 1989. Кальдерные микроорганизмы. М.: Наука, 120 с.
- Заварзина А.Г. 2010. Реконструкция возникновения палеопочв на основе современных процессов гумусообразования. В кн. Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. М.: ПИН РАН. С. 36–75.
- Зенова Г.М., Омарова Е.О., Курапова А.И. и др. 2010. Модельные ассоциации *Synapropocaryota* и актиномицетов // Альгология, т. 20, № 3. С. 312–318.
- Куличевская И.С., Белова С.Э., Комов В.Т. и др. Анализ филогенетического состава бактериальных сообществ малых лесных озер и верховых болот на водосборе Верхней Волги // Микробиол. (в печати).
- Миходюк О.С., Герасименко Л.М., Акимов В.Н., Заварзин Г.А. 2008. Экофизиология и полиморфизм одноклеточной экстремально натронофильной цианобактерии *Eubhalothese* sp. Z-M001 из озера Магади // Микробиология, т. 77. С. 805–813.
- Миходюк О.С., Ивановский Р.Н., Заварзин Г.А. 2008. Транспортные системы для карбоната у экстремально натронофильной цианобактерии *Eubhalothese* sp. Микробиология, т. 77. С. 465–471.
- Никаноров А.М. 2001. Гидрохимия. СПб, Гидрометеиздат. 444 с.
- Проблема ранней эволюции фотосинтеза. 2011 / Ред. В.М. Горленко, С.В.Рожнов. М.: ПИН РАН.
- Розен О.М., Аббясов А.А., Аскаентова Н.В. и др. 2006. Седиментация в раннем докембрии: типы осадков, метаморфизированные осадочные бассейны, эволюция терригенных отложений. М.: Научный мир. Труды Геологического института. Вып. 569. 400 с.
- Кузнецов С.И. 1970. Микрофлора озер и её геохимическая деятельность. Л.: Наука. 440 с.
- Сергеев В.Н. 2006. Окременные микрофоссилии докембрия: природа, классификация и биостратиграфическое значение. Труды ГИН, вып. 567. М.: ГЕОС. 280 с.
- Фотосинтезирующие микроорганизмы. 2010. Труды ИНМИ 15 (отв. ред. В.Ф. Гальченко). М.: МАКС Пресс.
- Четырехязычный энциклопедический словарь терминов по физической географии. 1980. И.С. Щукин (составитель). М.: Изд. Сов. Энциклопедия.
- Шварцев С.Л. 1996. Общая гидрогеология. М.: Недра. 423 с.
- Шварцев С.Л. 2010. С чего началась глобальная эволюция? // Вестник РАН. Т. 80. С. 235–244.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. 1976. Экология почвенных водорослей. М.: Наука. 143 с.
- Beal E.J., House Ch.H., Orphan V.J. 2009. Manganese- and iron-dependent marine methane oxidation // Science. V. 235. P. 184–187.

- Biological Soil Crusts: Structure, Function and Management. 2001 / Eds J. Belnap, O.I. Lange. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg, 503 p.
- Dahl T.W., Hammarlund E.U., Anbar A.D. et al. 2010. Devonian rise in atmospheric oxygen correlated to the radiation of terrestrial plants and large predatory fish. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1011287107.
- Ettwig K.F. and 22 coauthors. 2010. Nitrite-driven anaerobic methane oxidation by oxygenic bacteria. *Nature*. V. 464. P. 543–548.
- Extremophiles. 2010. Azores. P. 326.
- Fenchel T., Finlay B.J. 1995. Ecology and evolution in anoxic worlds. Oxford Univ. Press, Oxford. 276 p.
- Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth. 2003 / Eds W.E. Krumbein, D.W. Paterson, G.A. Zavarzin. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 482 p.
- Garvin J., Buick R., Anbar A.D. et al. 2009. Isotopic evidence for an aerobic nitrogen cycle in the latest Archean // *Science*. V. 323. P. 1045–1048.
- Golubic S., Schneider J. 2003. Microbial endoliths as internal biofilms. In: Fossil and recent biofilms. I.c. P. 249–263.
- Graedel T.E., Crutzen P.J. 1993. Atmospheric change: an Earth system perspective. Freeman and Company, New York. 446 p.
- Heckman D.S., Geiser D.M., Eidell B.R. et al. 2001. Molecular evidence for early colonization of land by fungi and plants // *Science*. V. 293. P. 1129.
- Hemp J., Pace L. 2010. Evolution of high potential electron transfer chains: chlorophyll based phototrophy, aerobic respiration, and denitrification. PS.18.002. ISME-13 2010, Seattle.
- Kato Y., Suzuki K., Makamura K. et al. 2009. **Hematite formation by oxygenated groundwater** more than 2.76 billion years ago. *Earth and Planetary Sci. Letters* 278. P. 40–49.
- Kinetics of water-rock interaction. 2008 / Eds S.L. Brantley, J.D. Kubicki, A.F. White. Springer Science + Business Media.
- Parnell J., Boyce A.J., Mark D. et al. 2010. Early oxygenation of the terrestrial environment during the Mesoproterozoic // *Nature*. V. 468. P. 290–293.
- Pereira S., Zille A., Micheletti E. et al. 2009. Complexity of cyanobacterial exopolysaccharides: composition, structures, inducing factors and putative genes involved in their biosynthesis and assembly // *FEMS Microbiol. Rev.* V. 33. P. 917–941.
- Potts M. 1994. Desiccation tolerance of prokaryotes // *Microbiol. Rev.* V. 58. P. 755–805.
- Retallack G.J. 1994. Where the Ediacarn fossils lichens? // *Paleobiology*. V. 20. P. 523–544.
- Retallack G.J. 2009. Cambrian-Ordovician non-marine fossils from South Australia // *Alcheringa*. V. 33. P. 355–391.
- Sahl J.W., Pace N.R., Spear J.R. 2008. Comparative molecular analysis of endoevaporitic microbial communities // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 74. P. 6444–6446.
- Sanders W.B., Moe R.L., Ascaso C. 2004. The intertidal marine lichen formed by the pyrenomycete fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina) and the brown alga *Petroderma muculiforme* (Phaeophyceae): thallus organization and symbiont interaction // *American J. of Botany*. V. 91. № 4. P. 511–522.
- Wynn-Williams D.D. 2000. Cyanobacteria in deserts – life at the limit? / The ecology of cyanobacteria. Eds B.A. Whitton, M. Potts. Kluwer Acad. Publ. P. 341–366.
- Zavarzin G.A. 1995. Soehngen psychrophilic cycle // *Ecol. Chem.* V. 4. № 1. P. 3–12.

ЗЕМЛЯ В ПРОТЕРОЗОЕ И РАННЕМ ПАЛЕОЗОЕ: *BACKGROUND* РАННЕЙ КОЛОНИЗАЦИИ СУШИ

С.В. Рожнов

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

Обзор основных изменений географической оболочки Земли в мезо-неопротерозое и раннем палеозое, важных для создания условий колонизации суши высшими растениями, показывает значительную роль в этих изменениях обратных связей между биотой и окружающей средой, действующих на фоне палеогеографических преобразований. Палеогеографическая картина Земли, начиная с мезопротерозоя до девонской колонизации суши, последовательно менялась в пять этапов: 1) слияние континентов в единый суперконтинент Родинию, завершившееся примерно 1 000 млн. лет назад; 2) последующий распад Родинии на два больших суперконтинента, Гондвану и Лавразию (800–650 млн. лет); 3) дальнейшее разделение Лавразии на три больших континента (Лаврентию, Балтику и Сибирь), завершившееся к началу кембрия (540 млн. лет); 4) раздельное существование сформировавшихся четырех континентов в кембрии и ордовике (550–440 млн. лет); 5) слияние Лаврентии и Балтики в единый континент Лавруссию, полностью закончившееся к началу девонской колонизации суши (420 млн. лет). Каждый из этих крупных этапов характеризовался особыми климатическими, геохимическими и геоморфологическими особенностями, определявшими возможность колонизации суши разными группами организмов. Практически весь кислород и большая часть углекислого газа до массовой колонизации суши высшими растениями в девоне поступали в атмосферу из морей и океанов. Содержание кислорода в атмосфере до этого момента не превышало 10 %.

Ключевые слова: биосфера, географическая оболочка, палеогеография, протерозой, венд, кембрий, ордовик, силур, колонизация суши, климат, оледенения.

ВВЕДЕНИЕ

Массовая колонизация сосудистыми растениями суши, выход их в аэротоп, по терминологии Г.А. Заварзина (2011), обусловил быстрое изменение биосферы не только в ее континентальной, сухопутной части, но и в целом, включая морскую и океаническую акватории. Это связано, прежде всего, с изменением баланса поступления в атмосферу кислорода и потребления углекислого газа, а также с особенностями захоронения органического вещества. С выхода растений в аэротоп началось развитие экосистем, одноклеточных с современными, и формирование биосферы современного облика.

Вместе с тем, колонизация суши имеет длинную додевонскую историю, связанную с освоением внутренних водоемов, влажных районов суши и амфибиальных ландшафтов. Вероятно, эта история началась с начала появления жизни на Земле еще в анаэробной обстановке (Розанов, 2009). С появлением аэробной атмосферы, когда примерно 2.3 млрд. лет назад содержание кислорода в атмосфере достигает 0.1 %, условия на суше стали быстро изменяться и появилось больше возможностей для заселения суши прокариотами, прежде всего, оксигенными фотосинтетиками, а позже и эукариотами. Если в морях и океанах было возможно появление кислородных оазисов в насыщенных фотосинтетиками зонах, то в атмосфере такие оазисы не могли существовать из-за быстрого перемешивания воздушных масс и быстрого усреднения содержания кислорода в атмосфере. Поэтому Главное событие оксигенизации атмосферы, приуроченное к раннему протерозою 2.3 млрд. лет назад, привело к резкому изменению возможностей колонизации суши. С этого момента начинается развитие аэробной биосферы, хотя отдельные кислородные оазисы в морях и других водоемах могли существовать и раньше.

Начиная с раннего протерозоя менялись многие параметры географической оболочки, включая площадь и расположение континентов, состав океанической воды и атмосферы, значительные изменения климата и даже продолжительность суток. Существенные изменения в геологической обстановке позволили создать геохронологическую шкалу докембрия, а развитие органического мира в фанерозое стало основой детальной геохронологической шкалы последнего полмиллиарда лет (рис. 1).

С появлением эукариот на «прокариотную биосферу» стала накладываться «эукариотная биосфера», осваивавшая уже сформированные ранее биосферные циклы (Заварзин, 2004). Этот процесс особенно ускорился с конца среднего рифея – начала верхнего рифея (1200–1000 млн. лет) после «неопротерозойской революции», как назвал Заварзин (2003) массовое появление акантоморфных акритарх, отражающих взрывообразное увеличение таксономического разнообразия эукариотных микроорганизмов (Сергеев и др., 2010). Эти изменения хорошо фиксируются в морских отложениях. Континентальные отложения встречаются значительно реже

				Мил. лет	Палеогеографические события	Оледенения	
Фанерозой	Палеозой	Поздний палеозой	Девон	416	Сокращенный уровень содержания кислорода (21 %) Слияние Лаврентии и Балтики в Лавруссия. Закрытие океана Япетус	Позднеордовинское-раннесилурийское (444 млн. лет)	
		Ранний палеозой	Силур	444			
			Ордовик	490			
			Кембрий	535			
Томмотский	542	Распад Лавразии на Лаврентию, Балтику и Сибирь. Открытие океана Япетус (540 млн. лет)	Байкалур (342 млн. лет) Баскык (500 млн. лет) Марино (650-685 млн. лет) Степ (650 млн. лет) Ранглен (723-710 млн. лет) Кайлас (754-746 млн. лет)				
Неопротерозой	Венд			635			
	Поздний	Криогенный	Распад Родиния на Гондвану и Лавразию (800-650 млн. лет)	1030	Консолидация Родиния (1000-1300 млн. лет)		
Тоний							
Протерозой	Мезопротерозой	Рифей	Средний	1350	Эстабий		
						Ранний	Калемский
	Орозерий						
		Рисбий					
	Сидерий		2300	Главное событие окисления атмосферы ($O_2 > 0,1\%$)	Гуронская glaciation (2,2-2,4 млн. лет)		
2500							
	Архей						

Рис. 1. Геохронологическая шкала протерозоя и раннего палеозоя с основными палеогеографическими событиями и оледенениями. На границе кембрия и докембрия показано положение пограничных немакит-далдынского и томмотского горизонтов. Используются данные из работ Сергеев и др., 2010, Чумаков, 2011.

и изучены хуже. Тем не менее, многие остатки континентальной сухопутной биоты могли сноситься в море и захороняться в морских отложениях. Но отличить их от исходно морских организмов часто бывает очень сложно. Для понимания процесса ранней колонизации суши в аэробной атмосфере

протерозоя и раннего палеозоя важно представлять основные параметры географической (ландшафтной) оболочки того времени, являющейся вмещителем биосферы, и включающей «взаимодействующие слои нижней атмосферы, гидросферу и верхние слои литосферы» (Заварзин, 2011), и их соответствие возможной колонизации суши теми или иными организмами. Эти параметры составляют фон, background, который определял возможность и особенности колонизации суши. Важной составляющей этого фона является палеогеографическая картина.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ: ОТ РОДИНИИ (ПАЛЕОПАНГЕИ) К РАЗДЕЛЕННЫМ МАТЕРИКАМ

Палеогеография протерозоя известна значительно хуже, чем фанерозойская, из-за трудностей, связанных с большей фрагментарностью геологической летописи этого времени, в частности, недостаточностью палеомагнитных данных, с одной стороны, и отсутствием биогеографически значимых остатков организмов, с другой. По этой же причине существует значительное число палеогеографических построений протерозойской поверхности Земли, нередко противоречащих друг другу в некоторых своих частях. Тем не менее, существует консенсус относительно основных наиболее существенных особенностей протерозойской географии. Достоверные геологические свидетельства указывают существование в мезопротерозое гигантского суперконтинента (рис. 2), вытянутого с юга на север, от Южного полюса до средних и даже высоких северных широт (Богданова, Писаревский, Ли, 2009). Обычно этот суперконтинент называют Родинией, от русского слова Родина (McMenamin, McMenamin, 1990), но нередко к нему применяют название Палеопангея, по аналогии с единым материком в пермский период, который А. Вегенер в свое время назвал Пангеей. Этот материк окружал огромный единый Мировой океан, Мировия, как его называли Марк и Диана МакМенамин (McMenamin, McMenamin, 1990), или, по-другому, океан Панталасса, охватывавший всю остальную поверхность Земли. В центре этого суперконтинента находилась Лаврентия (Северная Америка), располагавшаяся в южной приэкваториальной области. Очертания Родинии были, видимо, довольно изрезанными, и Мировой океан глубоко вдавался в ее пределы, а значительная часть континента была покрыта эпиконтинентальными морями (рис. 3а) (Богданова, Писаревский, Ли, 2009). Родиния консолидировалась 1100–1000 млн. лет назад и снова стала дезинтегрироваться около 800 млн. лет назад (Meert and Torsvik, 2003). Выделяются четыре главных этапа распада Родинии, в разной степени затрагивавшие многие блоки этого суперконтинента: 825–800, 780–755, 740–720 и 650–550 млн. лет (Богданова, Писаревский, Ли, 2009). Распадом Родинии начался мегацикл (цикл Вильсона) тектонической эволюции Земли, закончившийся в самом конце палеозоя формированием нового суперконтинента, Пангеи.

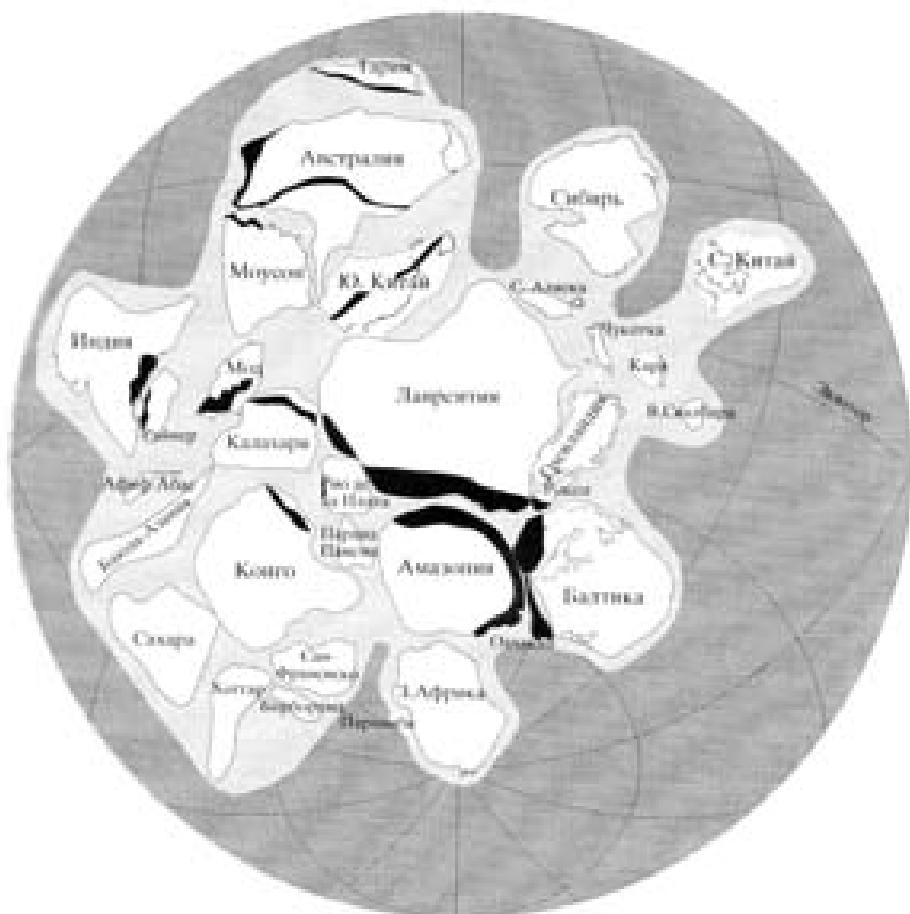


Рис. 2. Состав единого суперконтинента Родинии в мезопротерозое и соотношение сухопутных участков (белое) и эпиконтинентальных морей (серое) на этом континенте. Темно-серым показан окружающий Родинию Мировой океан. Черным цветом показаны главные коллизионные орогены (по Богдановой и др., 2009).

Распад Родинии в Неопротерозое привел к обособлению двух огромных блоков – Гондваны и Лавразии, разделенных широким океаном (рис. 3б). В Гондване соединились блоки Западной (Африка и Южная Америка) Гондваны и Восточной (Индия, восточная Антарктида, Мадагаскар, Австралия и Шри-Ланка) Гондваны. В Северном полушарии из Родинии обособился крупный континент Лавразия, объединявший Северную Америку (Лаврентию), Балтику и Сибирь (Meert, Lieberman, 2008; Cocks, Torsvik, 2005, 2007). Распад Родинии и значительные взаимные перемещения обособившихся Гондваны и Лавразии должны были привести к сильной перестройке океанических течений, которая могла привести к значи-

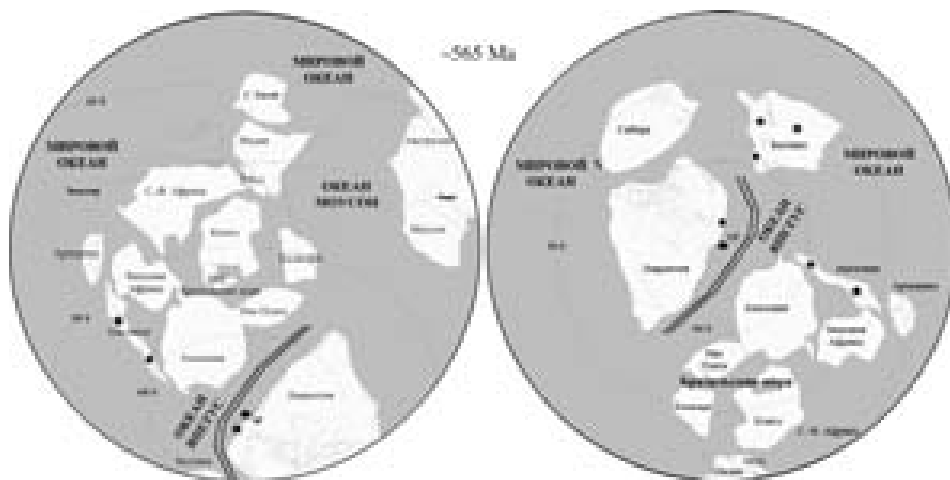


Рис. 4. Земля в венде: раскрытие океана Япетус и обособление четырех основных континентов раннего палеозоя. Звездочкой показано распространение ледниковых отложений (по Meert, Lieberman, 2008).

Таким образом, к началу раннего кембрия произошли два наиболее важных для палеогеографии события: это открытие и относительно быстрое расширение океана Япетус и разделение Лавразии на три больших фрагмента – Лаврентию, Балтику и Сибирь (Seslavinsky, Maidanskaya, 2001). Раздельное существование четырех крупных континентов, Гондваны, Балтики, Лаврентии и Сибири, определяло палеогеографическую картину всего раннего палеозоя.

С конца венда, а особенно с начала кембрия, для палеогеографических реконструкций большое значение приобретают биогеографические данные, резко повышающие достоверность реконструкции взаимного расположения материков. В кембрии океан Япетус расширялся, Лаврентия и Сибирь дрейфовали к экватору (рис. 5). На Гондване горные хребты, возникшие к началу кембрия при коллизии Гондваны, слиянии ее в единый континент, быстро эродировались, так что в среднем кембрии Гондвана представляла собой обширное плато (Khain, Seslavinsky, 1995). Балтика также в значительной степени была пенепленизирована и располагалась в высоких широтах Южного полушария. В целом венд и ранний кембрий были временем исключительно высокой скорости эрозии, вероятно, наибольшей скорости во всей истории Земли (Seslavinsky, Maidanskaya, 2001). Широко развивались островные дуги, обрамляя Гондвану вдоль края океана Панталасса. Они включают вулканические арки Северного Китая, юго-восточной Австралии, Кордильеры Чили и Аргентины и, возможно, Колумбии (Gravestock, Shergold, 2001). Почти всю Балтику в середине кембрия занимал огромный, но исключительно мелководный бассейн (Дмитровская, 1988). На середину кембрия приходится время наибольшей тектонической активности этого периода, пик Салаирской орогении.



Рис. 5. Земля в раннем кембрии (по Meert, Lieberman, 2008).

В ордовикский период продолжали существовать четыре крупных континента, и множество микроконтинентов (террейнов), возникших в результате прогрессирующего рифтинга окраин Гондваны (рис. 6). Все континенты располагались почти исключительно в Южном полушарии. Самый крупный континент Гондвана включает Африку, Мадагаскар, Флориду, Южную Америку, Аравию, Индию, Антарктиду, Новую Гвинею и Австра-



Рис. 6. Земля в конце раннего ордовика: расположение основных континентов (по Cocks, Torsvik, 2002).

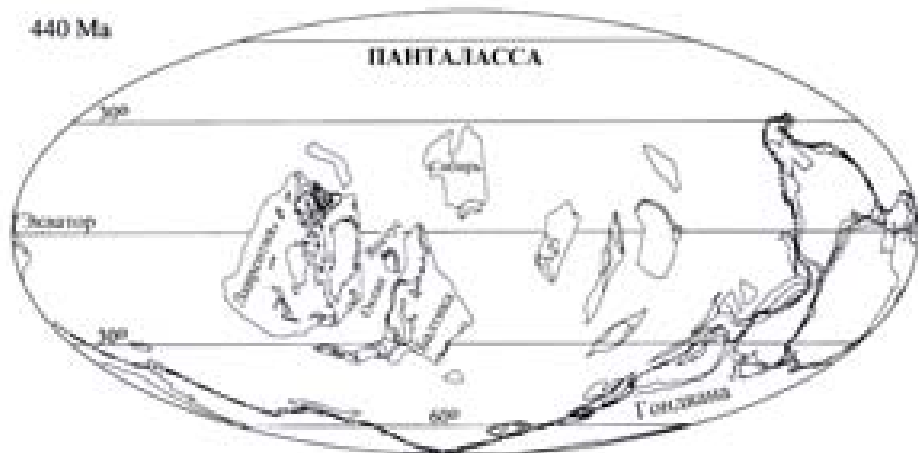


Рис. 7. Земля в силуре: закрытие океана Япетус и слияние Балтики и Лаврентии в единый континент Лавруссия (по Cocks, Torsvik , 2002).

лию. Эта огромная территория располагалась вблизи Южного полюса, но в отдельных частях протягивалась почти до экватора. Балтика охватывала Восточно-Европейскую платформу и Скандинавию. В раннем ордовике она находилась в высоких южных широтах, постепенно перемещаясь к северу и достигла к концу ордовика приэкваториальных широт (Cocks, Torsvik, 2005). Сибирь, охватывая главным образом Сибирскую платформу, весь ордовик находилась в приэкваториальной части. Лаврентия охватывала большую часть современной Северной Америки, Гренландию, Шпицберген и северную часть Британских островов. Она располагалась в экваториальной зоне. Кроме этих крупных континентов существовало множество небольших микроконтинентов, большая часть которых окружала Гондвану, объединенных под названием Пери-Гондваны. Это Авалония (Ньюфаундленд, Англия, Уэльс, южная часть Ирландии и часть Западной Европы), Сибумасу (Бирма, з. Таиланд, з. Малайзия, Суматра), Аннамия (Индокитай), Северный Китай и Южный Китай. Фаунистически не менее важны более мелкие микроконтиненты Перуника (Богемия), Тауриды и Понтиды (Турция), Тарим, Казахский, Гималайский и Аргентинские Прекордильеры. Известны несколько островных дуг и остатков архипелагов. Почти все Северное полушарие было занято огромным океаном Панталласа. Лаврентию и Балтику разделял широкий океан Япетус. В позднем ордовике между Гондваной и Авалонией при ее миграции в сторону Лаврентии образовался океан Реикум, а между Авалонией и Балтикой Море Торнквиста. При перемещении Балтики к северо-западу в ее тыловой части раскрылся Уральский океан, отделенный от осевой части Палеоазиатского океана Казахским микроконтинентом.

К концу ордовика океан Япетус стал закрываться, в результате чего в силуре Лаврентия и Балтика соединились в единый континент Лавруссия, располагавшийся в приэкваториальной области (рис. 7). Гондвана протягивалась от Южного полюса до экватора. В ее высокоширотной части (от Южного полюса до примерно 30° ЮШ) в самом конце ордовика произошло мощное покровное оледенение, следы от которого в виде тиллитов и дропстоунов лучше всего сохранились в Северной Африке, но известны также из Южной Америки, Аравии и Южной Африки (Cocks, Torsvik, 2007). Сибирь продолжала свое движение к северу и концу силура сместилась к 30° СШ (Cocks, Torsvik, 2007). Лавруссия и Гондвана к концу силура сильно сблизилась и океан Реик резко сузился (рис. 8). Это привело к сильному космополитизму бентосной фауны в конце силура – начале девона, что свидетельствует о хорошей биогеографической связи между эпиконтинентальными морями всех позднесилурийских континентов и сходной тем-

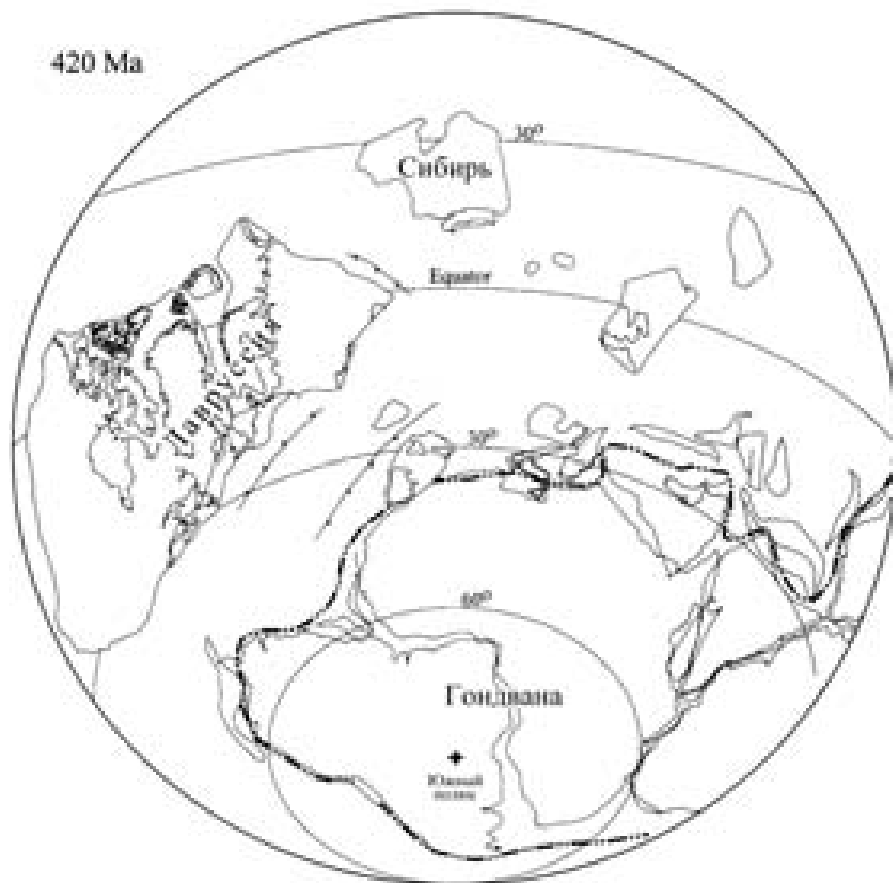


Рис. 8. Земля в среднем девоне (по Cocks, Torsvik, 2002).

пературе воды (Cocks, Torsvik, 2007). Сибирский континент, который для девона и позднего палеозоя чаще называют Ангаридой, в середине девона располагался на 30° широте Северного полушария. Сибирь оказывается далеко удаленной от сближенных между собой Лавруссии и Гондваны и расположенных основной своей частью в Южном полушарии (Cocks, Torsvik, 2007). В девоне, когда стали широко распространяться наземные растения, быстро установились три из четырех позднепалеозойских фитогеографических царств (ангарское, евразийское и гондванское). Четвертое царство, катазийское, выделилось из евразийского только в самом конце карбона (Wnuk, 1996). Что означает формирование первых трех царств с момента появления сосудистых растений в геологической летописи: независимое полифилетическое происхождение сосудистых растений на разделенных участках суши, или быстрое расселение и географическую адаптацию единого предка сосудистых растений? Для определенного ответа на этот вопрос еще недостаточно данных. Тем не менее, первые наземные растения, судя по криптоспорам и трилетным спорам, появились в ордовике на Гондване, затем в конце ордовика они проникли в Авалонию, а через нее в Балтику и Лаврентию (Stemans et al., 2010).

Таким образом, палеогеографическая картина Земли, начиная с мезопротерозоя до девонской колонизации суши, последовательно менялась в пять этапов (рис. 1): 1) слияние континентов в единый суперконтинент Родинию, завершившееся примерно 1000 млн. лет назад; 2) последующий распад Родинии на два больших суперконтинента, Гондвану и Лавразию (800–650 млн. лет); 3) дальнейшее разделение Лавразии на три больших континента (Лаврентию, Балтику и Сибирь), завершившееся к началу кембрия (540 млн. лет); 4) раздельное существование сформировавшихся четырех континентов в кембрии и ордовике (550–440 млн. лет); 5) слияние Лаврентии и Балтики в единый континент Лавруссию, полностью закончившееся к началу девонской колонизации суши (420 млн. лет). Каждый из этих крупных этапов характеризовался особыми климатическими, геохимическими и геоморфологическими особенностями, определявшими возможность колонизации суши теми или иными организмами.

Геоморфология суши и морского дна определялось взаимным балансом орогенных движений и магматизма, связанных в значительной степени коллизией и аккрецией континентов, раскрытием закрытием океанов, с одной стороны, и скоростью эрозии, обусловленной контрастностью рельефа, особенностями климата и отсутствием растительного покрова в рассматриваемое время.

Отсутствие растительного покрова способствовало быстрому выветриванию горных пород и пенепленизации обширных пространств. Из-за контрастности быстро нагревающихся участков суши и прилегающих водных пространств должны были возникать сильные ветры, приводящие к мощ-

ной эоловой эрозии и переносу пыли на большие расстояния. Это могло обогащать удаленные от суши участки океана биогенами и способствовать уменьшению площади «голубого океана», бедного планктонной жизнью (Заварзин, Рожнов, 2010).

Водные потоки, спускающиеся с гор, несли разнообразный по размеру материал, закономерно откладывающийся в прибрежных равнинах и прилегающих морях по мере удаления от области сноса. На пенеппенизированной равнине русла потоков все время мигрировали, образуя в амфибиальной зоне бесконечно перемываемые косослоистые песчаные отложения, напоминающие современные дельтовые отложения, как их часто и называют. Но, в отличие от настоящих дельтовых отложений, они занимают огромные площади выровненных равнин, пересеченных многочисленными мигрирующими руслами потоков различной мощности и протяженности, частично затопленных морем без четко выраженной береговой линии. Поэтому при высоком стоянии Мирового океана значительная часть континентов представляла собой огромное эпиконтинентальное море с обширными амфибиальными пространствами вдоль нечетко выраженной береговой линии. При низком уровне океана обширные пенеппенизированные пространства континентов представляли собой обширные пустынные пространства с солеными внутренними бассейнами при жарком сухом климате и пресноводными амфибиальными ландшафтами при влажном климате. Особый тип ландшафта существовал во время оледенений, столь характерных для позднего протерозоя. При оледенении уровень моря понижался и огромные пенеппенизированные равнины могли быть заняты ледником при достаточном поступлении осадков или могли представлять собой огромные замороженные пространства, занятые разнообразным обломочным материалом. Позднепротерозойские оледенения оказали значительное влияние на развитие биосферы и были тесно увязаны с развитием органического мира (Чумаков, 2010).

ОЛЕДЕНЕНИЯ

Первые покровные оледенения в истории Земли, хотя и очень пространственно ограниченные, приурочены к верхнему архею (2.9 млрд. лет). Его следы известны в Южной Африке. Это ледниковые и частично бассейновые отложения с дробстоунами группы Мозоан и, предгорные ледниковые отложения надгруппы Витватерсранд (Чумаков, 2004). Ледниковые отложения низов протерозоя известны на четырех континентах (Северная Америка, Балтийский щит, Южная Африка и Западная Австралия). Их возраст колеблется от 2.2 до 2.4 млрд. лет. Однотипные изотопно-углеродные аномалии в перекрывающих эти ледниковые отложения карбонатах подтверждают приблизительную одновременность раннепротерозойских оледенений (Семихатов и др., 1999; Чумаков, 2004). По названию ранне-

протерозойской Гуронской надгруппы, где к северу от Великих озер были установлены три ледниковых горизонта, раннепротерозойское оледенение получило название Гуронского. Чумаков (2011) назвал эту серию раннепротерозойских оледенений гуронской гляциоэрой (рис. 1).

После Гуронского оледенения во второй половине раннего протерозоя и первой половине рифея протекала длительная «ледниковая пауза», охватывавшая не менее 1.2, а скорее 1.5 млрд. лет (Чумаков, 2004, 2011).

Начиная с позднего рифея ледниковые периоды стали проявляться на Земле почти регулярно. Это несколько последовательных оледенений позднего докембрия, позднеордовикско-раннесилурийское, позднедевонское-раннекаменноугольное, среднекаменноугольное-пермское и незавершенное позднекайнозойское оледенения. По мнению Н.М. Чумакова (2004), в истории Земли существует тенденция к увеличению частоты, сложности и масштаба оледенений, связанных с общим похолоданием, отражающим сокращение теплового баланса поверхности планеты. Главной причиной сокращения этого теплового баланса он считает уменьшение плотности атмосферы с одновременным снижением содержания в ней парниковых газов.

Позднепротерозойские оледенения были, видимо, наиболее глобальными в истории Земли. Чумаков (2011) объединил серию крупных оледенений второй половины позднего рифея и венда в африканскую ледниковую эру (гляциоэру). Эта гляциоэра, по данным Чумакова (2011), объединяет следующие шесть крупных ледниковых событий (гляциопериодов), повторявшихся каждые 30–50 млн. лет: Кайгас, Рэпитен, Стерт, Марино, Гаскье и Байконур (рис. 1).

Оледенение Кайгас (754 млн. лет), возможно, являющееся лишь региональным, было приурочено преимущественно к Южной Африке. К гляциопериоду Кайгас Чумаков отнес и несколько более позднее оледенение Чуос (746 млн. лет) того же региона.

Оледенение Рэпитен (723–710 млн. лет), которое иногда считают нижней частью стертовского, известно по ледниковым отложениям Омана, гор Маккензи, Айдахо и, возможно, Южного Китая.

Оледенение Стерт (закончилось 660 млн. лет назад) в первоначальном понимании представлено Марино-гляциальными отложениями подсерии Юднамонтана в Австралии.

Оледенение Марино объединяет группу оледенений, произошедших в начале венда (или, по другой номенклатуре (Knoll et al., 2004), в конце криогения– системы, подстилающей эдиакарий и соответствующая верхам верхнего рифея и низам нижнего венда (Семихатов, 2000). Связанные с ним отложения представлены в типовом разрезе Южной Австралии подсерией Иерелина, строение которой свидетельствует по крайней мере о трехкратной смене ледниковых и межледниковых обстановок в открытом бассейне (Чумаков, 2011). Радиоизотопные определения устанавливаются для этой се-

рии широкие пределы – от 657 до 588 млн. лет. Но наиболее распространенное мнение о его начале 650 млн. лет и внезапном окончании 635 млн. лет (Hoffman, Li, 2009). Отложения этого гляциопериода широко развиты почти на всех континентах (Австралия, Южный Китай, Патомское нагорье, Куругтаг, Киргизия, Таудени).

Оледенение Гаскье представлено хорошо датированными отложениями на Ньюфаундленде и коррелируемыми с ними отложениями в Северной Норвегии и некоторых других местах. Его возраст около 590 млн. лет и продолжительность 1–2 млн. лет.

Отложения оледенения Байконур широко развиты в Центральной и Восточной Азии, в Африке и Южной Америке. Главное ледниковое событие этого гляциопериода приурочено к нижней границе немакит-далдынского века (542 млн. лет назад), а продолжительность была 3–5 млн. лет.

Палеогеографическое распространение ледниковых отложений в верхах рифея и низах венда, опирающееся на палеомагнитные данные, показывает их существование в низких широтах. Это позволило сформулировать гипотезу полностью обледенелой Земли (Snowball Earth), (Kirschvink, 1992; Hoffman et al., 1998). Согласно этой гипотезе, Земля в позднем рифее и раннем венде несколько раз полностью покрывалась ледниковыми щитами, включая всю поверхность океанов. Причиной такого мощного оледенения могло быть резкое уменьшение содержания углекислого газа в атмосфере и солнечной радиации. Механизм уменьшения углекислого газа в атмосфере остается противоречивым. Спусковым механизмом для его уменьшения предполагают, например, тектонические изменения. Для оледенения Стерт, например, рассчитана долговременная эволюция содержания углекислого газа в атмосфере при распаде Родинии с помощью климат-геохимической модели GEOCLIM (Donnadieu et al., 2004). Авторами этих расчетов было показано, что распад Родинии привел к увеличению поверхностного размыва и связанного с этим увеличением потребления углекислого газа из атмосферы при континентальном выветривании. Этого уменьшения было достаточно для перехода от теплого, «greenhouse», климата к холодному, «icehouse». Объединение этих результатов с сопутствующими распаду Родинии весьма значительными излияниями базальтовых траппов, вулканическая пыль от которых могла сильно затенять поверхность Земли, приводит авторов к выводу о возможности полного покрытия Земли ледяным щитом (Donnadieu et al., 2004). К этому можно добавить, что связанное с излияниями траппов запыление атмосферы приводит не только к меньшему поступлению солнечного тепла на поверхность Земли, но и к обогащению ранее безжизненных пространств океана биогенами, позволяющими массово развиваться фитопланктону на огромных пространствах океана даже при «затемненной» атмосфере. Это могло приводить к обильному выделению кислорода и поглощению углекислого газа. Если при этом создаются условия для захоронения

органики, например при отсутствии термоклина в холодной воде, то массовое развитие фитопланктона могло привести к существенному понижению углекислого газа в атмосфере и последующему похолоданию.

Расчеты климат-геохимической модели вступают в противоречие с расчетами атмосферно-океанической «Общей климатической модели» (FOAM), показавшими физическую невозможность полного оледенения Земли при наличии океанического переноса тепла (Poulsen et al., 2001). Существуют и другие расчеты, показывающие невозможность полного обледенения Земли только в результате уменьшения парникового эффекта. Поэтому для объяснения глобального обледенения привлекаются трудно доказуемые космические факторы, например, увеличение наклона земной оси, прохождение Земли через скопления космической пыли и другие. Их критический обзор дан в работах Чумакова (Чумаков, 2008; Chumakov, 1992).

Чумаков (2008) детально рассмотрел аргументацию сторонников и противников популярной гипотезы полностью обледенелой Земли и пришел к выводу, что некоторые позднепротерозойские оледенения были более обширными, чем фанерозойские, но не были тотальными и океан не замерзал полностью. Это хорошо согласуется с наблюдаемой преемственностью развития сообществ в венде.

В конце ордовика и самом начале силура произошло новое покровное оледенение, охватившее значительную часть Гондваны. Его следы хорошо сохранились, например, в Северной Африке. Это оледенение развитие привело к значительной регрессии моря, сменившееся после таяния ледника в начале силура к мощной трансгрессии. Регрессия суживала ареалы морских бентосных организмов, вызывая резкое уменьшение биоразнообразия (Rozhnov, 2007), но способствовала расширению ареала уже существовавших в ордовике наземных растений, особенно несущих криптоспоры, как способных переносить широкие вариации климата. Поэтому растения с криптоспорами хорошо перенесли позднеордовикское похолодание, связанное с оледенением. Растения с трилетными спорами были более чувствительны к климату и были приурочены к низким широтам. Предполагают, что криптоспоры были связаны с мохообразными растениями, а триpletные споры продуцировались сосудистыми растениями и их непосредственными предками (Edwards, Richardson, 2004). Последующая трансгрессия в раннем силуре была связана со значительным изменением морской биоты и привела к окончательной смене кембрийской эволюционной фауны собственно палеозойской (Rozhnov, 2007). Одновременно эта трансгрессия уничтожила многие биотопы, связанные с развитием наземных растений в позднем ордовике. Позднесилурийская регрессия, продолжавшаяся до раннего девона, привела к доминированию в конце раннего силура растений с триpletными спорами и установлению фитогеографических провинций, в значительной степени связанных с климатической зональностью (Steevens et al., 2010; Wnuk, 1996).

КЛИМАТ

Реконструировать климат и климатическую зональность в докембрии значительно труднее, чем в фанерозое. Как указывают Чумаков и Сергеев (2004), эти трудности связаны с четырьмя основными особенностями докембрия: недостаточно высокая разрешающая способность докембрийской стратиграфии; отсутствие надежной реконструкции расположения континентов; сокращенный набор литологических и, особенно, палеонтологических индикаторов климата; значительная разобщенность ареалов отложений докембрия. Из-за недостаточной разрешающей способности стратиграфии докембрия возникает значительное несоответствие точности стратиграфии протерозойских отложений скорости изменений климата: за минимальные отрезки протерозойского времени, которые мы можем выделить в региональном, а тем более в глобальном масштабе, климат мог несколько раз существенно меняться. Поэтому происходит его усреднение за большой промежуток геологического времени. Тем не менее, мелкомасштабные реконструкции вендского климата оказываются вполне успешными, и на их основе возможно некоторое приближение к глобальной реконструкции вендской климатической зональности. Глобальная реконструкция опирается на предполагаемое расположение палеоконтинентов и литологические индикаторы климата. Наиболее достоверными индикаторами климата в протерозое являются ледниковые отложения – тиллиты (ископаемые отложения континентальных и лежащих на шельфе ледников) и диамиктиты (породы, структурно похожие на тиллиты) (рис. 9, 10). Они указывают на холодный предшествующий климат и потепление во время



Рис. 9. Непротерозойские диамиктиты. Монголия. Разрез Цаган-Гол.



Рис. 10. Характерная утюгообразная форма валуна со штриховкой на поверхности, из диамиктитов разреза Цаган-Гол, Монголия.

их отложения. Дропстоуны (выпавшие из айсбергов камни, проминающие или протыкающие донные слои и облекающиеся последующими слоями) указывают на прохладный климат и относительную близость ледника и материка с холодным климатом. Индикаторами сухого и жаркого климата являются эвапориты, а теплого климата – карбонатные платформы.

Гуронская гляциозера, приуроченная к началу протерозоя (2.2–2.4 млрд. лет) связана с существованием холодной биосферы в то время. Последующая за ней длительная ледниковая пауза продолжительностью 1.2–1.5 млрд. лет свидетельствует о теплой в целом биосфере в течение этого весьма длительного промежутка времени. Окончание ледниковой паузы, приуроченное к позднему рифею, вновь свидетельствует об установлении холодной в целом биосферы, продолжавшейся до начала кембрия. Но с этого момента становится возможным более подробно говорить о глобальном климате, используя более точную стратиграфию и распространение некоторых фаций. Для венда Чумаков и Сергеев (2004) намечают по эпизодическим оледенениям области холодного климата, по карбонатным платформам – области теплого климата, а по присутствию эвапоритов, карбонатных, а иногда и бескарбонатных красноцветов, намечаются области аридного климата. По их данным в раннем венде (600–590 млн. лет) ледниковые отложения были распространены на всех крупных континентах и многих микроконтинентах (рис. 4). Это время характеризуется холодным климатом и именно для него наиболее убедительны представления о полностью обледененной Земле (snowball Earth) или, во всяком случае, о наиболее масштабном оледенении за всю историю Земли (рис. 1). Средний венд (590–545 млн.

лет) был безледниковой эпохой, а биосфера была теплой. В позднем венде (545–535 млн. лет) между холодными поясами в низких и частично южных средних широтах располагался жаркий пояс с располагавшимися там карбонатными платформами (Северо-Западная Америка, Сибирь, Аравия и Южнокитайский блок). Большая часть жаркого пояса была аридной, судя по отложениям соли, гипса и ангидрита во многих регионах этого пояса. В целом климат позднего венда был ледниковым, биосфера – холодной, климатическая зональность асимметричной.

Климат на Земле определяется, прежде всего, потоком солнечной энергии, поступающей на поверхность на Земли и альбедо этой поверхности, характеристикой ее отражательной способности. Поток солнечной энергии, падающей на Землю, остается постоянным в течение длительного времени, хотя светимость Солнца в протерозое могла быть на 30 % меньше современного. Альбедо зависит от многих условий. Альбедо материков значительно выше альбедо океанов. Поэтому, если большая часть материков расположена вблизи экватора, то общее альбедо Земли значительно увеличивается. Заснеженность поверхности суши, широкое развитие оледенений и океанических льдов существенно увеличивают альбедо. Очень важным для климата является соотношение переноса тепла от экватора к полюсам океаническими течениями и воздушными массами.

Вытянутость Родинии с севера на юг делало его преградой для циркумэкваториальных океанических течений, обусловленных вращением Земли, и могло способствовать перемещению теплых приэкваториальных масс морской воды вдоль побережья Родинии, что во многом определяло теплый в целом климат этого суперконтинента. Вместе с тем, благодаря меридиональной вытянутости, на нем должна была быть выражена климатическая зональность, обусловленная температурным градиентом и дифференцированной влажностью. Местами климат был весьма засушливым, о чем свидетельствуют эвапоритовые отложения. Разделение Родинии на два суперблока, Гондвану и Лавразию, замкнуло циркумэкваториальное течение через возникший между ними океан Прототетис и могло уменьшить перенос тепла океаническими течениями от экватора к полюсам, что, в таком случае, явилось одной из причин установления холодного климата на этих суперконтинентах и в дальнейшем к мощным оледенениям.

Существование единого суперконтинента предполагает, что длина его береговой линии и площадь шельфа вокруг него были значительно меньше, чем при существовании нескольких разделенных континентов. Эти условия в значительной степени определяли степень заселенности Земли и первичную продукцию биосферы. Действительно, насыщенность вод необходимыми для развития продуцентов биогенами приурочена к близким от суши пространствам, откуда они в значительной степени поступают. Донная жизнь приурочена преимущественно тоже к прибрежному мелко-

воду, к амфибиальному ландшафту в широком смысле, где преимущественно развивались строматолиты, цианобактериальные маты и биопленки. В поверхностном слое морей, обеспеченном биогенами, развивались прокариоты и одноклеточные эукариоты. Обеспечение поверхностных вод океана биогенами происходило двумя основными путями: поступление с суши и в меньшей степени из подводных гидротермальных источников и при подводном выветривании. Поступление с суши происходило двумя путями – непосредственный сток с суши с водными потоками и с разносимой от материка пылью. Последний путь поступления биогенов в океан был весьма существенным при большой поверхности суши, не прикрытой растительностью. Это могло приводить к почти полному заселению океана и возможному отсутствию малопродуктивного «голубого океана», лишённого биогенов и развивавшихся на них фототрофов. Вместе с тем, из-за возможного сильного ультрафиолетового облучения самый продуктивный слой с фототрофами находился не у самой поверхности, как в настоящее время, а был опущен примерно на метровую глубину.

Насыщенная биогенами пыль могла поступать в океанические пространства при вулканических извержениях. В эпохи вулканизма, связанные, например, с раскрытием океанов и распадом Родинии, первичная продукция могла сильно увеличиваться за счет увеличения обогащенных биогенами океанических пространств, несмотря на затемненность атмосферы. Это, в свою очередь, влияло на содержание кислорода и углекислого газа в атмосфере, оказывавшими как прямое, так и опосредованное влияние на возможность заселения суши.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ГИДРОСФЕРЫ И АТМОСФЕРЫ

Содержание кислорода в атмосфере в течение протерозоя и раннего палеозоя увеличилось от 0.1 % в палеопротерозое 2.3 млрд. лет назад в момент Главного события оксигенизации атмосферы до современных 21 % в девоне после массового заселения суши сосудистыми растениями. Несомненно, что накопление кислорода от 0.1 % до 21 % шло не постепенно, а скачкообразно. Это было связано со скачкообразным изменением баланса между захоронявшейся и окислявшейся органикой, что в свою очередь, было связано с развитием морских сообществ. До выхода сосудистых растений на сушу, практически весь кислород поступал в атмосферу из морей и океанов. Поэтому в морях могли длительно существовать обширные оазисы с высоким содержанием кислорода. В атмосфере такие оазисы не могли существовать из-за быстрого перемешивания воздушных масс. Тем не менее, в современной атмосфере наблюдаются небольшие колебания содержания кислорода над некоторыми пространствами океана в период активного фотосинтеза и почти полного его прекращения в зимний период. Эти колебания не оказывают существенного влияния на современ-

ные экосистемы при 21 % содержания кислорода в атмосфере, но подобные колебания могли играть существенную роль в протерозое при низком атмосферном содержании кислорода.

По особенностям развития биоты можно наиболее достоверно определить содержание кислорода в атмосфере (Rozhnov, 2011). Например, до массового выхода растений на сушу в девоне содержание кислорода не могло быть выше половины его современного содержания, так как половина стока кислорода в атмосферу сейчас происходит с суши. Но оно и не могло быть ниже 5 % из-за повсеместного расселения бентоса в мелководных морях раннего палеозоя, иначе бы происходил замор, особенно в теплых морях. Более детально соответствие развития биоты и содержания кислорода в атмосфере рассмотрено в специальной статье (Рожнов, в печати).

Кислород и углекислый газ в биосферных циклах сопряжены в высокой степени, так как кислород появляется в атмосфере в результате реакции фотосинтеза с использованием углекислого газа и воды. В протерозое и в раннем палеозое подавляющая часть кислорода и почти весь углекислый газ поступают в атмосферу из океана. Масштабы фотосинтеза в океане были несравнимо больше фотосинтеза на суше до выхода растений в аэротоп, что и определяло преимущественно океаническое в то время продуцирование кислорода. Основным источником углекислого газа является дегазация мантии Земли, происходящая преимущественно через подводный вулканизм в срединно-океанических хребтах при раскрытии океанов, и регазация, проявляющаяся в областях субдукции (поддвижение литосферных плит океанической коры и пород мантии под края других плит) в результате переработки осадочных карбонатных пород. В обоих случаях углекислый газ сначала поступает в океан, а из него уже частично выходит в атмосферу. Поэтому соотношение сухопутной и морской поверхности играло в протерозое и раннем палеозое особенно важную роль в биосферных процессах, протекание которых на суше и в океане сопрягал гидрологический круговорот.

Углекислый газ, поступая в атмосферу из океана, растворялся в дождевой воде и и получающаяся углекислота, соприкасаясь с горными породами, приводила к их химическому выветриванию. Этот процесс прямо зависит от климата, прежде всего от количества осадков и температуры. При взаимодействии углекислоты с силикатами, составляющими основную массу изверженных горных пород, происходит разложение силикатов и вынос из них щелочных (Na) и щелочноземельных (Ca) металлов. При этом выветривании в воду поступает NaHCO_3 и $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, а остаточным продуктом являются глинистые алюмосиликаты (Заварзин, 2004). Если глина не смывается с выветриваемой породы, то происходит ослабление выветривания. Поэтому для характеристики возможных местообитаний суши очень важны особенности рельефа, связанные с тектоникой, и кли-

мат. В пенеупенизированном ландшафте при прохладном и влажном климате должны были быть широко распространены пресноводные и ультрапресноводные внутриконтинентальные бассейны, а при достаточно сухом и жарком климате соленые и ультрасоленые водоемы. При этом соленость этих бессточных внутриконтинентальных бассейнов зависела от особенностей климата: если количество осадков обеспечивает выщелачивание, но недостаточно для промывного режима при семиаридном (полузасушливом) климате, то карбонаты задерживаются в почве, а раствор соды и хлоридов стекает в депрессии, образуя содовые озера (Заварзин, 2004). Состав раствора зависит от соотношения Ca и Na в изверженных породах. Содовые озера, приуроченные к поясу семиаридного климата, могли быть типичной внутриконтинентальной экосистемой в протерозое. Но при высокой минерализации такие водоемы подходили для жизни лишь прокариот, хотя микрофлора могла развиваться в них необычайно пышно.

По аналогии с содовыми озерами, связанными обычно с выщелачиванием изверженных пород, С. Кемпе и Э. Дегенс (Kempe, Degens, 1985) постулировали, что древний океан имел высокий pH и низкие концентрации Ca и Mg. По их мнению, переход, от щелочного «содового» океана к более нейтральному галитному произошел около 1 млрд. лет назад. Гротзингер и Кастинг (Grotzinger, Kasting, 1993) отмечают, что архейский и палеопротерозойский океаны вряд ли существенно отличались по pH от современного слабо щелочного океана (pH 8.1). Как следует из реакции карбонат-бикарбонатного равновесия ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} = \text{HCO}_3^- + \text{H}^+ = \text{CO}_3^{2-} + 2\text{H}^+$), pH среды зависит от доступного Ca^{2+} , так как, с одной стороны, при наличии кальция избыточная углекислота уходит в карбонаты и pH не повышается, а с другой стороны, присутствие CaCO_3 обеспечивает его растворение, благодаря чему pH не понижается (Заварзин, 2004).

Гротзингер и Кастинг (Grotzinger, Kasting, 1993) показали, что в океане древнее 1.9 млрд. лет в эвапоритах обычно отсутствует гипс, который осаждался при испарении современной морской воды после галита и до карбонатов. Новые данные о толще каменных солей в разрезе палеопротерозоя Онежского прогиба Карелии (Морозов и др., 2010) показывают содержание ангидрита от 8 % до почти 20 % и примерно столько же магнезита, но они существенно не меняют общую картину отсутствия гипса в эвапоритовых отложениях того времени. Отсутствие гипса связывают с двумя причинами: низкой концентрацией сульфатов в морской воде и/или высоким отношением бикарбоната к кальцию, что удаляло кальций до появления возможности его осаждения в виде гипса при эвапорации. Высокое содержание бикарбонатов в морской воде было связано с высоким парциальным давлением углекислого газа в атмосфере, что должно было определять теплый климат благодаря парниковому эффекту и мощное углекислотное выщелачивание в архее и большей части протерозоя. Углекислотное выщелачивание опреде-

ляло главный сток углекислоты из атмосферы и способствовало развитию мощных карбонатных морских отложений. Значительная часть карбонатных отложений в архее и протерозое была связана с деятельностью цианобактерий, формировавших строматолиты.

Другой характерной особенностью изменения морского осадконакопления в докембрии является исчезновение железистых кварцитов (джеспилитов, слоистых железистых формаций) и широкое развитие красноцветов в морских отложениях в мезо и неопротерозое. Железистые слоистые формации характерны для архея, но встречаются и в протерозое. Они представляют собой слои разной толщины зернистого магнетита (Fe_3O_4) или гематита (Fe_2O_3), чередующиеся со слоями кремней или сланцев, бедных железом. Предполагают, что они отлагались при низком содержании кислорода и высоком содержании растворенного в воде двухвалентного железа на абиссальных равнинах. Растворенное железо поступало с флангов подводных вулканов, а бедные железом слои отлагались из турбидитовых течений, начинавшихся на шельфе. Растворенное железо было хорошей защитой от ультрафиолета, но оно могло быстро осаждаться при насыщении вод кислородом при фотосинтезе.

Появление красноцветов в протерозойских отложениях связывают с увеличением свободного кислорода в атмосфере, приводившего к окислению железа при континентальном выветривании и сносу окрашенных окислами железа осадков в море. Здесь следует отметить достаточность для протекания этого процесса низкого содержания кислорода в атмосфере, так как он



Рис. 11. Постледниковые карбонаты неопротерозоя. Монголия, разрез Тайшир.



Рис. 12. Раннекембрийские фосфориты Монголии (Хубсугул).

мог появляться в коре выветривания не в результате дождей, насыщаемых кислородом воздуха, как обычно представляют этот процесс, а при развитии фотосинтезирующей микрофлоры в воде между песчинками в самом поверхностном миллиметровом слое коры выветривания. Вырабатываемый этой микрофлорой, защищенной песчинками от поражающего ультрафиолета, кислород поступал в поровые воды и окислял железо, осаждавая его на обломках и окрашивая их в красные цвета. Таким образом, появление красцветов могло быть раньше появления в атмосфере высокого содержания кислорода, достаточного для прямого окисления в коре выветривания.

Особый тип морского осадконакопления был тесно связан с оледенениями. Это не только отложения, связанные с непосредственным переносом обломочного материала шельфовым ледником и осаждающиеся при его таянии, но и обусловленные изменением химизма вод. Это так называемые «венчающие доломиты», фосфориты и черносланцевые формации (рис. 11, 12).

ВОЗМОЖНЫЕ СООБЩЕСТВА ОРГАНИЗМОВ НА КОНТИНЕНТАХ

Собственно колонизацией суши организмами является их выход из воды в аэротоп, при котором необходимая для жизни вода не окружает организм, а накапливается и циркулирует внутри организма. В таком узком понимании колонизация суши произошла с появлением наземных биопленок, колоний водорослей и лишайников, аккумулирующих внутри себя необходимую для жизни свободную воду, и сосудистых растений, организовавших циркуляцию воды внутри себя. В более широком смысле ко-

лонизацией суши является и заселение внутренних водоемов, особенно эфемерных, а также использование поровых вод, испарений, туманов. Амфибальные ландшафты с нечеткой границей между сушей и морем также частично являются предметом рассмотрения колонизации суши.

В истории протерозойской и раннепалеозойской Земли существовал широкий спектр условий для колонизации суши разнообразными организмами. При этом оптимальные условия для колонизации суши теми или иными группами организмов менялись с течением времени. Основное условие для начальной колонизации – это наличие свободной воды. Она могла быть в виде водоемов, потоков, источников различной температуры и с разнообразным химическим составом, в виде поровых вод, росы и тумана. Большое влияние на развитие «сухопутной» жизни оказывало содержание кислорода в атмосфере, как прямое, так и косвенное через образование озонового экрана, защищающего жизнь на поверхности Земли от разрушающего действия ультрафиолета.

Прямая зависимость от содержания кислорода связана с необходимостью дыхания аэробных организмов. Для дыхания тех или иных организмов необходим определенный минимальный уровень кислорода. Этот уровень определяет возможность появления этих организмов в геологической летописи. При низком содержании кислорода в атмосфере, в результате фотосинтеза вода в море или в пресноводных водоемах, тем не менее, могла насыщаться кислородом до высокого уровня, образуя оазисы кислородной жизни. Неустойчивые кислородные условия в таких оазисах могли ограничивать разнообразие и уровень организации аэробных организмов. Поэтому в ранней малоокислородной и даже почти бескислородной атмосфере, иногда неожиданно встречаются сравнительно высокоорганизованные, хотя и однообразные, представители кислородной жизни. Эти проблемы мозаичного распространения кислородной жизни связаны преимущественно с морскими условиями (Rozhnov, 2011). Более подробно он будет рассмотрен в специальной статье условиями (Рожнов, в печати; Rozhnov, 2011). В континентальных сухопутных условиях кислородная мозаичность могла быть выражена в специальных особенных условиях, например, связанных с поровыми водами и интерстициальной средой обитания.

Для сухопутной континентальной жизни существенны ограничения, косвенно связанные с содержанием кислорода в атмосфере. Это смертоносная ультрафиолетовая радиация, обусловленная отсутствием поглощающего ультрафиолетовое излучение озонового слоя. Этот слой возникает при содержании кислорода в атмосфере не менее 1–2%. Геологическое время достижения этого уровня кислорода в атмосфере можно установить лишь по косвенным признакам, связанным, прежде всего, с особенностями развития биоты. Мне кажется, что индикатором такого содержания кислорода в атмосфере может быть массовое появление в морских отложениях

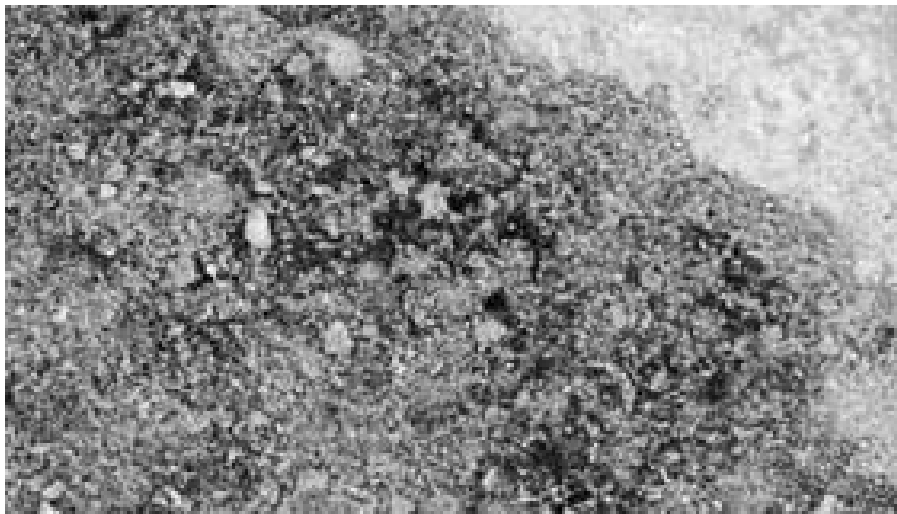


Рис. 13. Заселение водорослями и цианобактериями аллювиальных отложений (темно-серое и черное). Р. Дзабхан. Монголия.

ях эукариотных организмов, наиболее чувствительных как к стабильному содержанию кислорода, так и к ультрафиолету. Это событие приурочено к началу верхнего рифея и было названо Заварзиным (2003) неопротерозойской революцией. Более раннее, по новым данным, появление древнейших акантомофных акритарх в раннем рифее (Сергеев и др., 2010), вероятно, связано с мозаичным появлением кислородных оазисов в океане и не влияет, как кажется, на общую картину эволюции биосферы.

Массовая колонизация суши организмами без мощной специальной защиты от ультрафиолета не могла произойти раньше массового развития эукариот в море. Если в море и достаточно глубоких пресных водоемах жизнь могла укрыться толщей воды, то на поверхности суши такими укрытиями могли быть лишь песчинки в коре выветривания и специальные приспособления, выработанные самими организмами. Такими приспособлениями могли быть генетические особенности, увеличивающие устойчивость значимых последовательностей ДНК в хромосомах, организация внешней защиты в виде гликокаликса, покрывающего организм или их колонии, образующие биопленки во влажных местах. Многие пигменты осуществляют индивидуальную защиту от ультрафиолетового излучения. Ультрафиолет дает основные ограничения для мелководных пресноводных организмов и должен был резко сужать их разнообразие при низком содержании кислорода

Температура тоже существенно влияла на колонизацию суши. При оледенении жизнь на суше замирала и ее разнообразие становилось минимальным. При высокой температуре растворимость кислорода в воде резко уменьшалась, что могло приводить к кислородному голоданию при низком

содержании кислорода в атмосфере. Поэтому оптимальными условиями для протерозойской колонизации были при прохладном влажном климате, который мог наблюдаться в межледниковье.

Несмотря на редкую встречаемость континентальных протерозойских и раннепалеозойских отложений в геологической летописи, данные о сухопутной биоте можно почерпнуть из морских отложений, куда должны были сноситься остатки многих сухопутных организмов. Проблема в том, что для того времени не всегда легко различить по морфологии морских и сухопутных обитателей. Тем не менее, если бы в венде сухопутный биотоп напоминал современный ягельник, то остатки таких мощных лишайниковидных организмов были бы хорошо представлены в морских отложениях. Раз мы этого пока не наблюдаем, то, скорей всего, лишь хорошо увлажненные места суши были покрыты облакающими поверхность грунта цианобактериальными биопленками, водорослями, грибами и лишайниками, как это можно наблюдать в начале заселения аллювиальных отложений в пустынных местах, например, Монголии (рис. 13). Возможно, лишь в конце кембрия и в ордовике, когда начинают появляться криптоспоры, могли появляться небольшие заросли мохообразных растений во влажных низинах. Для более полной и точной картины требуются новые данные и специальные исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богданова С.В., Писаревский С.А., Ли Ч.Х.* 2009. Образование и распад Родинии (по результатам МПГК 440) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 17. № 3. С. 29–45.
- Дмитровская Ю.Е.* 1988. Новые данные по стратиграфии нижнего палеозоя Московской синеклизы. Статья 1. Кембрий // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. Т. 63. № 2. С. 47–54.
- Заварзин Г.А.* 2011. Эволюция прокариотной биосферы: «Микробы в круговороте жизни». 120 лет спустя: Чтение им. С.Н. Виноградского. М.: МАКС Пресс. 144 с.
- Заварзин Г.А.* 2004. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Заварзин Г.А.* 2003. Становление системы биогеохимических циклов // Палеонтол. журн. № 6. С. 16–24.
- Заварзин Г.А., Рожнов С.В.* 2010. Выветривание и палеопочвы // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Серия «Геобиологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 4–9.
- Морозов А.Ф., Хахаев Б.Н., Петров О.В.* и др. 2010. Толща каменных солей в разрезе палеопротерозоя Онежского прогиба Карелии (по данным Онежской параметрической скважины) // Доклады Академии наук. Т. 435. № 2. С. 230–233.
- Рожнов С.В.* На заре аэробной биосферы: экология неопротерозойской и раннепалеозойской биоты // Эволюция ранней биосферы. Памяти Г.А. Заварзина. Серия «Геобиологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, в печати.

- Розанов А.Ю.* 2009. Условия жизни на ранней Земле после 4,0 млрд. лет назад // Проблемы происхождения жизни. Сборник научных статей. М.: ПИН РАН. С. 185–201.
- Семихатов М.А.* 2000. Уточнение оценок изотопного возраста нижних границ верхнего рифея, венда, верхнего венда и кембрия. Доп. 4 // Дополнения к стратиграфическому кодексу России. СПб.: ВСЕГЕИ. С. 95–107.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е., Сергеев В.Н.* и др. 1999. Биотические события и положительная изотопная аномалия карбонатного углерода 2.3–2.06 млрд. лет назад // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 7. № 5. С. 3–27.
- Сергеев В.Н., Семихатов М.А., Федонкин М.А., Воробьева Н.Г.* 2010. Основные этапы развития докембрийского органического мира: Сообщение 2. Поздний протерозой // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 18. № 6. С. 3–34.
- Чумаков Н.М.* 2011. Африканская ледниковая эра позднего протерозоя // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 19. № 1. С. 3–23.
- Чумаков Н.М.* 2010. Докембрийские оледенения и сопутствующие им биосферные события // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 18. № 5. С. 3–15.
- Чумаков Н.М.* 2008. Проблема тотальных оледенений Земли в позднем докембрии // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 16. № 2. С. 3–15.
- Чумаков Н.М.* 2004. Глава 13. Ледниковый и безледниковый климат в докембрии // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука. С. 259–270.
- Чумаков Н.М., Сергеев В.Н.* 2004. Глава 14. Проблема климатической зональности в позднем докембрии. Климатические и биосферные события // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука. С. 271–289.
- Chumakov N.M.* 1992. The problems of old glaciations (pre-Pleistocene glaciogeology in the USSR). Harwood Academic Publishers. 208 p.
- Cocks L.R.M., Torsvik T.H.* 2002. Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review // J. Geol. Soc. V. 159. P. 631–644.
- Cocks L.R.M., Torsvik T.H.* 2005. Baltica from the Precambrian to mid-Palaeozoic times: The gain and loss of a terrane's identity // Earth-Science Reviews. 82. P. 29–74.
- Cocks L.R.M., Torsvik T.H.* 2007. Siberia, the wandering northern terrane, and its changing geography through the Palaeozoic // Earth-Science Reviews. 72. P. 39–66.
- Donnadieu Y., Godd ris Y., Ramstein G.* et al. 2004. A “snowball Earth” climate triggered by continental break-up through changes in runoff // Nature. Mar 18. № 428 (6980). P. 303–306.
- Edwards D., Richardson J.B.* 2004. Silurian to Lower Devonian plant assemblages from the Anglo-Welsh Basin: a palaeobotanical and palynological synthesis // Geol. Journ. V. 39. P. 375–402.
- Gravestock D.I., Shergold J.H.* 2001. Australian Early and Middle Cambrian Sequence Biostratigraphy with Implications for Species Diversity and Correlation // The ecology of the Cambrian radiation / Eds A.Yu. Zhuravlev, R. Riding. New York: Columbia University Press. P. 107–136.

- Grotzinger J.P., Kasting J.F.* 1993. New constraints on Precambrian ocean composition // *Journ. Geol.* V. 101. P. 235–243.
- Hoffman P.F., Kaufman A.J., Halverson G.P., Schrag D.P.* 1998. A Neoproterozoic Snowball Earth // *Science*. V. 281. P. 1342–1346. DOI: 10.1126/science.281.5381.1342
- Hoffman P.F., Li Z.X.* 2009. A palaeogeographic context for Neoproterozoic glaciation // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 277. P. 158–172.
- Kempe S., Degens E.T.* 1985. An Early soda ocean? // *Chem. Geology*. V. 53. P. 95–108.
- Khain V.E., Seslavinsky K.B.* 1995. *Historical Geotectonics: Paleozoic*. New Delhi: Oxford and IBH Publishing Co.
- Kirschvink J.L.* 1992. Late Proterozoic Low-Latitude Global Glaciation: The Snowball Earth. Section 2.3 // Eds J.W. Schopf, C. Klein, D. Des Maris. *The Proterozoic Biosphere: A Multidisciplinary Study*. Cambridge University Press. P. 51–52.
- Knoll A.H., Walter M.R., Narbonne G.M., Christie-Blick N.* 2004. A New Period for the Geologic Time Scale // *Science*. № 305. P. 621–622. DOI: 10.1126/science.1098803
- McMenamin M.A.S., McMenamin D.S.* 1990. *The Emergence of Animals: The Cambrian Breakthrough*. Columbia University Press. ISBN 0-231-06646-5.
- Meert J.G., Liberman B.S.* 2008. The Neoproterozoic assembly of Gondwana and its relationship to the Ediacarian-Cambrian radiation // *Gondwana Research*. V. 14. P. 5–21.
- Meert J.G., Torsvik T.H.* 2003. The making and unmaking of a Supercontinent: Rodinia revisited // *Tectonophysics*. № 375. P. 261–288.
- Poulsen Ch.J., Pierrehumbert R.T., Jacob R.L.* 2001. Impact of ocean dynamics on the simulation of the Neoproterozoic “snowball Earth” // *Geophysical research letters*. V. 28. № 8. P. 1575–1578.
- Rozhnov S.V.* 2011. The dawn of the aerobic Biosphere: ecology of Neoproterozoic and Early Paleozoic biota // 3 Intern. conference “Biosphere Origin and Evolution”, Greece. Abstracts.
- Rozhnov S.V.* 2007. **Origin of Echinoderms in the Palaeozoic Evolutionary Fauna: Ecological Aspects** // *Acta Palaeontologica Sinica*. V. 46. Suppl. P. 416–421.
- Seslavinsky K.B., Maidanskaya I.D.* 2001. Global facies distributions from Late Vendian to Mid-Ordovician // *The ecology of the Cambrian radiation* / Eds A.Yu. Zhuravlev, R. Riding. New York: Columbia University Press. P. 47–68.
- Stemans P., Wellman C.H., Gerrienne Ph.* 2010. Palaeogeographic and palaeoclimatic considerations based on Ordovician to Lochkovian vegetation // Eds M. Vecoli, G. Cle'ment, D. Meyer-Berthaud / *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere–Geosphere Interface*. Geol. Soc., London. Spec. Publ. № 339. P. 49–58. DOI: 10.1144/SP339
- Wnuk Ch.* 1996. The development of floristic provinciality during the Middle and Late Paleozoic // *Review of Palaeobotany and Palynology*. № 90. P. 5–40.

ДРЕВНИЕ КОРЫ ВЫВЕТРИВАНИЯ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ НАЗЕМНОЙ БИОТЫ

М.М. Астафьева, А.Ю. Розанов

*Учреждение Российской академии наук Палеонтологический институт
им. А.А. Борисяка РАН*

Основными и, пожалуй, единственными индикаторами условий раннедокембрийского (AR-PR₁) континентального осадконакопления, а значит, и континентальных обстановок и условий, в которых происходило развитие биосферы, являются коры выветривания. Уже в самых ранних корах выветривания присутствуют ископаемые микроорганизмы. Таким образом, поскольку микробы принимали участие в образовании древнейших кор выветривания, можно говорить о заселении суши микроорганизмами с самого начала образования континентальных пород.

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

Все попытки реконструкции древнейшей – архейско-раннепротерозойской истории биосферы Земли тесно связаны с изучением древнейших осадочных пород. Осадочные породы – это наиболее эволюционирующие элементы Земли, которые способны воспринимать, записывать и сохранять на миллиарды лет информацию как о собственной истории, так и о развитии других геосфер (атмосфере и гидросфере).

Основными и, пожалуй, единственными индикаторами условий раннедокембрийского (AR-PR₁) континентального осадконакопления, а значит, и континентальных обстановок, в которых происходило развитие биосферы, являются коры выветривания (КВ). Выветривание происходило на Земле всегда. Горные породы и осадки, выведенные на поверхность Земли, подвергались изменениям под воздействием окружающей среды. Поэтому КВ и продукты их переотложения и рассеяния – это важнейшие геоисторические документы.

Современный кислородный тип КВ соответствует современной кислородной атмосфере. Он максимально развит ныне, и, как считается, во все более ослабленном виде прослеживается в прошлом (Фролов, 1993).

Однако в последнее время наши представления о ранней истории Земли, в том числе о развитии ее биосферы в архее и протерозое, существенно изменились. Так, ранее предположения о существовании жизни на суше строились только по элементным и изотопным отношениям **С, N и P** в веществе. На основании этих исследований утверждалось наличие микробного мата на поверхности уже 2.7–2.6 млрд. лет назад (Watanabe et al., 2000). Сами по себе фоссилизованные остатки древнейших наземных организмов до недавних пор обнаружены не были.

Не так давно, несколько лет назад, наконец, были обнаружены микрофоссилии в древнейших – архейских и раннепротерозойских КВ Карелии и Кольского п-ова. На основании этих находок был сделан вывод о заселенности суши микроорганизмами уже в столь отдаленное время (Розанов, Астафьева, Вревский и др., 2008; Астафьева, Розанов, 2010).

МАТЕРИАЛ

Нами были изучены архейские и палеопротерозойские КВ Карелии и Кольского п-ова (Табл. 1): архейские (предверхнелопийские) КВ с возрастом 2.8 млрд. лет по вулканитам (гранитам и плагиогранитам) охтинской серии Лехтинской структуры Карелии (оз. Воронье, устье р. Нижняя Охта) и Хизоваарской зеленокаменной структуры (~2.8 млрд. лет); разнообразные КВ нижнего протерозоя: коры по архейским гранитоидам фундамента с возрастом ~2.5 млрд. лет из Ципрингской зеленокаменной структуры Сев. Карелии; коры по метабазальтам верхнекукшинской подсветы, находящиеся на западном фланге зеленокаменного пояса Имандра-Варзуга (Кольский п-ов) с возрастом около 2.45 млрд. лет; предсариолийские КВ по кислым метавулканитам с возрастом 2.4 млрд. лет, расположенные на северном берегу оз. Паанаярви (Сев. Карелия) и КВ по гранитам Лехтинской структуры (оз. Ватулма, 2.4 млрд. лет); предьятулийские КВ по архейским гранито-гнейсам Карельской гранит-зеленокаменной области, расположенные в районе оз. Малый Янисъярви (Сев. Приладожье) и КВ зеленокаменного пояса Печенга с возрастом 2.3 млрд. лет; ятулийские КВ с возрастом 2.1 млрд. лет Центральной Карелии (о-в Чапаншари, оз. Сегозеро). Материал был любезно предоставлен сотрудниками ИГГД РАН А.Б. Вревским, Н.А. Алфимовой и В.А. Матреничевым, а также отобран в ходе бурения скважин по международной программе FAR DEEP (Fennoscandia Arctic Russia – Drilling Early Earth Project) В. Мележиком и А. Лепландом.

Бактериально-палеонтологические исследования проводились в ПИН'е на электронном сканирующем микроскопе CamScan-4 с микроанализатором Link-860 и на сканирующем электронном микроскопе системы Zeiss EVO-50

Таблица 1. Стратиграфическое положение изученных кор выветривания (таблица с учетом данных: Розанов и др., 2008; Ахмедов и др., 1996; Хейсканен, 1990).

Общая стратиграфическая шкала		Возраст, млрд. лет	Климат	Коры выветривания	
ПРОТЕРОЗОЙСКАЯ PR	НИЖНЕ-ПРОТЕРОЗОЙСКАЯ (КАРЕЛЬСКАЯ)	Верхне-карельская K ₂	2.1	Нивальный	<u>Ятулийские</u> О-в Чапаншари оз. Сегозеро (Центр. Карелия)
		Нижне-карельская K ₁	2.3	Аридный	<u>Предятулийские</u> Зеленокаменный пояс Печенга (Кольский п-ов); оз. Малый Янисъярви (Сев. Приладожье)
			2.4	Нивальный	<u>Предсариолийские</u> оз. Ватулма, Лехтинская стр-ра (Карелия); оз. Паанарви (Сев. Карелия)
			2.45		<u>Сумийские</u> Имандра-Варзугская стр-ра (Кольский п-ов)
			2.5		<u>Предсумийские</u> Ципрингская стр-ра (Сев. Карелия)
АРХЕЙСКАЯ AR	ВЕРХНЕ-АРХЕЙСКАЯ (ЛОПИЙСКАЯ)	Верхне-лопийская L ₃	2.8		<u>Архейские</u> оз. Воронье, Лехтинская стр-ра (Карелия); Хизоваарская стр-ра (Сев. Карелия)

с микроанализатором Inca Oxford (350). Изучению подвергались только свежие сколы пород, обработанные спиртом и просушенные в муфеле.

Наиболее древние из изученных кор выветривания – эта архейские КВ Хизоваарской и Лехтинской структур Карелии (2.8 млрд. лет), самые молодые – раннепротерозойские КВ о-ва Чапаншари в Карелии (2.1 млрд. лет).

I. В КВ Хизоваарской зеленокаменной структуре Сев. Карелии (2.8 млрд. лет) ископаемые микробы не обнаружены. О чем это говорит? С учетом того, что вероятность фоссилизации, сохранения и нахождения

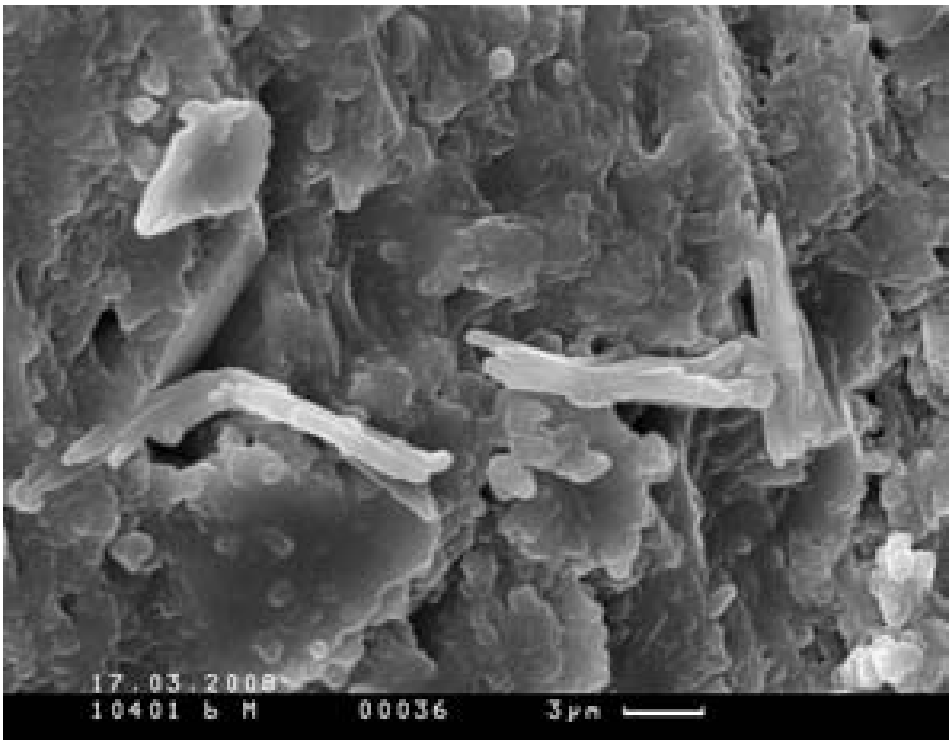


Рис. 1. Одиночная нитевидная форма, в средней части нити – разрыв (оз. Воронье).

бактериальных форм крайне мала, то либо ни о чем, либо о том, что в образовании именно этих кор выветривания превалировали химические и механические процессы.

II. В одновозрастных с хизоваарскими архейских (предверхнелопийских, 2.8 млрд. лет) КВ по вулканитам (гранитам и плагиогранитам) охтинской серии Лехтинской структуры Карелии (оз. Воронье, устье р. Нижняя Охта) картина иная. В них встречены довольно многочисленные и разнообразные микрофоссилии.

Преобладают разнообразные, как правило, одиночные нитевидные формы (рис. 1). Коккоидные формы не столь многочисленны. Встречены как скопления кокков, так и одиночные кокки. Отмечены также гантелевидные формы. Иногда наблюдаются многочисленные следы кокков, по-видимому, порода была буквально сложена коккоидными структурами (рис. 2).

Обилие микрофоссилий в КВ оз. Вороньего дает возможность предположить, что микроорганизмы играли существенную роль в их образовании и, соответственно, нельзя говорить об исключительной хемогенности наиболее ранних исследованных нами КВ.

III. КВ по архейским гранитоидам фундамента с возрастом ~2.5 млрд. лет из Ципрингской зеленокаменной структуры Сев. Карелии. В

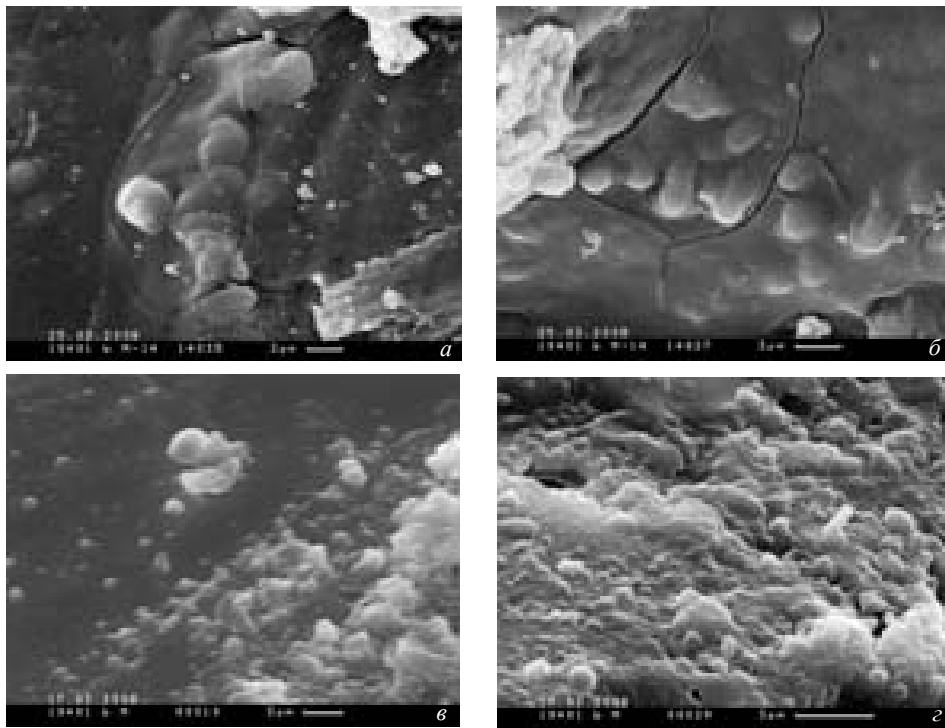


Рис. 2. Скопления кокков и гантелевидных форм в гликокаликсе (оз. Воронье).

этих КВ нам удалось изучить образцы, происходящие из двух зон коры – элювиальных и метаклинистых пород. Все образцы из метаклинистой зоны подверглись более позднему засорению (загрязнению) и интереса для исследований не представили. В элювиальной зоне ископаемые микробные остатки представлены преимущественно нитевидными формами (рис. 3) и биопленками.

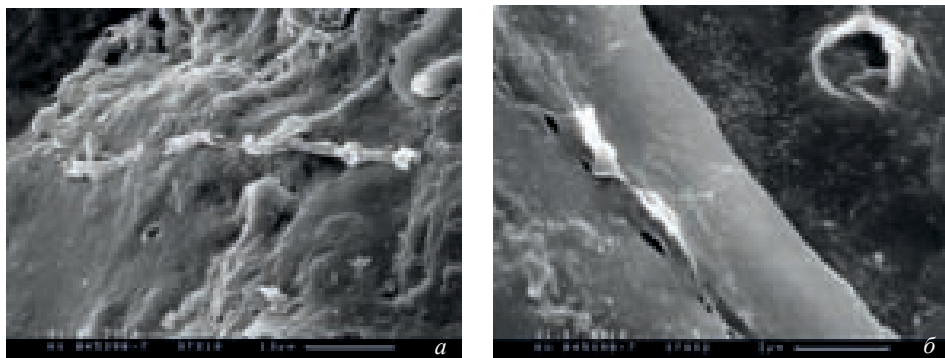


Рис. 3. Полые нитевидные формы элювиальных пород Ципрингской структуры: *а* – остатки длинной одиночной нити (диаметр <math>< 3 \mu\text{м}</math>), в нижней части рисунка (стрелка) – поперечный срез нити (диаметр <math>< 3 \mu\text{м}</math>), частично заполненной породой; *б* – более крупное изображение среза этой нити.

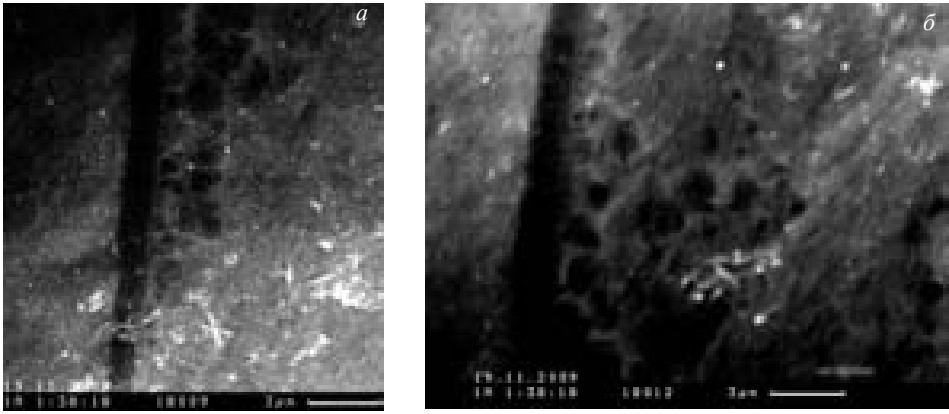


Рис. 4. Нитевидные формы со следами деления на клетки (Имандра-Варзуга). Видно, что порода «насыщена» подобными нитями, практически состоит из них.

IV. КВ по metabasaltam (верхнекукшинской подсвиты), находящиеся на западном фланге зеленокаменного пояса Имандра-Варзуга (Кольский п-ов), с возрастом около 2.45 млрд. лет. Координаты скважины, из керна которой были получены изученные образцы: 67.8765 с.ш., 33.0719 в.д. Ископаемые микроорганизмы этих КВ достаточно разнообразны. Здесь обнаружены интересные нитевидные микрофоссилии со следами деления на

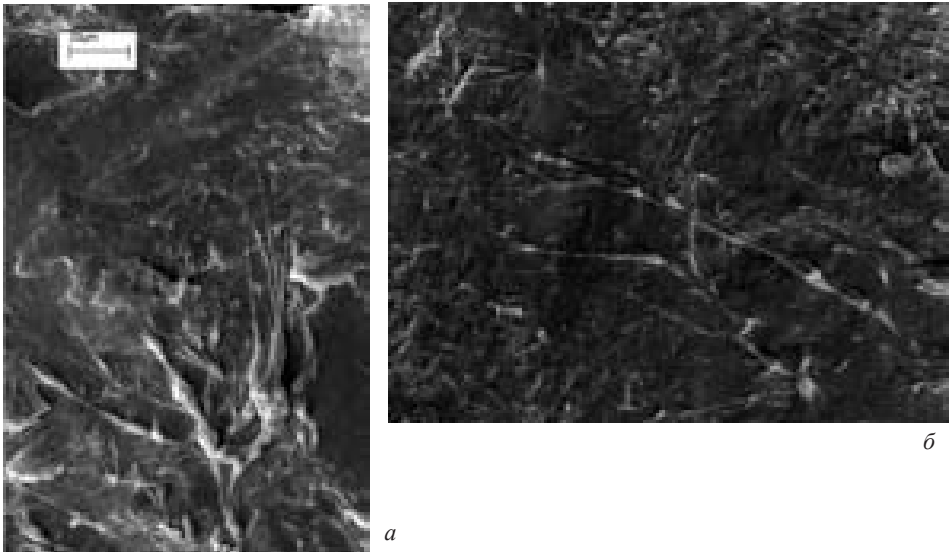


Рис. 5. Многоклеточные эвкариотные формы: *а* – фрагмент кустистой формы, *б* – тонкие разветвленные нитевидные отростки и жгутики этих форм, погружающиеся в породу.

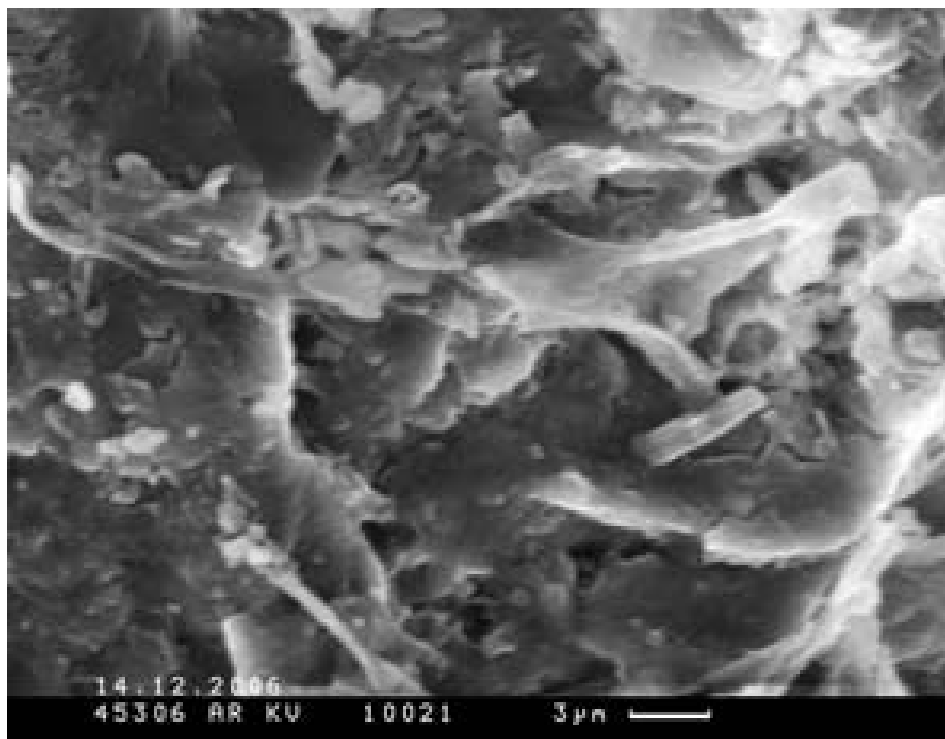


Рис. 6. Нитевидные формы (оз. Паанаярви, 2.4 млрд. лет).

клетки (рис. 4), биопленки и фоссилизованные остатки очень высокоорганизованных для того времени форм, по всей видимости, фоссилизованные красные или зеленые водоросли (рис. 5). Точная систематическая принадлежность этих форм пока не определена, но это не столь важно. Важно то, что это первая находка многоклеточных эвкариот в отложениях столь древнего возраста. Достаточную уверенность в том, что эти формы обнаружены *in situ*, дает тот факт, что жгутики и тонкие разветвленные нитевидные отростки этих форм зачастую погружаются во вмещающую породу, сливаясь с ней и составляя единое целое с породой (рис. 5,б).

V. Предсариилийские КВ по кислым метавулканитам, с возрастом 2.4 млрд. лет, расположенные на северном берегу оз. Паанаярви (Сев. Карелия). Микрофоссилии в них также довольно разнообразны, представлены различными нитями (рис. 6), кокками, шаровидными (рис. 7) и гантелевидными формами.

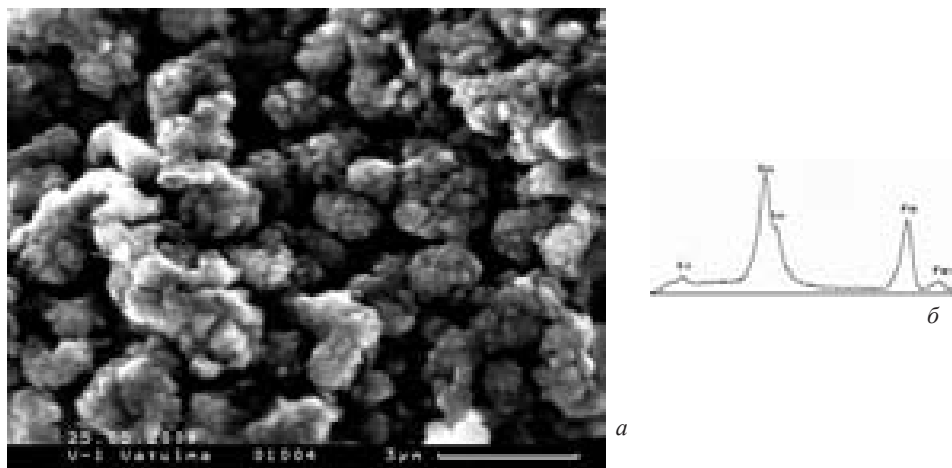


Рис. 9. Ископаемая биопленка (оз. Ватулма) и ее химический состав.

VI. КВ по гранитам Лехтинской структуры (оз. Ватулма, 2.4 млрд. лет). Эти коры интересны тем, что среди предположительно биогенные образований в них встречены своеобразные ?биопленки, содержащие повышенные количества церия (Фелицын и др., 2010) (рис. 8) и олова (рис. 9). Обычных микрофоссилий в этих КВ не обнаружено.

VII. Следующая по возрасту (2.3 млрд. лет) КВ – из зеленокаменного пояса Печенга. Координаты скважины, из керна которой были получены изученные образцы: 69.3766 с.ш., 30.9682 в.д. Эти коры бедны ископаемыми микробами, в них обнаружены лишь невыразительные биопленки.

VIII. Предъятулийские КВ по архейским гранито-гнейсам Карельской гранит-зеленокаменной области, расположенные в районе оз. Малый Янисъярви (Сев. Приладожье) имеют довольно представительный набор микрофоссилий – нити, шары, оболочки от кокков, биопленки (рис. 10).

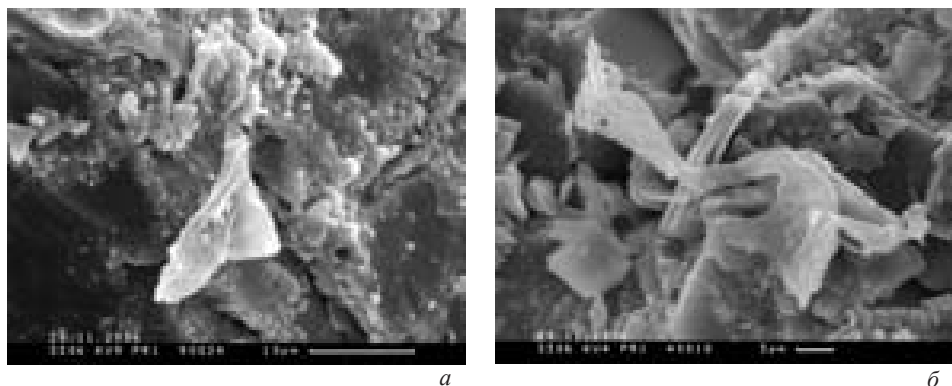


Рис. 10. Биопленки или расплюснутые чехлы цианобактерий (оз. М. Янисъярви).

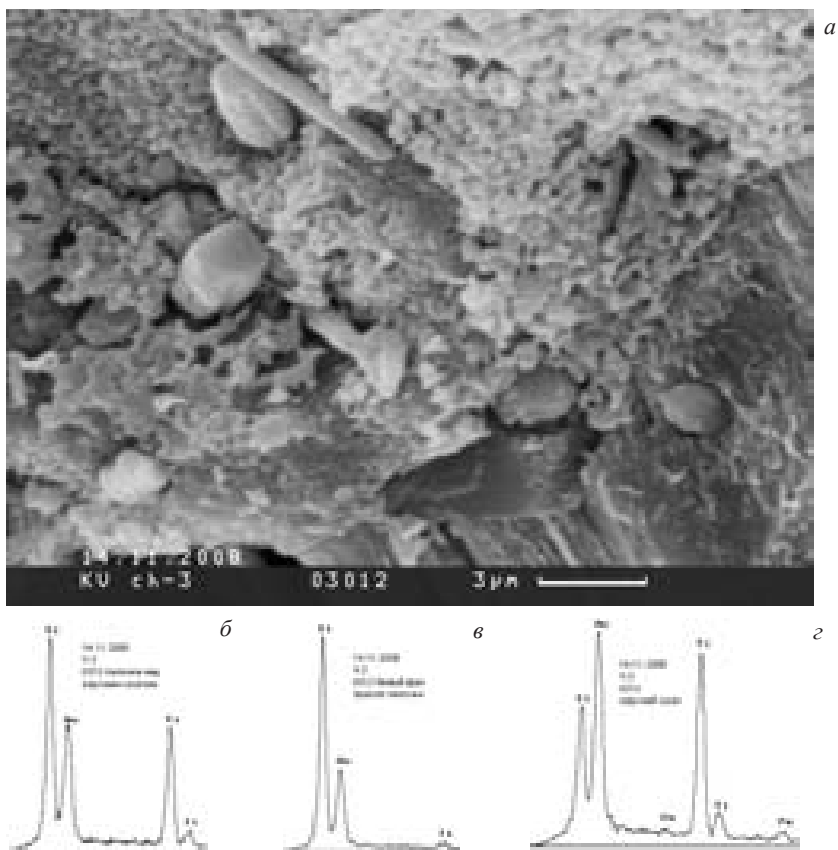


Рис. 11. Предполагаемые микрофоссилии с повышенным содержанием титана из кор выветривания о-ва Чапаншари.

IX. И, наконец, самые молодые из изученных, ятулийские КВ (2.1 млрд. лет) Центральной Карелии (о-в Чапаншари, оз. Сегозеро). В нашем распоряжении были образцы из нескольких зон этих КВ – кварц-серицитово-алевритовой, алевритовой и амфиболитам из зоны контакта и перекрывающих ее доломитов. В первых трех зонах встречен обычный набор микрофоссилий, в котором, так же как и в других корах выветривания, преобладают нитевидные формы. В алевритах ископаемые микробы гораздо более редки. В перекрывающих доломитах ископаемые бактерии не обнаружены.

Эти КВ интересны тем, что среди микрофоссилий кварц-серицитовой зоны встречены формы, имеющие крайне специфический химический состав. Это овальные формы с неровной поверхностью и палочковидные формы, в составе которых существенную роль играет титан, тогда как в составе вмещающих пород титан практически отсутствует (рис. 11). Характер соотношения микрофоссилий со вмещающими породами заставляет предположить, что микрофоссилии обнаружены *in situ*.

ВЫВОДЫ

1. Уже в самых ранних, архейских (оз. Воронье) КВ присутствуют ископаемые микроорганизмы. Значит, можно предположить, что микробы принимали участие в образовании древнейших КВ, и можно говорить о заселении суши микроорганизмами с самого начала образования континентальных пород.

2. Взаимосвязь обилия и разнообразия микрофоссилий в древнейших КВ и их возраста. Самые древние КВ – это КВ Хизоваарской стр-ры и оз. Вороньего (Лехтинской стр-ры). В КВ Хизоваара микрофоссилии полностью отсутствуют, а одновозрастные КВ оз. Вороньего – одна из наиболее насыщенных микрофоссилиями КВ, причем и в количественном, и в качественном отношении.

Далее вверх по разрезу КВ богатые микрофоссилиями чередуются с КВ, в которых ископаемые микроорганизмы практически отсутствуют. Так, ископаемые микроорганизмы элювиальной зоны КВ Ципрингской стр-ры Карелии (2.5 млрд. лет) и Имандра-Варзугской стр-ы Кольского п-ова (2.45 млрд. лет) неплохо развиты, встречены даже представители эвкариот.

Одинаковый возраст – 2.4 млрд. лет – имеют КВ оз. Ватулма и оз. Паанаярви Карелии. Но если комплекс ископаемых микробов КВ оз. Паанаярви достаточно представительен, то КВ оз. Ватулма практически лишены микрофоссилий, встречены лишь формы, напоминающие биоленки со своеобразным химическим составом (повышенное содержание церия).

Такая же ситуация с распределением микрофоссилий наблюдается и в КВ с возрастом 2.3 млрд. лет – в КВ оз. Малый Янисъярви Карелии и Печенгской стр-ры Кольского п-ова. В КВ оз. Малый Янисъярви довольно богатый комплекс ископаемых микробов, тогда как в КВ Печенгской стр-ры микрофоссилии не обнаружены.

И, наконец, самые молодые КВ с возрастом 2.1 млрд. лет – КВ о-ва Чапаншари Карелии. Комплекс микрофоссилий достаточно разнообразен. Изучение этой КВ дало возможность сравнить ископаемый комплекс микробов из различных зон КВ.

Таким образом, видно, что обилие и разнообразие встреченных микроорганизмов и их количество напрямую не зависят от возраста КВ, а обусловлены, вероятно, локальными условиями.

3. Также нет прямой зависимости между климатическими условиями и присутствием микроорганизмов в КВ. Климатические условия, господствовавшие на территории Балтийского щита во время формирования изученных объектов, резко различны. Для интервала 2.4–2.3 млрд. лет на основании широкого развития моренных ассоциаций пород реконструируются нивальные обстановки осадконакопления (Ахмедов и др., 1996). Для ятулийского времени (2.3–2.1 млрд. лет) (Хейсканен, 1990) по нали-

чию эвапоритов и красноцветных осадочных отложений в разрезах предполагается господство аридных климатических условий. Кроме того, для этого периода описано несколько каличе (Сочава и др., 1975), формирование которых также указывает на аридные условия. Согласно проведенному исследованию, коры выветривания, сформированные как в нивальных, так и в аридных условиях, характеризуются одинаковыми особенностями геологического строения и химического состава, что ставит под сомнение ведущую роль климата для образования гипергенных объектов в раннем докембрии (Розанов и др., 2008).

Говорить о **выходе** микробиальной жизни на сушу представляется не совсем корректным. Изученный нами материал заставляет предположить, что жизнь, вероятно, **появилась** на суше практически с самого начала образования континентальных пород, т. е. практически с самого начала геологической летописи.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем” (подпрограмма II), поддержана грантом РФФИ № 11-04-00129 и научной школой НШ-65493.2010.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М., Розанов А.Ю.* Древнейшие коры выветривания (на примере Карелии) и микрофоссилии // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Сер. «Гео-биологические системы в прошлом». М., ПИН РАН, 2010. С. 10–22.
- Ахмедов А.М., Травин Л.В., Тихомирова М.* Эпохи оледенения и эвапоритизации в раннем протерозое и межрегиональная корреляция. Региональная геология и металлогения. С-Петербург: Изд-во ВСЕГЕИ. 1996. № 5. С. 84–98.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М., Вревский А.Б.* и др. Микрофоссилии раннедокембрийских континентальных кор выветривания Фенноскандинавского щита // Отечеств. Геол. 2008. № 3. С. 83–90.
- Сочава А.В., Савельев А.А., Шулушко И.К.* Каличе в среднепротерозойских отложениях Центральной Карелии. Л., Докл. АН СССР, 1975. Т. 223. № 6. С. 1451–1454.
- Фелицын С.Б., Алфимова Н.А., Матреничев В.А., Климова Е.В.* Распределение редкоземельных элементов в палеопротерозойских корах выветривания Балтийского щита // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Сер. «Гео-биологические системы в прошлом». М., ПИН РАН, 2010. С. 23–35.
- Фролов В.Т.* Литология. Кн. 2. Учеб. Пособие. М., МГУ, 1993.
- Хейсканен К.И.* Палеогеография Балтийского щита в Карельское время. Петрозаводск.: Изд-во КарНЦ РАН, 1990. 128 с.
- Watanabe Y., Martini J.E.J., Ohmoto H.* Organic and carbonate-rich soil formation 2.6 billion years ago // Nature, 2000. V. 408. С. 576–578.

АНАЭРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА СОДОВЫХ ОЗЕР КАК АНАЛОГИ ПАЛЕОКОНТИНЕНТАЛЬНОЙ МИКРОБИОТЫ ДОКЕМБРИЯ

Д.Г. Заварзина, Т.Н. Жилина

Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН, Москва

Условия, существовавшие на палеоконтинентах в позднем архее – раннем протерозое, способствовали образованию мелководных содовых водоемов, которые могли занимать обширные площади. В них, при отсутствии кислорода и общем дефиците окислителей, преимущество в развитии получало анаэробное алкалофильное микробное сообщество. Современные аналоги таких сообществ являются предметом детального изучения в лаборатории реликтовых микробных сообществ ИНМИ РАН в рамках гипотезы о содовых озерах как очагах сохранения первоначальных наземных микробных сообществ протерозоя (Заварзин 1993). В течение архея – раннего протерозоя на Земле происходило массовое отложение железистых кварцитов и господствовал цикл железа при подавленном цикле серы. Эта особенность должна была найти свое отражение в трофической структуре анаэробного алкалофильного микробного сообщества на заключительных этапах разложения органического вещества. В работе сделана актуалистическая реконструкция трофической структуры алкалофильного анаэробного сообщества докембрия с учетом указанной выше специфики, на основе последних исследований, проведенных в лаборатории.

Ключевые слова: содовые озера, алкалофильное анаэробное микробное сообщество, железоредукция, цикл железа, цикл серы.

Гипотеза о содовых озерах как вероятных очагах первоначального формирования наземных микробных сообществ протерозоя, была выдвинута Г.А. Заварзиным (Заварзин, 1993). О процессах раннего протерозоя можно получить представление, применив актуалистический подход, рассматривая современные процессы в условиях предположительно аналогичных условиям прошлого. При этом следует принимать, что актуалистическая бактериальная палеонтология не является доказательством такого протекания процессов в прошлом, а лишь указывает на их возможность (Розанов, Заварзин, 1997). Существовавшие в докембрии условия способствовали

ли формированию на палеоконтинентах содовых водоемов. В связи с этим, изучение микробиоты содовых водоемов становится не частным случаем, а задачей общего значения. Необходимо получить целостное представление о деятельности алкалофильного микробного сообщества. Особый интерес представляет биота аноксической области донных отложений современных содовых водоемов, как аналог микробиоты бескислородных этапов развития биосферы (Заварзин, 2007).

Эпиконтинентальные водоемы имеют два основных источника своего образования. К первому, талассофильному типу, относятся заливы и лагуны, образованные на пассивном крае континента. В этом случае образование эвапоритов происходит за счет испарения проникающей в лагуны морской воды, подчиняясь физико-химическим закономерностям последовательного выпадения солей из раствора (Богашова, 2007). В связи с однородным составом морской воды этот процесс универсален для эвапоритов морского происхождения. Катионный состав в этом случае представлен натрием, кальцием и магнием, а анионный – хлорид- и сульфат-ионами.

Аталассофильный тип водоемов образуется во внутриконтинентальных областях за счет атмосферного гидрологического цикла и углекислотного выветривания и ведет к образованию содовых озер. Состав содовых озер зависит от мозаичных локальных условий и состава выветриваемых горных пород и поэтому весьма разнообразен (Богашева, 2007). Необходимым условием образования таких водоемов является отсутствие промывного режима и превышение суммы карбонатов над суммой щелочноземельных металлов. Следствием этого процесса является отсутствие в составе содовых вод катионов магния и кальция. Анионный состав представлен карбонат- и бикарбонат-ионами, составляющими буферную систему, благодаря которой pH поддерживается в щелочной области, а также хлорид- и сульфат-ионами, концентрация которых в содовых озерах может быть весьма значительной.

Образование содовых озер в результате углекислотного выветривания происходит на основе универсальных физико-химических закономерностей взаимодействия воды и растворенных в ней газов, с минералами горных пород и поэтому к этому процессу вполне применим принцип актуализма. Состав палеоатмосферы был различен в разные геологические периоды, но поскольку в рассматриваемом процессе не участвует кислород, то условия образования содовых водоемов в докембрии были сходными с современными. Следующие условия, существовавшие в докембрии, способствовали образованию содовых водоемов:

- отсутствие почвы и растительности, способствующее процессам выветривания изверженных горных пород и сглаживанию рельефа;
- парциальное давление углекислоты не ниже, а, скорее, выше современного;

- атмосферный гидрологический цикл, сформировавшийся уже на ранних этапах истории Земли;
- возможно более высокая температура на поверхности Земли, способствующая быстрому испарению воды и концентрированию солей в бессточных областях.

Таким образом, можно полагать, что в разные геологические периоды, начиная с конца архея – раннего протерозоя, существовали содовые водоемы, аналогичные современным. Масштаб их образования был различным, но, по всей вероятности, в докембрии эти водоемы занимали большие площади, по сравнению с современными их аналогами.

Биосфера была исключительно прокариотной вплоть до массового распространения эукариот около 1 млрд. лет назад (Dagan et al., 2010). Все действующие теперь биогеохимические циклы осуществлялись и поддерживаются до настоящего времени микроорганизмами. В современных условиях автономные прокариотные сообщества, аналогичные докембрийским, сохранились только в местах, где не развиваются высшие организмы, т. е. в экстремальных местах обитания. Если говорить о континентальной микробиоте докембрия, то следует назвать условия, существовавшие в этот период, которые определяли ее развитие. К ним следует отнести:

- отсутствие или крайне низкую концентрацию O₂ в атмосфере;
- общий дефицит окислителей;
- более тонкую континентальную кору с повышенным геотермальным градиентом и гидротермальной активностью, являющуюся поставщиком восстановленных химических соединений, таких как водород;
- усиленное углекислотное выветривание, ведущее, как уже говорилось выше, к содовому засолению.

Перечисленные выше условия способствовали развитию в докембрии алкалофильного анаэробного микробного сообщества и, следовательно, прокариотная микробиота современных содовых водоемов, в особенности анаэробная, может считаться аналогичной древней. Подтверждением первичности именно анаэробной микробиоты служит тот факт, что анаэробы лежат в основании большинства филогенетических линий микроорганизмов (Dagan et al., 2010).

Примером современных аналогов условий существования прокариотной биоты конца архея – раннего протерозоя могут служить эпи- и внутриконтинентальные водоемы, расположенные на молодых участках континентальной коры. К ним относятся озера Восточно-Африканского Рифта – огромной геологической системы, протянувшейся от Мертвого моря через Красное море и далее западнее Африканского Рога почти по меридиану до Южной Африки (Baker, 1958). Озера, расположенные цепочкой на Рифте, имеют ряд особенностей, которыми могли обладать и древние водоемы до-

кембрия, что послужило поводом для детального изучения их прокариотного сообщества:

- образование озер во многом обусловлено эндогенным фактором;
- озера расположены на тонкой континентальной литосфере с высоким геотермальным градиентом и развитым вулканизмом;
- питание озер Рифта происходит за счет подземных вод, часто гидротермальных, выщелачивающих свежие карбонатитовые лавы и пеплы;
- карбонаты являются характерным компонентом этих высокоминерализованных озер с $\text{pH} > 10$ озер, составляя 80 % анионов, причем в засушливый период происходит выпадение троны ($\text{NaHCO}_3 \cdot \text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$);
- озера характеризуются высокой продуктивностью (численность микроорганизмов достигает 3.5×10^8 клеток/мл) вследствие присутствия фосфора, концентрация которого колеблется от десятков (оз. Магади) до сотен (оз. Натрон) мг/л, и высокой инсоляции;
- основным продуцентом в озерах являются цианобактерии, т. е. источник первичного органического вещества – автохтонный.

Озеро Магади является наиболее подробно изученным из всех озер Рифта и служит классическим примером процесса современного образования содовых осадков. Оно расположено в самой жаркой и засушливой части Кении в нижней точке Рифта в длинном узком разломе и окружено сухой каменистой саванной на лавовых потоках. Озеро лишено поверхностного притока, в него не впадает ни одна река. Питается озеро подземными водами, фильтрующимися через рыхлые вулканические породы. Озеро имеет переменный режим: в конце дождливого сезона оно заполняется водой, в нем при $\text{pH} \sim 10\text{--}11$ идет обильное развитие цианобактерий; с наступлением сухого сезона происходит концентрация рассола и отложение содовых минералов, преимущественно троны, на плоских берегах. Образование оз. Магади во многом обусловлено эндогенными факторами. Здесь происходило извержение карбонатитовых лав и пеплов и питание озер Рифта осуществляется за счет подземных вод, выщелачивающих свежие вулканические породы, нередко ультраосновные и даже карбонатитовые, на фоне высокого геотермального градиента и экваториального климата.

Благодаря высокой концентрации фосфатов озеро евтрофицировано и представляет буквально микробный бульон. Алкалофильным микроорганизмам оз. Магади посвящен целый ряд крупных обобщающих исследований выполненных как зарубежными, так и российскими исследователями (Tindall, 1988; Zhilina, Zavarzin, 1994; Jones et al., 1998; Grant et al., 1999; Заварзин и др. 1999). Трофическая система прокариотного сообщества этого озера полноценна и автономна (Заварзин и др. 1999), а филогенетическое разнообразие обитающих в нем микроорганизмов перекрывает все основные ветви филогенетического древа прокариот (Jones et al., 1998; Rees et al., 2004).

Центрально-Азиатские озера, расположенные на территории Алтайского края в пределах Обь-Иртышского водораздела, в центральной части Кулундинской степи, а за пределами России – в Центральной Азии, прежде всего на территориях Монголии и Тибета, служат примером первичного континентального соленакопления в условиях криоаридного климата. Здесь слабо развита речная и овражная сеть и понижения в озерно-сопочной сухой степи заняты соляными озерами, не имеющими речных притоков. Эти водоемы также обладают рядом характерных общих особенностей:

- озера, как правило, расположены в блюдцеобразных бессточных котловинах;
- питание озер в большинстве случаев атмосферное и/или подземное, редко речное;
- озера мелководны и характеризуются крайне неустойчивым водным режимом с сильными межсезонными и межгодовыми колебаниями;
- очень разнообразны по гидрохимии – общая минерализация колеблется в пределах 10–250 г/л, а их анионный состав также меняется в широких пределах;
- органическое вещество имеет как автохтонное, так и аллохтонное происхождение за счет прибрежной растительности.

Вопрос об участии микроорганизмов в континентальном выветривании представляет важнейшую проблему природоведческой микробиологии. В природе микробы существуют в составе сообщества, которое представляет собой функциональное целое. Длительное существование сообщества возможно при замкнутости циклов основных биогенных элементов. В свою очередь, замкнутость циклов в микробном сообществе обеспечивается за счет трофических связей между функциональными группировками микроорганизмов (Заварзин, 1992).

Микробиота содовых ландшафтов представлена алкалофилами, развивающимися в условиях избытка натрия и зависящими от повышенного рН и карбонат-бикарбонатного равновесия при высокой минерализации вод. Обитатели содовых ландшафтов находятся под воздействием сразу нескольких экстремальных факторов, таких как высокие значения рН, повышенное осмотическое давление, вызванное высокой концентрацией солей в среде, повышенная температура, достигающая под коркой троны 55 °С и крайне неустойчивый гидрологический режим (Mesbah, Wiegel, 2008). Первые два фактора до известной степени независимы друг от друга, хотя в случае содовых ландшафтов сочетаются друг с другом. Высокая концентрация солей в большинстве случаев обусловлена высокой концентрацией Na^+ -иона. Она определяется геохимическими условиями и обусловлена эвапоритовым процессом. Содовые озера, в отличие от соленых, обладают экстремально высокой карбонатной щелочностью, которая определяет их гидрохимию. Алкалофильные организмы, развивающиеся при высоких

концентрациях соды, обладают рядом особенностей, позволяющих им успешно развиваться при высоком рН среды. К ним следует отнести:

- механизм поддержания внутриклеточного рН с помощью натриевого антипорта (Питрюк и др., 2004; Пушева, 2007);
- высокоэффективную систему транспорта металлов, присутствующих в содовых озерах в низких концентрациях;
- уникальный состав мембранных липидов (наличие фосфолипидов, а не гликолипидов) (Tindall, 1988);
- более кислый аминокислотный состав белков (Деткова, 2007);
- повышенную термоустойчивость (Mesbah, Wiegel, 2008);
- механизм осмоадаптации, реализованный в двух типах (Деткова, 2007):
 - а) накоплении органических осморегуляторов, имеющих высоких осмотический потенциал, таких как глутамат, бетаин или эктоин; такая стратегия наиболее действенна в низкоминерализованных содовых озерах;
 - б) стратегии «соль внутри», свойственной археям порядка Halobacteriales и бактериям порядка Halanaerobiales, когда внутри клетки поддерживается высокая концентрация солей ионов Na^+ , K^+ и Cl^- , которая выигрывает в высокоминерализованных водоемах;
- устойчивость к высушиванию.

Таким образом, содовые озера представляют собой экстремальные места обитания, в которых проявляются три фактора экстремальности: рН, высокое содержание растворенных солей, температура. Для подавляющего большинства эукариот такие места обитания непригодны для жизни, и современные содовые озера представляют своего рода прокариотные заповедники, где развивается полностью или частично автономное алкалофильное прокариотное сообщество.

Автономность прокариотного сообщества подразумевает замкнутость по циклу органического углерода, т. е. наличие всех трофических групп, обеспечивающих круговорот органического углерода. Если в эукариотном сообществе в пищевой пирамиде выделяют три основные группы – группу продуцентов, группу консументов и группу деструкторов, то в прокариотном сообществе группа консументов отсутствует или подавлена.

Содовые озера характеризуются высокой продуктивностью, определяемой, прежде всего, высокой инсоляцией и доступностью фосфата, поступающего из выветриваемых пород и долго сохраняющегося в рецикле, что обусловлено малыми концентрациями Са и Fe, которые связывают фосфат-ион. Высокая продуктивность содовых озер приводит к тому, что сообщество деструкторов имеет сложную высокоэффективную структуру, служащую противовесом, уравнивающим высокую продуктивность и не допускающим избыточного накопления органического углерода.

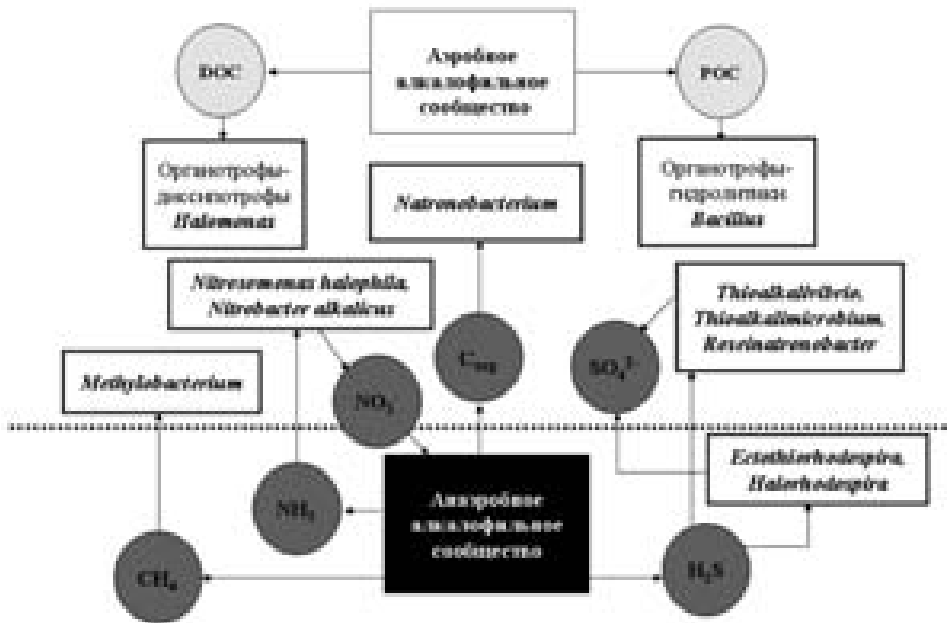


Рис. 1. Трофические взаимодействия в алкалофильном микробном сообществе.

Повышенная продуктивность высокоминерализованных водоемов, обуславливающая их евтрофикацию, приводит к быстрому образованию анаэробной зоны, как из-за понижения растворимости кислорода и ограничения транспорта повышенной вязкостью среды, так и из-за усиленного потребления O_2 алкалофильными аэробами. Исследование трофической структуры алкалофильного микробного сообщества было инициировано Г.А. Заварзиным (Заварзин, 1993) и стало предметом подробного изучения в ИНМИ РАН. К 2007 г. в мире были описаны и узаконены 99 видов алкалофильных микроорганизмов, из которых 50 видов, принадлежащих к 20 новым и 8 ранее известным родам, выделены и описаны сотрудниками Института микробиологии (Труды ИНМИ РАН, 2007). Эти международно-узаконенные данные о приоритете позволяют формально оценить вклад русских ученых в данную проблему. Сейчас алкалофилы содовых водоемов стали предметом усиленных исследований в США, Китае, Великобритании. На сегодняшний день известны представители основных функциональных групп, что дает возможность, пользуясь принципом актуализма, представить структуру палеоконтинентальных анаэробных сообществ докембрия.

На рисунке (рис. 1) представлена схема трофических взаимодействий в алкалофильном микробном сообществе (Заварзин, 2007). Основными продуцентами алкалофильных сообществ являются планктонные и бентосные цианобактерии (Герасименко, 2007). На свету цианобактерии фото-

синтезируют, продуцируя кислород, в то время как в темноте переходят к анаэробному обмену. Существенные суточные колебания содержания кислорода в водном и придонном слоях содовых озер способствуют развитию факультативных анаэробов – микроорганизмов, идеально приспособленных для подобных условий (Сорокин, 2007). Помимо цианобактерий, к продуцентам в алкалофильном сообществе следует отнести также аноксигенных фототрофных бактерий, которые представляют значимую группу в содовых озерах (Горленко, 2007). Основная функция аноксигенных фототрофов в современном сообществе содовых озер заключается в регенерации окисленных соединений цикла серы в процессе светозависимого окисления сульфида, образуемого сульфат- и сероредуцирующими бактериями, и сопряженного с возвратом органического вещества в малый анаэробный круговорот органического углерода в результате аноксигенного фотосинтеза. Следует также отметить, что в ряде случаев аноксигенный фотосинтез может играть определяющую роль в продукции органического вещества, как это наблюдается в озере Хилганта (Юго-Восточное Забайкалье), где доля оксигенного фотосинтеза составляет только 3–4 % (Горленко, 2007). Фототрофные бактерии также участвуют в утилизации молекулярного водорода и органических соединений, образуемых первичными и вторичными деструкторами. В содовых озерах найдены все известные филогенетические группы аноксигенных фототрофов, за исключением зеленых серобактерий класса *Chlorobi*. **Доминируют же в алкалофильных сообществах представители семейства Ectothiorodospiraceae, большинство видов которого являются алкалофилами** (Горленко, 2007). Органическое вещество, поступающее в анаэробную зону, подвергается полной минерализации вследствие каскада реакций, осуществляемых микробами-специалистами.

Трофические взаимодействия в анаэробном алкалофильном сообществе были предметом длительного изучения в лаборатории реликтовых микробных сообществ, и, на сегодняшний день, удалось не только выявить его основные этапы, но и выделить соответствующих микробов-специалистов (Жилина, 2007). Работу деструкционной части анаэробного алкалофильного сообщества можно продемонстрировать на примере гидролиза целлюлозы микроорганизмами, выделенными из озер Хадын (Тува) и Верхнее Белое (Бурятия).

На первом этапе целлюлоза, представляющая собой полисахарид, подвергается воздействию гидролитической группы микроорганизмов, называемых целлюлозолитиками. Эти бактерии осуществляют первый этап гидролиза целлюлозы, воздействуя на молекулу специфичными экзоферментами целлюлазами, и дробя ее на моно- и дисахариды. Из оз. Верхнее Белое был выделен первый алкалофильный целлюлолитик *Clostridium alkallicellulosi* corr. g. – спорный галоалкалофил, сбраживающий целлюлозу до этанола, лактата, ацетата и водорода (Жилина и др., 2005). Этот орга-

низм обладает щелочной целлюлазой, имеющей оптимум активности при pH 6–9 (Zvereva et al., 2006). Анаэробная цитофага *Alkaliflexus imshenetskii*, выделенная из осадков того же озера, оказалась способной разлагать широкий круг полисахаридов, как запасных, так и входящих в структурные компоненты клеток, таких как крахмал, ксилан и пектин (Zhilina et al., 2004).

Второй этап разложения целлюлозы в анаэробном алкалофильном сообществе осуществляет группа сахаролитических бактерий, специализирующаяся на сбраживание ди- и моносахаридов. В этой группе можно выделить подгруппу диссипотрофов – организмов, использующих низкомолекулярные продукты гидролиза. Спирохеты, являющиеся классическим примером этой подгруппы, обнаружены как в высокоминерализованных озерах Африканского рифта и Калифорнии, так и в низкоминерализованных озерах Центральной Азии (Zhilina et al., 1996; Hoover et al., 2003). Все они имеют яркую морфологию, позволяющую быстро идентифицировать их еще в накопительной культуре. Такая морфология является следствием их пищевой стратегии – большая поверхность клетки позволяет соприкасаться с большим объемом раствора, улавливая необходимые субстраты даже в низких концентрациях. Основными продуктами обмена спирохет являются ацетат, лактат, этанол и у некоторых видов водород. Активное потребление сахаров осуществляется в анаэробном сообществе также и хемоорганотрофами-бродильщиками. Из содовых озер был выделен ряд бактерий, филогенетически относящихся к подразделению грамположительных бактерий с низким ГЦ, но представляющих в нем разные кластеры, большинство из которых оказались таксономически новыми организмами. Среди них были как Cl⁻-зависимые галофильные микроорганизмы, представители пор. *Halanaerobiales*, например, *Halonatronum* (Жилина и др. 2001a), так и галотолерантные, не нуждающиеся в хлорид-ионе, но развивающиеся при высоких концентрациях NaCl бациллы, относящиеся к родам *Amphibacillus* (Жилина и др., 2001b) и *Anaerobacillus* (Zavarzina et al., 2008), а также кластридии, принадлежащие родам *Anoxynatronum* и *Alkalibacter* (Garnova et al., 2003, 2004). Большинство выделенных организмов было облигатными натронофилами и не росло на средах, где высокое значение pH поддерживалось не карбонатным, а органическим буфером. Продуктами брожения на сахарах в порядке предпочтения были: у *Anoxynatronum* – ацетат, этанол; у *Alkalibacter* и *Halonatronum* ацетат, этанол, формиат водород; у видов *Amphibacillus* формиат, ацетат, этанол; у *Anaerobacillus alkalilacustre* – этанол, формиат, ацетат и лактат.

Последний, заключительный этап разложения органического вещества осуществляется вторичными анаэробами, метаболизм которых основан на окислительно-восстановительных реакциях и требует привлечения элементов с переменной валентностью. По термодинамическим причинам полное разложение органического вещества в анаэробных условиях зависит от

удаления водорода, накапливающегося на первом, водородном или кислотогенном, этапе деструкции (Schink, 2002; Schink, Stamps, 2002). В анаэробном алкалофильном сообществе традиционно выделяют три основных группы литотрофных микроорганизмов, использующих водород в метаболических реакциях – это группы метаногенов, ацетогенов и сульфидогенов. Сравнительное исследование развития этих групп, проведенное в смешанной пробе из 9 озер Тувы, показало, что основной сток H_2 в содовых озерах осуществляется за счет развития серо- и сульфатредукторов, поскольку H_2 -использующих метаногенов обнаружено не было, а ацетогены развивались в условиях $pH > 8$ и низкой солености (Заварзин и др., 1996). Это объясняется доминированием цикла серы в современных содовых озерах на осадочных породах и в лагунах морского происхождения. Несмотря на преобладание карбонат- и бикарбонат-ионов, содержание сульфатов как в низко-, так и в высокоминерализованных содовых озерах достаточно высоко, чтобы обеспечить развитие сульфатредуцирующих бактерий (СРБ). Кроме того, в щелочных условиях элементарная сера вступает в реакцию с сероводородом и образует растворимую полисульфидную форму типа H_2S_n , окрашивающую растворы в желтый цвет. Нахождение серы в доступной растворенной форме в щелочных условиях дает преимущество сероредукторам, что нашло отражение в результатах, полученных по озерам системы Танатар. Высокая активность сульфат редуцирующих бактерий, показанная Намсараевым *in situ* в донных осадках озер Ю-В Забайкалья и Монголии, указывает на определяющую роль этой группы на заключительных этапах разложения органического вещества (Горленко и др., 1999; Sorokin et al., 2004). Избыток сероводорода, который не связывается железом, окисляется до сульфата тионовыми бактериями (Сорокин, 2007) или аноксигенными фототрофами (Горленко, 2007) и поступает в рецикл. Метаногенез и ацетогенез играют явно подчиненную роль в удалении водорода в алкалофильном сообществе и пока гидрогенотрофные их представители валидно не описаны. В то же время из содовых озер с разной минерализацией выделен целый ряд гидрогенотрофных сульфидогенов, составивших новые роды в *Deltaproteobacteria* – *Desulfonatronovibrio* (Zhilina et al., 1997); *Desulfonatronum* (Пикута и др., 1998; Pikuta et al., 2003a; Zhilina et al., 2005); *Desulfonatronospira*, *Desulfurivibrio*, *Dethiobacter* (Sorokin et al., 2008a, b). Они способны к респираторному метаболизму, используя разные неорганические соединения серы в качестве акцептора электронов при возможно автотрофном росте с формиадом и водородом как донором электронов. Ацетат могут использовать только как дополнительный источник углерода. За исключением *D. hydrogenovorans* (Zhilina et al., 1997) способны и к ферментативному метаболизму, используя как донор электронов лактат, этанол, пируват. *Desulfurivibrio alkaliphilus* (Sorokin et al., 2008b) способен в дополнение использовать также ацетат, малат, сукцинат, бутират и изо-бутират.

Следует отметить, что помимо перечисленных трех групп вторичных анаэробов в алкалофильных сообществах озер с разной гидрохимией развиваются бактерии, использующие соединения таких элементов как мышьяк, селен, молибден, уран и других переменновалентных элементов. Они привлекли особое внимание в связи с мышьяковыми геохимическими провинциями в дождевой тени Кордильер. Предполагается, что такие сообщества могли иметь значение на ранних этапах развития биосферы Земли (Stolz, 2010).

Ацетат является основным метаболитом, накапливающимся в процессе анаэробного разложения органического вещества. В ряде случаев он является единственным продуктом, образуемым при сбраживании органических кислот и спиртов некоторыми алкалофильными бактериями, например, *Natroniella acetigena* (Zhilina et al., 1996). Утилизация ацетата в сообществе на заключительных этапах представляла проблему, поскольку до недавнего времени не удавалось выделить ацетат-использующих алкалофильных сульфидогенов. Сейчас такой организм описан – это *Desulfurivibrio alkaliphilus*, который использует тиосульфат или элементную серу/полисульфид в качестве акцептора и ацетат наряду с водородом и некоторыми другими органическими кислотами в качестве донора электронов (Sorokin et al., 2008b). Альтернативой алкалофильному сульфидогенезу на ацетате служит синтрофное окисление ацетата. При синтрофном взаимодействии действует пара микроорганизмов, в которой один окисляет ацетат или другую несбраживаемую органическую кислоту с выделением H_2 , а второй – гидрогенотрофный организм – немедленно удаляет из системы водород, что делает реакцию окисления ацетата термодинамически выгодной (Schink, 2002; Schink, Stamps, 2002). Нам удалось получить бинарную синтрофную сульфидогенную культуру, состоящую из споровой ацетат-использующей палочки *Contubernalis alkalaceticum* (Жилина и др., 2005), принадлежащей к семейству *Syntrophomonadaceae*, и гидрогенотрофной СРБ, видовая принадлежность которой не является жестким условием для успешного роста. Выделенная синтрофная ассоциация алкалофилов обладала следующими характерными чертами:

- помимо ацетата, способна к синтрофному окислению этанола, пропанола, изопропанола, серина, фруктозы, изомалянной кислоты;
- “*Candidatus Contubernalis alkalaceticum*” не способен расти вне ассоциации и является примером первой алкалофильной облигатно синтрофной бактерии;
- второй член ассоциации может быть заменен другим видом алкалофильного водород-окисляющего организма.

Все вышеизложенные этапы суммированы в схеме, представленной на рисунке (рис. 2). Следует подчеркнуть, что микроорганизмы, указанные в схеме, являются только примером той или иной физиологической группи-

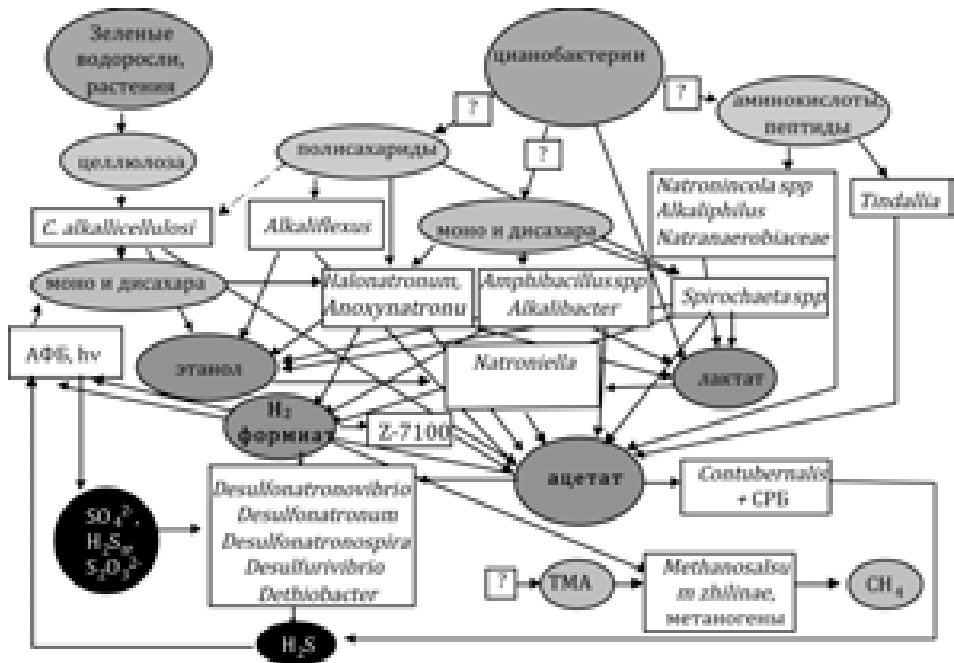


Рис. 2. Трофические взаимодействия в анаэробном алкалофильном микробном сообществе с аллохтонным (целлюлоза) и атохтонным (цианобактерии) источником органического вещества.

ровки, и схема не является исчерпывающей в таксономическом отношении. Обращает на себя внимание то, что на стадии образования-потребления органических кислот, спирта (этанола), ацетата, формиата и водорода существует сеть трофических взаимодействий. Это указывает на то, что полное разложение целлюлозы может идти и более коротким маршрутом, минуя сахаролитический этап, что было недавно доказано на комбинированных культурах *Clostridium alkalicellulosi* с различными по донорам СРБ и *Contubernalis alkalaceticum* (Заварзин и др., 2008).

Как уже указывалось выше, в автономном алкалофильном микробном сообществе продукция органического вещества осуществляется за счет цианобактерий. До настоящего времени не удалось выделить алкалофильного организма, который разрушал бы интактные клетки цианобактерий. Таким образом, микроорганизмы первого этапа разложения мортмассы взвешенного органического углерода в автономном алкалофильном прокариотном сообществе пока неизвестны. В то же время микроорганизмы, использующие аминокислоты и пептиды, представляющие собой «осколки» белковых структур, выделены и описаны. Это анаэробные амонификаторы родов *Tindallia* (Kevbrin et al., 1998; Pikuta et al., 2003b; Alazard et al., 2007) и *Natronincola* (Zhilina et al., 1998; Zhilina et. al., 2009). Имеющиеся

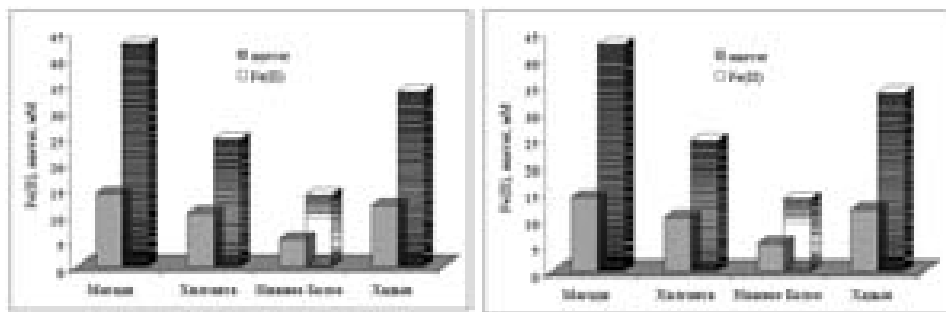


Рис. 3. Распространение железоредукторов, способных к восстановлению АГОЖ за счет окисления ацетата или водорода в содовых озерах.

на сегодняшний день сведения о функционировании анаэробного алкалофильного сообщества содовых озер достаточны для того, чтобы использовать его в качестве актуалистической модели наземной биоты докембрия. Однако возникает вопрос: какая группа вторичных анаэробов могла взять на себя функцию удаления водорода и ацетата в анаэробном сообществе содовых озер докембрия в условиях дефицита сульфата?

Возможно, ими могли быть метаногены или ацетогены. Однако при реконструкции алкалофильного сообщества докембрия следует опираться на условия, существовавшие в то время. В период 3.4–1.8 млрд. лет на Земле происходило массовое отложение железистых кварцитов и доминировал цикл железа (Eriksson et al., 2005). Исследования последнего десятилетия показали, что железоредукторы найдены практически во всех экологических нишах на Земле (Слободкин и др., 1995; Lovley et al., 2004). Возможность опосредованного восстановления железа алкалофильными бактериями была впервые показана для *Tindallia magadiensis* corrig. (Kevbrin et al., 1998). К диссимиляторной железоредукции растворимых комплексов железа оказался способен *Alkaliphilus metalliredigens* (Ye et al., 2004). Однако возможность существования железоредукторов, восстанавливающих нерастворимые соединения железа в современных содовых озерах, при ничтожной растворимости железа и доминировании цикла серы с сульфатредукцией, ставилась под сомнение (Ye et al., 2004).

Магаци, Хадын, Танатары, Вади-ль-Натрун и некоторых других показали, что это не так (рис. 3). Накопительные культуры вели на элективных средах, из которых был исключен сульфат, но добавлена аморфная гидроокись железа (АГОЖ). Было показано, что процесс диссимиляторной железоредукции во всех исследованных озерах приводит к потреблению ацетата или водорода и образованию магнетита или сидерита как восстановленных минеральных фаз. Численность железоредукторов составляла от 10^3 до 10^6 клеток/г осадка (Заварзина и др., 2006).

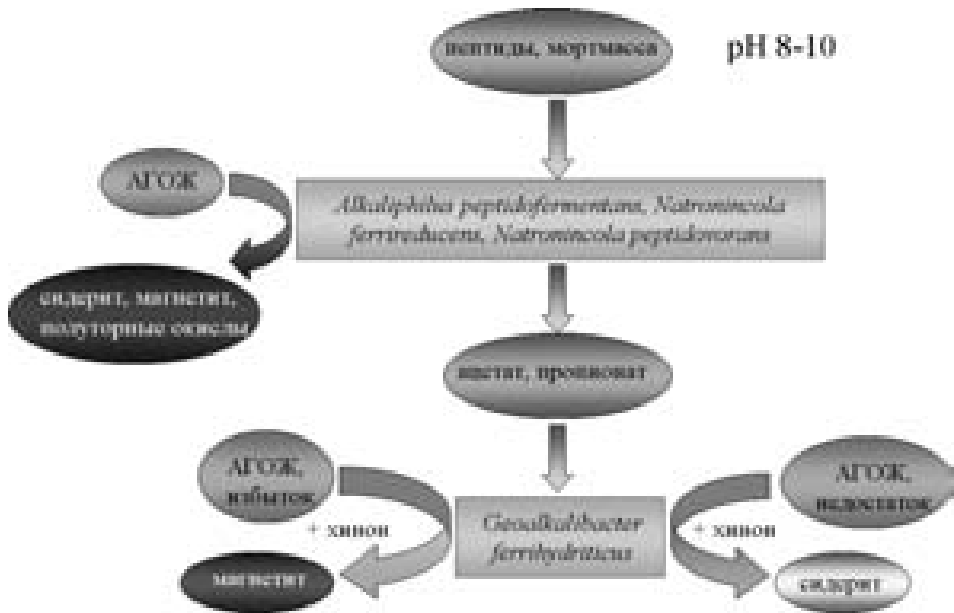


Рис. 4. Пути восстановления аморфной гидроокиси железа в анаэробном алкалофильном микробном сообществе.

В дальнейшем удалось выделить ряд алкалофильных железоредукторов как диссимиляторных *Geoalkalibacter ferrihydriticus* (Заварзина и др., 2006), т. е. получающих энергию от восстановления АГОЖ, так и восстанавливающих железо при облегченном брожении – *Alkaliphilus peptidoferrimentans*, *Natronincola ferrireducens* (Жилина и др., 2009 а, б) – когда избыточные электроны, образующиеся при сбраживании пептидов или сахаров, «сбрасываются» на АГОЖ, что приводит к ее опосредованному восстановлению. Характерно, что *Geoalkalibacter*, помимо железа, мог использовать элементную серу в качестве акцептора электронов, что позволяет ему существовать и в случае доминирования цикла серы. Возможные пути алкалофильной железоредукции, известные к настоящему времени в содовых озерах, представлены на рисунке (рис. 4).

На сегодняшний день установлено, что железоредукция не является специфичным процессом и свойственна большому числу видов микроорганизмов (Coleman et al., 1993; Vagras et al., 1998; Bond et al., 2002), что служит подтверждением древности этого процесса. Энергетически это один из самых выгодных анаэробных процессов, и в случае конкуренции за субстрат железоредукторы опережают и СРБ, и метаногенов, и ацетогенов (Lovley, 1987; Roden, 2008). Кроме того, показано, что присутствие АГОЖ оказывает ингибирующее действие на сульфатредукцию (Lovley, Phillips, 1987). С другой стороны, недавние исследования показали, что в присут-

ствии серных соединений, таких как тиосульфат, в низких концентрациях некоторые сероредукторы способны восстанавливать АГОЖ, используя тиосульфат в качестве переносчика электрона (Straub, Schink, 2004). Эти данные позволяют предположить, что присутствие серных соединений в содовых водоемах палеоконтинентов в низких концентрациях не только не препятствовало развитию железоредукторов, но давало возможность вторичным анаэробам серного цикла использовать ферригидрит в качестве акцептора электронов.

В случае если вместо серного цикла в древних содовых озерах действовал цикл железа, функцию рецикла железа, как и в случае серного цикла в современных водоемах, могли взять на себя аноксигенные фототрофы. Их способность анаэробно окислять железо была показана Видделем для морских организмов (Widdel et al., 1993; Ehrenreich, Widdel, 1994). Возможно, что и алкалофильные фототрофы также обладают этой способностью.

Нет никаких противоречий в предположении, что на континентах могли существовать системы, аналогичные наблюдаемым сейчас на Восточно-Африканском Рифте, где происходит подпитка содовых озер геотермальными водами через тонкую континентальную литосферу. Активная гидротермальная и вулканическая деятельность в сочетании с воздействием повышенной концентрации углекислоты могла многократно увеличивать скорости выветривания изверженных горных пород. Кроме того, гидротермальные воды могли являться источником железа. Существует много гипотез об образовании железисто-кремнистых формаций докембрия, в которых гидротермальный источник железа рассматривается как исходный (Isley, 1995; Klein, 2005; Johnson et al., 2008). В последнее время активно обсуждается возможное участие бактерий цикла железа в их образовании (Konhauser et al., 2002; Kappler et al., 2005; Heimann et al., 2010). При этом источником железа обычно предполагаются морские гидротермы, а местом отложения – глубокие впадины, поскольку тонкая слоистость, характерная для этих пород, свидетельствует об отложении минералов в спокойной зоне, невозможной в прибрежной части океана. В тоже время присутствие кремния говорит в пользу того, что процесс мог происходить в щелочных условиях, в которых кремний приобретает подвижность. В лабораторных условиях при бактериальном восстановлении ферригидрита наблюдается образование магнетита (Fe_3O_4) – типоморфного минерала железистых кварцитов, что служит одним из аргументов в пользу участия диссимиляторных железоредукторов в их образовании (Nealson, Myers, 1990).

В наших экспериментах отложение магнетита происходило в щелочных условиях при избытке АГОЖ. В случае, если АГОЖ добавлялась в недостатке по сравнению с органическими субстратами, наблюдалось образование оолитов сидерита (FeCO_3) (Chistyakova et al., 2009, 2010). Полученные данные подтверждают закономерности, полученные ранее для термофиль-

ных железоредукторов (Заварзина, 2006). Сделанное нами заключение об определяющей роли отношения органическое вещество/АГОЖ для преимущественного образования либо сидерита, либо магнетита в настоящее время подтверждается изотопным анализом С, Fe, О в железосодержащих карбонатах BIF Ю. Африки с возрастом ~2.5 млрд. лет, причем источником С сидерита служило, по-видимому, окисленное железоредукторами органическое вещество, а источником С известняков и доломитов – бикарбонат морской воды (Heimann et al., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Образование железистых кварцитов, как и других месторождений, является следствием ряда исключительных совпадений, способствующих накоплению, а не рассеиванию железа. Общее содержание любого элемента в рассеянном состоянии всегда намного превышает его содержание в месторождениях. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что основным минералом, образующимся при восстановлении ферригидрита в природных условиях, скорее всего, является именно сидерит. Образование магнетита может рассматриваться либо как лабораторный артефакт, либо как уникальное природное явление, требующее редкого сочетания физико-химических факторов, которое, тем не менее, не относится к невозможным.

Итак, рассматривая современное анаэробное алкалофильное сообщество как аналог внутриконтинентальной микробиоты докембрия, мы опираемся на тот факт, что современное микробное сообщество содовых озер является полностью или частично автономным и содержит все необходимые компоненты, которые могут обеспечить его длительное и устойчивое существование во времени. К ним относятся:

- наличие продукционной и деструкционной группировок трофической цепи, осуществляющих круговорот органического углерода;
- развитие алкалофильных цианобактерий как эффективных первичных продуцентов, которое при их способности к азотфиксации и замкнутости цикла азота (Сорокин, 2007; Болтянская, 2007) обеспечивает алкалофильное сообщество этим важнейшим биогенным элементом;
- высокое содержание фосфата способствует высокой первичной продуктивности алкалофильного сообщества содовых озер;
- приспособленность алкалофильных микроорганизмов к стрессовым воздействиям, в частности, высушиванию, способствует их повсеместному распространению при пересыхании эфемерных водоемов.

На основании полученных данных мы можем провести реконструкцию трофических взаимодействий в анаэробном микробном сообществе, в условиях преобладания цикла железа (рис. 5). В этом случае ключевым акцептором на последнем этапе разложения органического вещества служит

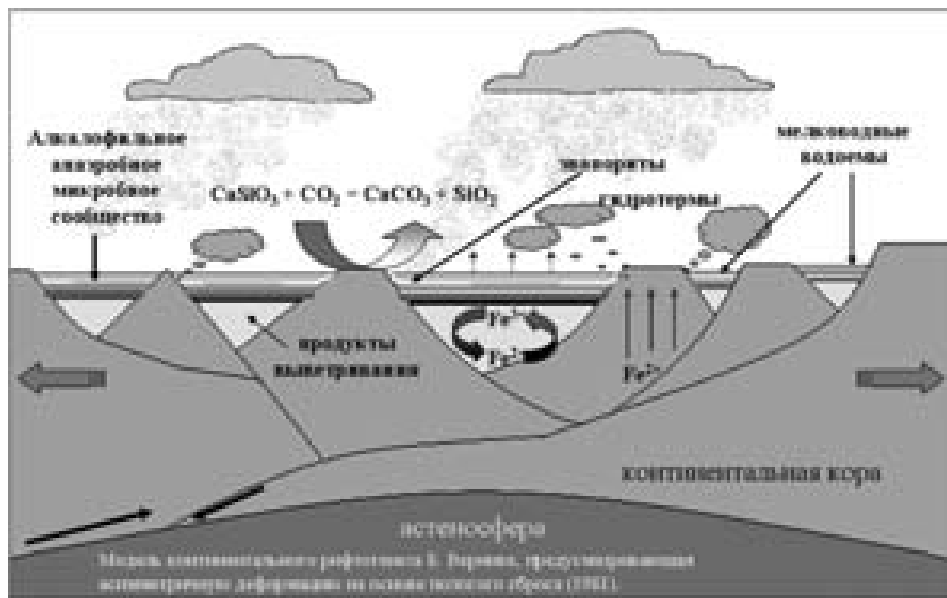


Рис. 6. Схематичная реконструкция экотопа, служащего местом развития палеоконтинентальной микробиоты докембрия.

континентального рифтогенеза Б. Вернике, предложенная им в 1981 г. Ведущая роль в ней отводится крупному пологому (10–20°) сбросу. По мере растяжения всяческое крыло осложняется ступенчатой системой мелких листрических сбросов, в то время как на другом крыле доминирует уступ, соответствующий плоскости главного сброса. Модель Вернике удачно объясняет и ряд других особенностей строения и развития асимметричных рифтов. При утоньшении коры путем смещения по пологому сбросу астеносферный выступ должен находиться не под осевой частью рифта, а под всяческим крылом, подпирая и приподнимая его, что и наблюдается на многих профилях. На этом же высоком борту рифта локализуется вулканизм. Подобная асимметрия хорошо выражена в Восточно-Африканском поясе, вдоль которого чередуются рифты с относительно приподнятым западным и восточным крылом (Хаин, Ломизе, 1995). На схеме в тригообразных понижениях приведено формирование эвапоритовых водоемов щелочного типа, образующихся под воздействием атмосферного гидрологического цикла и углекислотного выщелачивания горных пород. Гидротермы, локализующиеся на бортах рифта, служат источником железа, которое вовлекается в микробный цикл железа, реализуемый анаэробным алкалофильным микробным сообществом. Участие как окислительного микробного этапа с образованием исходного органического вещества, так и диссимиляторной

железоредукции представляется необходимым компонентом взаимодействия гео-биологических систем.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» и Госконтракта № 02.740.11.0023.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алкалофильные микробные сообщества. 2007 // Труды ИНМИ, т. 14. М., Наука. С. 88–158.
- Богашова Л.Г. 2007. Роль галогенных вод в формировании месторождений полезных ископаемых // М., ГЕОС. 168 с.
- Болтянская Ю.В. 2007. Галоалкалофильные денитрифицирующие бактерии рода *Halomonas* из содовых озер / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды ИНМИ, т. 14. М., Наука, С. 348–374.
- Герасименко Л.М. 2007. Алкалофильные кислородные фотосинтезирующие организмы / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды ИНМИ, т. 14. М., Наука. С. 88–158.
- Деткова Е.Н. 2007. Осмоадаптация галоалкалофильных бактерий из содовых озер / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды ИНМИ, т. 14. М., Наука. С. 348–374.
- Горленко В.М., Намсараев Б.Б., Кулырова А.В. и др. 1999. Активность сульфатредуцирующих бактерий в донных осадках содовых озер юго-восточного Забайкалья // Микробиология. Т. 68. С. 664–670.
- Горленко В.М. 2007. Аноксигенные фототрофные бактерии содовых озер / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды ИНМИ, т. 14. М., Наука. С. 225–258.
- Жилина Т.Н., Гарнова Е.С., Турова Т.П. и др. 2001а. *Halonatronum saccharophilum* gen. nov., sp. nov.: новая галоалкалофильная бактерия порядка *Haloanaerobiales* из озера Магади // Микробиология. Т. 70. С. 64–72.
- Жилина Т.Н., Гарнова Е.С., Турова Т.П. и др. 2001б. *Amphibacillus fermentum* sp. nov. and *Amphibacillus tropicus* sp. nov., новые алкалофильные и факультативно-анаэробные сахаролитические бациллы из озера Магади // Микробиология. Т. 70. С. 825–837.
- Жилина Т.Н., Кевбрин В.В., Турова Т.П. и др. 2005а. *Clostridium alkalicellum* sp. nov. – облигатно алкалофильный целлюлозолитик из содового озера Прибайкалья. Микробиология. Т. 75. № 5. С. 642–653.
- Жилина Т.Н., Заварзина Д.Г., Колганова Т.В. и др. 2005б. “*Candidatus Contubernalis alkalaceticum*” – облигатно синтрофная алкалофильная бактерия, анаэробно окисляющая ацетат в бинарной культуре с *Desulfonatronum cooperativum* // Микробиология. Т. 74. С. 800–809.

- Жилина Т.Н., Заварзина Д.Г., Колганова Т.В. и др. 2009а. *Alkaliphilus peptidofermens* sp. nov., новая алкалофильная бактерия из содового озера, сбрасывающая пептиды и восстанавливающая Fe (III) // Микробиология. Т. 78. С. 496–505.
- Жилина Т.Н., Заварзина Д.Г., Осунов Г.А. и др. 2009б. *Natronincola ferrireducens* sp. nov. и *Natronincola peptidovorans* sp. nov. – новые анаэробные алкалофильные пептолитические и железоредуцирующие бактерии из содовых озер // Микробиология. Т. 78. С. 506–518.
- Заварзин Г.А. 1992. Биоразнообразие и устойчивость микробного сообщества // Журн. Общ. Биол. Т. 53. С. 92–106.
- Заварзин Г.А. 1993. Эпиконтинентальные содовые водоемы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиология. Т. 62. С. 789–800.
- Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Пикута Е.В. 1996. Вторичные анаэробы в галоалкалофильных сообществах озер Тувы // Микробиология. Т. 65. С. 546–553.
- Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Кевбрин В.В. 1999. Алкалофильное микробное сообщество и его функциональное разнообразие // Микробиология. Т. 68. С. 579–599.
- Заварзин Г.А. 2007. Алкалофильное микробное сообщество / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды ИНМИ, т. 14. М., Наука. С. 41–63.
- Заварзина Д.Г. 2004. Образование магнетита и сидерита термофильными железоредуцирующими бактериями // Палеонтологический журнал. № 6. С. 3–8.
- Заварзина Д.Г., Колганова Т.В., Булыгина Е.С. и др. 2006. *Geoalkalibacter ferrihydriticus* gen. nov., sp. nov., первый алкалофильный представитель семейства *Geobacteraceae*, выделенный из содового озера // Микробиология Т. 76. № 6. С. 775–785.
- Пикута Е.В., Жилина Т.Н., Заварзин Г.А. и др. 1998. *Desulfonatronum lacustre* gen. nov., sp. nov. – новая алкалофильная сульфат восстанавливающая бактерия, использующая этанол // Микробиология. Т. 67. С. 123–131.
- Пушева М.А. 2007. Особенности энергетического метаболизма экстремально галоалкалофильных анаэробных прокариот / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды ИНМИ, т. 14. М., Наука. С. 323–348.
- Питрюк А.В., Деткова Е.Н., Пушева М.А. 2004. Сравнительное изучение энергетического обмена анаэробных алкалофилов из содовых озер // Микробиология. Т. 73. С. 293–299.
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А. 1997. Бактериальная палеонтология // Вестник РАН. Т. 67. С. 241–245.
- Слободкин А.И., Ерошцев-Шак В.А., Кострикина Н.А. и др. 1995. Образование магнетита термофильными анаэробными микроорганизмами // Докл. РАН. Т. 345. С. 694–697.
- Соркин Д.Ю. 2007. Натронофильные аэробные хемолитотрофные бактерии содовых озер / В кн. Алкалофильные микробные сообщества // Труды ИНМИ, т. 14. М., Наука. С. 258–276.

- Хаин В.Е., Ломизе М.Г. 1995. Геотектоника с основами геодинамики // Изд-во МГУ. 440 с.
- Baker B.H. 1958. Geology of the Magadi area // Geological survey of Kenya. V. 42.
- Bond D.R., Lovley D.R. 2002. Reduction of Fe(III) oxide by methanogens in the presence and absence of extracellular quinones // Environ Microbiol. V. 4. P. 115–124.
- Alazard D., Badillo C., Fardeau M.L. et al. 2007. *Tindallia texcocensis* sp. nov., a new haloalkaliphilic bacterium isolated from lake Texcoco, Mexico // Extremophiles. V. 11. P. 33–39.
- Chistyakova N.I., Rusakov V.S., Koksharov Yu.A. et al. 2009. Mössbauer study of iron minerals formed by dissimilatory bacterium // Solid State Phenomena. V. 152–153. P. 431–434.
- Chistyakova N.I., Rusakov V.S., Nazarova K.A. et al. 2010. Mössbauer study of formation of iron oxides and carbonate by dissimilatory alkaliphilic bacterium // J. Phys.: Confer. Ser. doi: 10.1088/1742-6596/217/1/012055.
- Coleman M.L., Hedrick D.B., Lovley D.R. et al. 1993. Reduction of Fe(III) in sediments by sulfate-reducing bacteria // Nature (Letters). V. 361. P. 436–438.
- Dagan T., Roettger M., Bryant D., Martin W. 2010. Genome networks root the tree of Life between prokaryotic domains // Genome Biology and Evolution. V. 2. P. 379–392.
- Ehrenreich A., Widdel F. 1994. Anaerobic oxidation of ferrous iron by purple bacteria, a new-type of phototrophic metabolism // Appl. Environ. Microbiol. V. 60. P. 4517–4526.
- Eriksson P.G., Catuneanu O., Sarkar S., Tirsgaard H. 2005. Patterns of sedimentation in the Precambrian // Sedimentary Geology. V. 176. P. 17–42.
- Garnova E.S., Zhilina T.N., Tourova T.P., Lysenko A.M. 2003. *Anoxynatronum sibiricum* gen. nov., sp. nov. alkaliphilic saccharolytic anaerobe from cellulolytic community of Nizhnee Beloe (Transbaikal region) // Extremophiles. V. 7. P. 213–220.
- Heimann A., Johnson C.M., Beard B.L. et al. 2010. Fe, C, and O isotope compositions of banded iron formation carbonates demonstrate a major role for dissimilatory iron reduction in ~2.5 Ga marine environments // Earth and Planetary Science Letters. V. 294. P. 8–18.
- Hoover R.B., Pikuta E.V., Bej A.K. et al. 2003. *Spirochaeta americana* sp. nov., a new haloalkaliphilic, obligately anaerobic spirochete isolated from soda Mono Lake in California // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 53. P. 815–821.
- Johnson C.M., Beard B.L., Klein C. et al. 2008. Iron isotopes constrain biologic and abiologic processes in banded iron formation genesis // *Geochim. Cosmochim. Acta*. V. 72. P. 151–169.
- Jones B.E., Grant W.D., Duckworth A.W., Owenson G.G. 1998. Microbial diversity of soda lakes // Extremophiles. V. 2. P. 191–200.
- Isley A.E. 1995. Hydrothermal plumes and the delivery of iron to banded iron formation // J. Geol. V. 103. P. 169–185.

- Kappler A., Pasquero C., Konhauser K.O., Newman D.K. 2005. Deposition of banded iron formations by anoxygenic phototrophic Fe(II)-oxidizing bacteria // *Geology*. V. 33. P. 865–868.
- Kevbrin V.V., Zhilina T.N., Rainey F.A., Zavarzin G.A. 1998. *Tindallia magadii* gen. nov., sp. nov.: an alkaliphilic anaerobic ammonifier from soda lake deposits // *Curr. Microbiol.* V. 37. P. 94–100.
- Klein C. 2005. Some Precambrian banded iron-formations (BIFs) from around the world: their age, geologic setting, mineralogy, metamorphism, geochemistry, and origin // *Am. Mineral.* V. 90. P. 1473–1499.
- Konhauser K.O., Hamade T., Raiswell R. et al. 2002. Could bacteria have formed the Precambrian banded iron formations? // *Geology*. V. 30. P. 1079–1082.
- Lovely D.R. 1987. Organic matter mineralization with the reduction of ferric iron // *A Review – Geomicrobiology Journal*. V. 5. P. 375–399.
- Lovley D.R., Phillips E.J. 1998. Competitive mechanisms for inhibition of sulfate reduction and methane production in the zone of ferric iron reduction in sediments // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 53. P. 2636–2641.
- Lovley D.R., Holmes D.E., Nevin K.P. 2004. Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) Reduction // *Advances in Microbial Physiology*. V. 49. P. 219.
- Mesbah N.M., Wiegel J. 2008. The anaerobic halophilic alkalithermophiles / In: *Life at extreme environment* // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* V. 1125. P. 44–57.
- Nealson K.H., Myers C.R. 1990. Iron reduction by bacteria: a potential role in the genesis of banded iron formations // *Am. J. Sci.* V. 290. P. 35–45.
- Pikuta E.V., Hoover R.B., Bej A.K. et al. 2003a. *Desulfonatronum thiodismutans* sp. nov., a novel alkaliphilic, sulfate-reducing bacterium capable of lithoautotrophic growth // *Int. J. System. Evol. Microbiol.* V. 53. P. 1327–1332.
- Pikuta E.V., Hoover R.B., Bej A.K. et al. 2003b. *Tindallia californiensis* sp. nov., a new anaerobic, haloalkaliphilic, spore-forming acetogen isolated from Mono Lake in California // *Extremophiles*. V. 7. P. 327–334.
- Rees H.C., Grant W.D., Jones B.E., Heaphy S. 2004. Diversity of Kenyan soda lake alkaliphiles assessed by molecular methods // *Extremophiles*. V. 8. P. 63–71.
- Roden E.E. 2008. Microbiological controls on geochemical kinetics 1: fundamentals and case study on microbial Fe(III) oxide reduction / In: *Kinetics of water-rock interaction* // S.L. Brantley, J.D. Kubicki, A.F. White (eds). Springer. P. 335–410.
- Stolz J.F., Basu P., Oremland R.S. 2010. Microbial arsenic metabolism: new twists on an old poison / *Microbe*. V. 5. P. 53–59.
- Straub K.L., Schink B. 2004. Ferrihydrite-Dependent Growth of *Sulfurospirillum delleyianum* through electron transfer via sulfur cycling // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 70. P. 5744–5749.
- Sorokin D.Yu., Tourova T.P., Henstra A.M. et al. 2008a. Sulfidogenesis under extremely haloalkaline conditions by *Desulfonatronospira thiodismutans* gen. nov., sp. nov., and *Desulfonatronospira delicata* sp. nov. – a novel lineage of *Deltaproteobacteria* from hypersaline soda lakes // *Microbiology (Reading, England)*. V. 154. P. 1444–1453.

- Sorokin D.Y., Gorlenko V.M., Namsaraev B.B. et al. 2004. Prokaryotic communities of the north-eastern Mongolian soda lakes // *Hydrobiologia*. V. 522. P. 235–248.
- Sorokin D.Yu., Tourova T.P., Musmann M., Muyzer G. 2008b. *Dethiobacter alkaliphilus* gen. nov., sp. nov., and *Desulfurivibrio alkaliphilus* gen. nov., sp. nov.: two novel representatives of reductive sulfur cycle from soda lakes // *Extremophiles*. V. 12. P. 431–439.
- Tindall B.J. 1988. Prokaryotic life in the alkaline, saline, athalassic environment / Halophilic bacteria // Ed. F. Rodriguez-Valera. CRC Press. P. 31–67.
- Vargas M., Kashefi K., Blunt-Harris E.L., Lovley D.R. 1998. Microbiological evidence for Fe(III) reduction on early Earth // *Nature*. V. 395. P. 65–67.
- Widdel F., Schnell S., Heising S. et al. 1993. Ferrous iron oxidation by anoxygenic phototrophic bacteria // *Nature*. V. 362. P. 834–836.
- Ye Q., Roh Y., Carroll S.L. et al. 2004. Alkaline anaerobic respiration: isolation and characterization of a novel alkaliphilic and metal-reducing bacterium. *Arch. Microbiol.* V. 70. P. 5595–5602.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A. 1994. Alkaliphilic anaerobic community at pH10 // *Current Microbiol.* V. 28. P. 109–112.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A., Rainey F.A. et al. 1996. *Spirochaeta alkalica* sp. nov., *Spirochaeta africana* sp. nov., and *Spirochaeta asiatica* sp. nov., alkaliphilic anaerobes from the continental soda lakes in Central Asia and the East African Rift // *Int. J. Syst. Bacteriol.* V. 46. P. 305–312.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A., Detkova E.N., Rainey F.A. 1996. *Natroniella acetigena* gen. nov., sp. nov. an extremely halophilic, homoacetogenic bacterium: a new member of Haloanaerobiales // *Curr. Microbiol.* V. 32. P. 320–326.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A., Rainey F.A. et al. 1997. *Desulfonatronovibrio hydrogenovorans* gen. nov., sp. nov., an alkaliphilic sulfate-reducing bacterium // *Int. J. Syst. Bacteriol.* V. 47. P. 144–149.
- Zhilina T.N., Detkova E.N., Rainey F.A. et al. 1998. *Natronincola histidinovorans* gen. nov., sp. nov. a new alkaliphilic acetogenic anaerobe // *Curr. Microbiol.* V. 37. P. 177–185.
- Zhilina T.N., Appel R., Probian Ch. et al. 2004. *Alkaliflexus imshenetskii* gen. nov., sp. nov. – a new alkaliphilic gliding carbohydrate-fermenting bacterium with propionate formation from a soda lake // *Arch. Microbiol.* V. 182. P. 244–253.
- Zhilina T.N., Zavarzina D.G., Kuever J. et al. 2005a. *Desulfonatronum cooperativum* sp. nov., a novel hydrogenotrophic, alkaliphilic, sulfatereducing bacterium, from a syntrophic culture growing on acetate // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* V. 55. P. 1001–1006.
- Zvereva E.A., Fedorova T.V., Kevbrin V.V. et al. 2006. Cellulase activity of haloalkaliphilic anaerobic bacterium, strain Z-7026 // *Extremophiles*. V. 10. P. 53–60.

РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ

А.Г. Пономаренко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Континентальные водоемы существуют на Земле с раннего докембрия, но до установления в океанических бассейнах постоянной солености морские и континентальные водоемы мало отличались по морфологии, солености и экосистемам. Без высшей растительности эрозия была очень сильной, результатом чего был плоский рельеф, отсутствие постоянных водотоков, доминирование «блуждающих рек» и поверхностного стока, со значительной мутностью. Водоемы конечного стока, часто плайя-подобные, соленые и содовые озера были необычно многочисленны, мелководны, не имели постоянной береговой линии. Первичным биоценозом и в море и в континентальных водоемах были плавающие и донные прокариотические маты и пленки. Появление эукариотических и многоклеточных организмов мало изменило ситуацию, миллиарды лет они оставались минорным компонентом экосистем и первично распространялись в планктоне. Маты осуществляли большую часть продукции биомассы, не уступая по удельной продуктивности другим фотосинтетикам, редукция мортмассы внутри мата была весьма совершенной, но пастбищные трофические цепи практически отсутствовали и главными были детритные. Однако глинистые частицы мутных водотоков при частых разливах изолировали мат от света, после чего, значительная его часть погибала. Захоронение неокисленной органики матов вело к обогащению атмосферы кислородом. Трофическая организация древнейших экосистем была ближе к наземному типу, чем к водному. Стабилизация водных бассейнов начинается после распространения в девоне высших растений, вытеснявших маты из мелководий и стабилизовавших береговую линию. Высокая мутность воды, убийственная для матов, для вертикально стоящих гелофитов была только полезна. Процесс становления водоемов современного типа был медленным и постепенным.

ВВЕДЕНИЕ

Поскольку нижеследующий текст написан специалистом по ископаемым остаткам жуков, и в нем нет ни слова о последних, он не предназначен для читателей, не разделяющих мнение Генриха Манна.

Эволюция экосистем до настоящего времени остается наименее разработанной частью эволюционных построений. Почти всегда соображения об эволюции экосистем сводятся к обсуждению состава соответствующей биоты, причем обычно лишь ее части, какой-нибудь конкретной группы. Это хорошо можно видеть, если просмотреть материалы последней, десятой конференции по наземным экосистемам (Tenth..., 2009). Конечно, изменение во времени состава биоты это тоже часть эволюции экосистем, но при этом в стороне обычно остаются именно их системные, собственные характеристики, характер трофических и иных, в частности информационных, управляющих связей и взаимоотношений внутри нее. Сказанное относится и к эволюции экосистем континентальных водоемов. Так, объемистая монография Дж. Грей (Gray, 1988) почти полностью состоит из описания геологического распространения таксонов неморской биоты. Настоящая работа представляет собой попытку рассмотреть в первую очередь эволюцию именно системных свойств неморских водных экосистем, развитие “от процесса к системе” (Маргалев, 1992), при этом следует учитывать, что из-за слабой изученности предмета высказанные положения носят предварительный и даже провокационно дискуссионный характер.

Вопрос о предмете данной работы далеко не так прост, как кажется на первый взгляд. Наше понимание древних экосистем неизбежно зависит от наших знаний о строении и функционировании экосистем современных. Без использования этих знаний (актуализм) нам ничего не понять в комплексах осадочных отложений и содержащихся в них ископаемых остатках древней биоты. Однако этот перенос наших знаний о современной биоте на биоту древнюю часто перерастает в униформизм – молчаливое признание того, что всегда было так, как сейчас. Такой подход кажется мне непродуктивным. Для меня целесообразнее исходить из презумпции, что всегда в прошлом характер биосферы был отличен от современного, пока и поскольку не доказано обратное. Следует отметить, что в последнее время среди палеонтологов расширяется понимание нежелательности лобового униформизма, в частности и в интерпретации строматолитов (Сергеев и др., 2007, 2010; Geobiology..., 2008). Древние и современные строматолиты оказались существенно разными, причем не только в составе биокомпонента, но в первую очередь в способе его взаимодействия с косной составляющей (Reid et al., 2008). Для реконструкции древних обстановок обычно

используются условия, в которых существуют их современные аналоги (см. Заварзин, 2003). Однако организм или сообщество могут оказаться в них просто потому, что их туда загнали конкуренты, в отсутствии которых они предпочли бы совсем другие условия. Сосна растет на камнях, песке и болоте, но прекрасно существует на богатой почве, если полоть траву.

Наши представления о континентальном водоеме сложились под влиянием того, что ныне это почти исключительно реки, болота и пресноводные проточные озера. Большая часть лимнологии сформировалась при изучении расположенных на непрогибающемся дне ледниковых по происхождению озер Северной Европы. Отложения таких озер относятся к инфрафациям и почти никогда не сохраняются в геологической летописи. Древние континентальные водоемы должны были разительно отличаться от современных. Прежде всего, наиболее распространенным водоемом на континентальной коре были, если не по числу, то по площади, эпиконтинентальные моря. При слабой связи с океаном (если уже существовал океан) они часто должны были опресняться. Озера, наоборот, в прошлом гораздо чаще, чем ныне становились конечными водоемами стока и осолонялись. Плоские, плайевые, осолоненные или пересольные, часто содовые озера должны были быть распространены необыкновенно широко. Провести границу между разными типами водоемов на континентальной коре весьма трудно и тем труднее, чем глубже мы продвигаемся в геологическую историю. Осадки опресненных морских заливов весьма сходны с осадками озер, и их природу понять нелегко. Вопрос о морской или пресноводной природе многих палеозойских водных позвоночных остается открытым, несмотря на многолетнюю дискуссию. Тем более это касается наиболее древних, докембрийских водоемов, осадки которых *a priori* считаются морскими без специального рассмотрения. Все это накладывает значительные ограничения на наши попытки понять и осветить историю биоты континентальных водоемов. Ниже мы будем рассматривать историю водоемов, располагавшихся на континентальной коре, обычно с существенно отличной от нормальной морской соленостью. В соответствии с принятым словоупотреблением они часто называются пресноводными, хотя некоторые из них являются гипергалинными.

В своем анализе эволюционных изменений мы будем исходить из представлений о том, что в ходе эволюции подвержены отбору не только популяции и виды, но и экосистемы, причем сохраняются те экосистемы, которые способны в большей степени замыкать круговорот вещества и энергии. Поскольку в водоеме попадание на дно значительного количества органики неизбежно приводит к появлению здесь асфиксии, в результате чего переработка органики и возвращение биогенов в круговорот становятся невозможными, они захороняются в донных осадках и теряются для экосистемы. Поэтому будут отбираться водные экосистемы с более совер-

шенным выеданием, т. е. более олиготрофные по первоначальному смыслу, предложенному для этого понятия А. Тинеманом (Thienemann, 1921).

Следует также обратить внимание на то, что водные экосистемы лишь в незначительной степени способны определять свою дальнейшую судьбу за счет кондиционирования среды в ходе экогенетической сукцессии. Неморские водные экосистемы могут делать это в несколько большей степени, так как вся их водная масса и большая часть связанной энергии их собственная, а не проходящая через систему, как в море. В то же время континентальные водоемы в гораздо большей степени контролируются тектоническим режимом и степенью эрозии окружающей суши. Нельзя также забывать, что с точки зрения сукцессионной системы суши экосистема водоема лишь одна из начальных стадий гидросерии и, в этом смысле, не имеет самостоятельного характера в эволюции. Ниже мы попытаемся показать, что именно развитие противозероэрозийной деятельности наземных растений было наиболее действенным фактором эволюции экосистем континентальных водоемов, но в указанном выше смысле это внутренний фактор целостной экосистемы суши, включающей и континентальные водоемы.

Ниже будет предпринята попытка рассмотреть основные этапы эволюции континентальных водных экосистем и соотнести их с геологическими и палеонтологическими данными. Излагаемые представления не являются полностью оригинальными, скорее, они являются лишь систематизацией представлений многих исследователей, из которых на автора наибольшее влияние оказали Д. Грей, Г.А. Заварзин и В.Н. Сергеев, хотя автор далеко не во всем с ними согласен. Рассмотрению будут подвергнуты следующие вопросы.

1. С какого времени существуют водоемы на континентальной коре? Какие свидетельства их существования сохранились в геологической летописи?
2. Каков был ландшафт древнейших континентов, насколько сильно он отличался от ныне существующего, когда возникает существенное сходство древних и современных ландшафтов?
3. С какого времени возможно существование жизни в мелководных водоемах, в частности, до появления озонового экрана?
4. Каков был уровень продукции древних экосистем, и была ли достаточной ее захороненная часть для оксигенизации атмосферы?
5. С какого времени существует существенно отличная от морской пресноводная биота?
6. Совпадают ли по времени основные этапы пресноводной и морской биот после их разделения?
7. Совпадают ли по времени основные этапы развития континентальной биоты с распространением сосудистых растений?

Рассмотрена будет почти исключительно история озер, сведения о других типах водоемов слишком отрывочны. Однако и озера недостаточно полно представлены в геологической летописи. Сохраняются почти исключительно отложения крупных озер, особенно озер рифтовых зон. Осадки небольших озер сохраняются лишь в активно прогибающихся обширных осадочных бассейнах или в составе аллювиального ряда. На ранних этапах сохраняются почти исключительно отложения ультрафаций, но ландшафтная зона ультрафаций была необычайно широкой.

ПОЯВЛЕНИЕ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ И ФОРМИРОВАНИЕ ИХ СПЕЦИФИКИ

Отвечая на первый из поставленных вопросов можно констатировать, что водоемы на континентах существуют со времени появления континентальной коры и появления воды в жидком состоянии, то есть время их существования мало отличается от существования самой Земли как планеты. Протоконтиненты появляются на самых ранних стадиях формирования земной поверхности и в архее они составляли уже до 10 % площади современной коры (Erikson et al., 2004). На поверхностях кратонов возникали осадочные бассейны, так, на кратоне Пилбара в западной Австралии в обширной кальдере в раннем архее (3.5–3.2 млрд. лет) существовало кратерное озеро, в осадках которого сохранились хорошо выраженные строматолиты и микрофоссилии (Van Kranenendonk, 2008); позднее на южноафриканском кратоне Каапвааль существовал гигантский бассейн Витватерсранд (3.3–2.7 млрд. лет), имевший размеры порядка тысячи километров, и наследующий ему Вентерсдорп (2.7–2.6 млрд. лет). Значительную часть времени в них существовали обширные водоемы и в их осадках сохранились остатки их обитателей. Даже знаменитое золото Витватерсранда предстает в виде бактериоморфных псевдоморфоз (Школьник и др., 2005). Так что можно считать, что геоморфологически озерные бассейны существовали уже в палеоархее. Однако весь криптозой их обитатели не отличались от обитателей морей. Во всяком случае, их отличия неизвестны. Таким образом можно констатировать, что водоемы всегда существовали на континентальной коре и большую часть времени существования биоты континентальная и морская биоты не отличались.

Еще один важный вопрос в понимании эволюции пресноводной биоты – это время возникновения ее специфики, время, когда сформировалась специфическая для этого типа водоемов экосистема. Есть основания полагать, что это произошло только в фанерозое. Мы можем говорить о специфике озерной биоты только для менее одной пятой всего времени существования континентальных бассейнов. Для иллюстрации обратимся вновь к большой обзорной и очень содержательной статье об основных этапах развития докембрийского органического мира (Сергеев и др., 2007). Они пишут на

с. 36, что «неоархейские строматолиты... представляют мелководные морские и озерные обстановки». Описание строматолитов делается для тех и других обстановок вместе, по-видимому, авторы не обнаруживают никакой озерной специфики. При этом обычно само присутствие строматолитов часто рассматривается как свидетельство в пользу морского образования осадков. Подобным образом джеспилиты считаются образованиями морского генезиса, хотя кремни, в которых найден *Eoasterion*, включают псевдоморфозы по галиту, следовательно, водоем не имел нормальной морской солености. *Metallogenium*, современный аналог эоастериона, обитает в кислых водах болот. Для обратного примера возьмем мезозой. Никому не приходило в голову вместе рассматривать экосистемы меловых озер и эпиконтинентальных морей, они считались настолько различными, что факт удивительного сходства состава рыб позднеюрской Зольнгофенской лагуны и нижнемелового озера Лас-Ойяс не привлек должного внимания. Таким образом, должен быть поставлен вопрос о времени и характере дивергенции морской и пресноводной биот.

Распространенность континентального седиментогенеза в криптозое сильно недооценивается. В качестве примера приведем протерозойские континентальные отложения, известные из протерозоя только одного района – Канадского щита и орогена Уопмей на Северо-Западных Территориях. Раннепротерозойская супергруппа Большого Невольничьего Озера включает континентальные седиментационные и субаэральные вулканогенные отложения, супратидальные сабхи, отложения равнинных блуждающих рек, озерные и плайевые отложения. Отложения блуждающих рек известны и в формации Килохайдок, а для формации Вестерн-Ривер показано присутствие палеопочв. Среднепротерозойская группа Хорнби-Бей состоит из отложений блуждающих рек, отложений, образовавшихся в моменты кратковременных морских трансгрессий, и отложений заливаемой долины. Позднепротерозойская группа Шалер, преимущественно морская, включает гипсоносные отложения, в том числе и слои чистого гипса, присутствуют трещины усыхания и знаки ряби, эти отложения интерпретируются как береговые сабхи и пересольные лагуны. Выше найдены эоловые песчаники и прослойки водорослевых известняков, которые могут быть озерными (данные заимствованы из неопубликованного обзора Джен Грей). Особенно сильно недооценивается распространенность континентальных по происхождению пород в сильно метаморфизованных толщах, даже тогда, когда она может быть оценена по присутствию эвапоритов. Можно констатировать, что дофанерозойские отложения континентального генезиса достаточно хорошо представлены, но часто не диагностируются. Многие толщи считаются морскими, даже если они имеют свидетельства континентального происхождения. Таким образом, можно констатировать, что континентальные отложения вовсе не редки в докембрии. По большей части они

представлены субаэральными вулканогенными отложениями, золовыми песчаниками, отложениями равнинных рек, обычно блуждающих, небольшими временными водоемами, плайевыми озерами и супратидальными сабхами. Существенно, что все эти водоемы мелководны. К сожалению, мне не удалось найти обсуждения распространенности докембрийского континентального осадконакопления в отечественной литературе.

ЖИЗНЬ НА ДРЕВНЕЙ ЗЕМЛЕ

Ландшафтные условия в это время сильно отличались от существующих ныне (Холодов, 1993; Заварзин, 1993; Сергеев, 1993; Сергеев и др., 2007; Розанов, 2003). Сильная эрозия суши при отсутствии высшей растительности приводила к выровненности рельефа, отсутствию постоянных водотоков, плоским чашам водоемов, не имевших отчетливой береговой линии. Граница между морем и сушей также была плохо выражена. Многие водоемы становились конечными водоемами стока, были солоноватоводными и гипергалинными. Большой объем сноса приводил к эфемерности существования водоемов из-за быстрого заполнения его осадками. Объем собственно континентального осадконакопления был незначительным, большая часть осадков отлагалась в виде «равнинного пролювия» на очень слабонаклонных плоских равнинах вдоль морей и внутриконтинентальных бассейнов, почти не имевших выраженной береговой линии. Именно эту широкую переходную от моря к суше полосу занимали те строматолиты, для которых предполагалось континентальное положение (Крылов, Заварзин, 1988). После образования выровненных поверхностей эрозия и снос резко замедлялись и, поскольку площадь осадконакопления оказывалась очень большой, мощности и морских и лимнических терригенных осадков оказывались незначительными. Реки с единым руслом практически отсутствовали. Вместо них были распространены «блуждающие» реки – системы многочисленных соединяющихся и разветвляющихся русел, занимающие широкие плоские долины. Фактически большая часть реки по строению напоминала дельту. Здесь начали возникать обогащенные органикой и биофильными элементами образования, которые описываются как почвы, хотя, строго говоря, почвой как единым биокосным телом они еще не являлись. В Южной Африке описаны неоархейские (2.7–2.6) палеопочвы, обогащенные органическим веществом, образованным, судя по соотношению биофильных элементов, микробным матом (Watanabe et al., 2000, 2004).

Водоемы были в условиях докембрия весьма неблагоприятными для жизни. Часто утверждается, что в докембрии в субаэральных условиях и на мелководье жизнь была невозможна из-за жесткого ультрафиолета (280–320 nm). Однако время появления атмосферы, достаточной для образования озонового экрана, отодвигается все глубже в докембрий и может достигать двух миллиардов лет. Впрочем, мелководье могло заселяться и

задолго до этого. Архейские образования, рассматриваемые как примитивные строматолиты, известны из супратидальных сабх групп Овервайт и Фиг-Трее, Южная Африка, возрастом более 3.4 млрд. лет, т. е. фактически со времени появления первых следов жизни. Трудно допустить, что сабховый водоем был достаточно глубок, чтобы защищать от ультрафиолета, по-видимому, уже первые живые системы имели какие-то защитные приспособления: пигменты, аноксиданты, защитные слизистые покровы. Минерализованный мат, вернее, биопленка толщиной до 7 мкм, покрытый толстым слоем гликокаликса, описан из эвапоритовой толщи зеленокаменного пояса Барбетрон (Westall, 2008). Ниже расположен слой керогена с $\delta^{13}\text{C}$ в 22.7–26.8 ‰, что рассматривается как свидетельство фотосинтеза. Присутствуют и свидетельства работы сульфоредукторов. Отложения не могут быть глубоководными, следует полагать, что плотный гликокаликс достаточно защищал мат от ультрафиолета. Предполагается, что кероген отложений архейских аллювиальных долин в Южной Африке происходит из органического вещества бактериальных матов, как и кероген неархейских палеопочв. Следует также полагать, что древние бактериальные маты, подобно современным матам аридных местообитаний, имели защитные приспособления против высыхания. Таким образом, древнейшие наземные ландшафты нельзя считать недоступными для жизни.

СТРОМАТОЛИТЫ И ВОДОРΟΣЛЕВО-БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ПЛЕНКИ

Наиболее заметными следами жизнедеятельности в криптозое были строматолиты – прикрепленные к субстрату слоистые литифицированные карбонатные постройки, разрастающиеся от места появления. Сначала их считали неорганическими образованиями, затем органогенными, причем организменного уровня. Основываясь на современных строматолитах и при актуалистическом, вернее, униформистском подходе, их считают органогенными, возникшими в результате жизнедеятельности водорослей, причем в образовании их главная роль принадлежала цианобактериям. В кремнях строматолитовых толщ были найдены филаменты, которые были интерпретированы как остатки цианобактерий. Такие находки известны уже с архея (Westall, 2008; 3.3 млрд. лет, зеленокаменный пояс Барбетон, Южная Африка). Однако такой подход ограниченно допустим для раннего докембрия, строматолиты могли образовываться не только цианобактериями, но и термофильными серными бактериями типа *Chloroflexus*, морфология серных бактерий и цианобактерий сходна. В дорифейских отложениях присутствуют многочисленные образования, сходные со строматолитами, которые ныне считаются хемогенными. Нет единого мнения и о роли организмов в образовании строматолитов. Часть исследователей считает, что водорослевые пленки играли пассивную роль, между ними просто застревали зерна кальцита, выпадавшие из насыщенного раствора карбонатов.

В экспериментах строматолитоподобные структуры не образуются, если концентрация карбоната в растворе далека от насыщения. По другим представлениям роль водорослей активна. Колебания Ph и Eh за счет смены фотосинтеза на дыхание и обратно приводит к выпадению карбонатов. При этом выпадение карбоната при действии водорослей, все равно прокаротиотических и эвкаротиотических, происходит внеклеточно, тогда как организмы с внутренним карбонатным скелетом осаждают карбонат внутри клеток. Показано, что в образовании современных строматолитов важную роль играет гликокаликс – внеклеточные слизистые клейкие выделения, состоящие главным образом из полисахаридов (Decho et al., 2008). Кроме строматолитов изучаются бактериоморфные структуры, сохранившиеся в кремнях и силикокластических породах. Встречаются и псевдоморфозы по микроорганизмам, замещенным фосфатами, кремнеземом, карбонатами и другими веществами и сохранившимися объемно.

В процессе жизнедеятельности организмы фракционируют углерод. Они охотнее включают в состав своего тела легкий углерод C^{12} по сравнению с тяжелым C^{13} . Органическое вещество легче, чем неорганический карбонат. По дефициту C^{13} (δC^{13}) можно оценить интенсивность жизненных процессов. Следует, однако, учитывать, что обогащение легким углеродом свидетельствует не столько об уровне продуктивности, сколько о скорости оборота органики, и зависит от источника изучаемого углерода. За счет неоднократной переработки мортмасса гетеротрофов сильнее обогащена легким углеродом, чем мортмасса продуцентов. Фото- и хемосинтетики слабее «облегчают» синтезируемую органику, чем организмы, ее перерабатывающие, например, метанотрофы. При изучении ископаемых остатков организмов и хемофоссилий важнейшей является проблема загрязнения современным материалом. Микроорганизмы могут очень быстро замещаться веществами окружающей породы, так что химический состав загрязнений консидаментационных фоссилий может быть сходным, загрязнения неоднократно описывались как древние фоссилии.

Первичной формой экосистем были донные и плавающие водорослево-бактериальные маты, следы деятельности которых и дошли до нас в основном в виде известковых строматолитов, созданием которых решалось сразу несколько важных экологических задач. Микроорганизмы в матах и биопленках превращались в макроскопический объект, и, что весьма важно, фиксированный на строматолите. Планктонный микроорганизм не имеет возможности выделиться из окружающего объема воды, он быстро потреблял из него все биогены, а поступление новых могло быть осуществлено только весьма медленным процессом диффузии. Макроскопический или фиксированный на субстрате объект не связан этими ограничениями. Даже при минимальной подвижности среды через его местоположение проходят все новые порции воды, доставлявшие необходимые биогены. Строматолит не был частью

живого образования, как скелет кораллов и известковых водорослей. Он был лишь местом, на котором фиксировалась пленка цианобактерий.

Водорослево-бактериальные маты были весьма продуктивным сообществом. По удельной продуктивности они не уступают листьям высших растений. Однако продуктивность на единицу поверхности субстрата у них существенно меньше: мат двумерное, а листва трехмерное образование. Еще больше сокращает общую продуктивность биосферы ограниченная возможность распространения матов, практически им доступны только горизонтальные поверхности, хотя есть основание предполагать большую распространенность таковых в докембрии и начале палеозоя.

Представляется, что для древних экосистем переоценивается распространенность донных матов. Гораздо более распространенными были плавающие водорослево-бактериальные агрегаты. Характерные слизистые чехлы для микроорганизмов такого образования ничуть не менее нужны, чем для донного. В процессе фотосинтеза его плавучесть увеличивалась за счет газовых пузырей, и значительная часть агрегата оказывалась над поверхностью воды и подвергалась иссушению и воздействию солнечного света.

Объединение продуцентов и редуцентов в мат позволяло организовать процесс редукации органического вещества и препятствовало резким колебаниями биомассы, неизбежно приводящим к заморам. Одноклеточные водоросли теряют до половины синтезированной органики, что не только ведет к уходу ее значительной части из круговорота, но и вызывает асфиксию из-за потребления кислорода на окисление растворенной органики без всякой пользы для экосистемы. Поэтому для осмотрофных организмов необходимо возможно более близкое объединение продуцентов и редуцентов, так что такой мощный механизм увеличения стабильности, как возможно большее разделение центров фотосинтеза и дыхания (Маргалев, 1992), для них оказывается недоступным. Уровень организации мата практически не уступает таковой лишайника, так что его вполне можно считать весьма высокоорганизованным организмом.

Будучи весьма совершенными и устойчивыми биологически, маты, и плавающие и донные, были весьма уязвимыми по отношению к абиотическим воздействиям. Они гибли от высыхания при спаде воды или будучи выброшены на берег волнами, да и в воде донные маты гибли, если на них выпадала муть, прекращавшая фотосинтез. Многие цианобактерии способны к движению и могли выходить на поверхность осадка, но большая часть биомассы все-таки терялась. Из-за этого потери органического вещества были значительны, тем более, что редукация органики вне мата была слаба. Темп накопления каустобиолитов был очень высок (Закруткин, 1993), по сравнению с современными экосистемами захоранивалась значительно большая часть созданной органики, углерод оставался не окисленным. Поэтому, несмотря на невысокую биомассу, маты весьма

эффективно насыщали атмосферу кислородом. Таким образом, можно утверждать, что водорослево-бактериальные маты докембрия были способны создать кислородную атмосферу.

РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ ПРЕСНОВОДНОЙ БИОТЫ

Наши знания о древнейших биотах все еще остаются недостаточными. Около 3.9 млрд. лет назад известны находки фракционированных изотопов углерода, что указывает на существование жизни. В то же время утверждается, что Исуа и Акилия (Гренландия), которые считались древнейшими (>3.7 млрд. лет) супракристалльными породами Земли, являются метасоматитами, а описанные отсюда цианобактерии – современными контаминантами (Myers, 2004; Lepland et al., 2004). **Возраст древнейших находок остатков прокариот** около 3.5 млрд. лет. Точное систематическое их положение неизвестно. Среди них могут быть фотоавтотрофы, серные и литотрофные бактерии. Древнейшие строматолиты, для которых ныне принимается биогенное происхождение, найдены в раннеархейской группе Варравуна (3.5–3.4 млрд. лет) в Западной Австралии (Van Kranenendonk, 2006; Van Kranenendonk et al., 2008). Строматолиты найдены в кальдерных отложениях, связанных с гидротермальной активностью, в отложениях сабхи и в морских мелководных осадках. Найдены и микрофоссилии (Schopf et al., 2007).

Строматолиты распространялись на новые территории и новые станции, и примерно с 3 млрд. лет началась эпоха массового строительства биостромов, что С.М. Аврамик назвал первой эволюционной биотой (Awramik, 1999), предшествующей трем остальным, кембрийской, палеозойской и мезокайнозойской, предложенным Дж. Сепкоски. Остатки несомненных цианобактерий появляются в строматолитах только около 2.5 млрд. лет назад. Палеоархейские строматолиты известны из Австралии и Южной Африки. Эти строматолиты залегают среди многокилометровых преимущественно вулканогенных толщ зеленокаменных поясов, имеют кремниевый или кремнисто-карбонатный состав и обычно небольшие по мощности (от 20–80 см до 2–3 м) и по простиранию (метры – десятки метров), в одном случае до 30 км. Обычно они пластовые или купольные и только в формации Панорама (3.46) и в группе Варравуна описаны псевдостолбчатые, столбчатые и конические постройки. Первые приурочены к осадкам частично изолированного мелководного и тиховодного гиперсоленого бассейна. Во втором случае строматолиты описаны и в морских, и в континентальных условиях.

Мезоархейские строматолиты слагают морфологически более разнообразные рифовые тела. Они известны в Южной Африке, Индии, Канаде, Австралии и на Кольском полуострове. Эти строматолиты по условиям залегания и размерам мало отличаются от палеоархейских, хотя иногда биостромы крупнее, до 50 м. Это первые мощные строматолитовые толщи в истории Земли. Преобладают пластовые, желваковые, купольные и

редко псевдостолбчатые и конические постройки, включая *Thyssagetes*, иногда появляются столбчатые, в том числе ветвящиеся постройки. По крайней мере последние органогенны, но сохраняется и хемотронная компонента. Строматолиты Вентерсдорп представляют озерные обстановки, где представлены абиогенные преципитаты, пластовые, желваковые и мелкие столбчатые ветвящиеся постройки. В сходных строматолитах серии Фортескью, Австралия описаны тонкие (2–15 мкм) и более широкие (30–40 мкм) извилистые нити, которые могут рассматриваться как остатки осцилляториевых цианобактерий.

Для раннего протерозоя характерны простые и таксономически однообразные *Leiominuscula*, *Leiosphaeridia*, *Mixococcoides*, *Siphonophycus*, около 2.3 млрд. лет назад произошла трансгрессия, приведшая к возникновению обширных мелководных карбонатных платформ и расширению ареалов бентосных цианобактериальных экосистем (Семихатов и др., 1999). Разнообразие было несколько преувеличено за счет описания в качестве таксонов форм сохранности, но, тем не менее, здесь присутствуют все существовавшие тогда морфотипы цианобактерий и все они имеют современные аналоги, иногда до видового уровня. Они сохраняли присущие им особенности морфологии и фациального распространения, а, следовательно, и экологии, на протяжении 2 млрд. лет, составляя ядро консервативных мелководных ассоциаций карбонатных платформ.

Немногие неопротерозойские отложения, считающиеся озерными, найдены главным образом в Северной Америке (Park, Gierlowski-Kordesch, 2007). Трудно идентифицировать эти рифтовые отложения как чисто морские или чисто озерные. Органические остатки по большей части не найдены, встречаются лишь акритархи и строматолиты. Тонкозернистые ламиниты обычно интерпретируются как озерные. Они часто богаты органикой, и в них встречаются водорослевые нити. Однако изотопные данные, геохимия и биомаркеры часто указывают на морское происхождение некоторых из этих отложений (Hieshima, Pratt, 1991; Pratt et al., 1991; Frank et al., 1997).

В позднем протерозое находки строматолитов и другого прокариотического бентоса, прокариотического и эвкариотического планктона многочисленны, но в конце протерозоя – венде можно видеть резкое падение разнообразия и обилия эвкариотического планктона. Одновременно появляются макроскопические организмы неясного систематического положения и, судя по следам, уже существовали настоящие многоклеточные билатерии. Около 1 млрд. устанавливается нормальный солевой режим морской части гидросферы, с этого времени можно говорить и о пресноводных водоемах.

Древнейшие эвкариоты происходят из формации Негауни серии Минномини района оз. Верхнего (1.87). Это плоские спирали из ленточек 0.7–1.5 мм. Они могут принадлежать к неизвестной группе низших водорослей, но некоторые считают их пустыми оболочками колоний цианобактерий или

серобактерий. Chuaria, Tawunia (1.6) и подобные пленки, явно биогенные по углероду, трактуются или как низшие эвкариоты, или как пустые оболочки колоний ностоковых цианобактерий. Остатки, принадлежащие клеткам с цитоскелетом, подвижной стенкой и орнаментацией, известны из Roper Group (1.49 млрд. лет), McArthur Basin, северная Австралия (Javaux et al., 2001). Первые остатки, для которых известно систематическое положение – красная водоросль *Bangiomorpha*, 1.2 (Butterfield et al., 1990), первая желто-зеленая (*Xanthophyceae*) и зеленая 1.0 (Butterfield, 2004). Однако если просто устроенные и небольшие акритархи (*Leiospheridian acritarchs*) действительно являются переживающими стадиями прازیнофитов (Martin-Closas, 2003), то эвкариотические водоросли должны были существовать намного раньше, по крайней мере с раннего протерозоя. В этой связи отнесение описанных из нижнепротерозойских фосфоритов Кольского полуострова остатков к прازیнофитам (Розанов, Астафьева, 2008) представляется весьма обоснованным. Особенно большая древность приписывается грибам. Животные представлены хуже. Первая раковинная амеба имеет возраст 0.75 млрд. лет (Porter, Knoll, 2000). Древнейшие многоклеточные – это эмбрионы из фосфоритов Китая (0.6 млрд. лет, Xiao et al., 1998). По данным геномики первые эвкариоты уже существовали около 4 млрд. лет назад, однако такая цифра кажется сильно завышенной. Их биомаркеры не обнаружены древнее 2.7 млрд. лет назад, по данным самой геномики массивированный дрейф генов, сопровождавший симбиотическое происхождение эвкариот, происходил около 2.7 (Hedges et al., 2001). Впрочем, в последнее время появились данные о бимаркерах стенки эвкариот, резко контрастирующие с телесными палеонтологическими находками. Мембраны эвкариот содержат стеролы с 26–30 атомами углерода, в ископаемом состоянии находят соответствующие стераны, хорошо представленные в отложениях фанерозоя. От архея до середины неопротерозоя, наоборот, нет отчетливого нарастания стеранов в осадках, если исключить контаминанты. Показано, что большая часть находок происходит из антропогенных нефтепродуктов (Brocks, Hore, 2008), а древние стераны в докембрии очень редки, если вообще присутствуют. Таким образом, сведения о ранних эвкариотах оказываются весьма противоречивыми.

Появление эвкариот и даже многоклеточных растений существенно не изменило ситуацию в континентальных водоемах. Основными продуцентами оставались маты, которые теперь включали и зеленые водоросли, пастбищные цепи сильно уступали детритным. Следы обскребывания мата можно видеть только в самом конце протерозоя.

О ранних стадиях эволюции в континентальных водоемах планктонных организмов известно очень мало, однако, учитывая лишь относительное различие в это время «пресноводных» и «морских» бассейнов, она вряд ли сильно отличалась от таковой морского планктона (Бурзин, 1994), где, начиная со среднего рифея, фитопланктон увеличивается в размерах,

отражая появление выедавших его простейших. В позднем рифее среди фитопланктона распространяются максимальные по размерам и шипастые формы. Это расценивается как реакция на появление крупных протистов или первых многоклеточных животных и, наконец, в позднем венде резко сокращается разнообразие крупных и шипастых фитопланктонных организмов с появлением совершенных подвижных фильтраторов размерного класса копепод. Выедание оставалось несовершенным, потери органики были весьма высоки. Большие потери синтезированной органики одноклеточными водорослями часто вызывали дефицит кислорода, заморы приводили к резким колебаниям численности планктонных организмов. Экосистема оставалась весьма неустойчивой, и в ней существовали преимущественно г-стратегии. Положение изменилось с появлением в начале кембрия фильтраторов-членистоногих (Пономаренко, 2004).

ПОЯВЛЕНИЕ СПЕЦИФИКИ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Известные кембрийские озерные отложения мало отличаются от протерозойских. В бассейне Officer, Южная Австралия, найдены отложения раннекембрийского соленого плайяподобного озера со строматолитами, брекчированными осадками альгальных платформ и водорослевыми ламинами с небольшим количеством битуминозного материала, указывающим на наличие галобактерий и/или других фотосинтетиков, таких как цианобактерии и пурпурные фотосинтезирующие бактерии. Остатки многоклеточных животных не найдены. Водорослевые платформы и строматолиты, как полагают, образовались на мелководье или поверхности высохшей плайи, а брекчии – это результат высыхания поверхностных корок (Whithe, Young, 1980; Southgate et al., 1989; Logan et al., 1997). В отложениях другой раннекембрийской плайи в Британской Колумбии, Канада, никакие остатки не были описаны.

Первые известные членистоногие из нижнекембрийских отложений, рассматриваемых как неморские, происходят из Paseky Shale, Brady Mt, Czech (Chlupáč, 1995; Chlupáč et al, 1995). Они описаны как эвриптериды и ракообразные, найдены также следы, приписанные мелким эвриптеридам. Ни эвриптериды, ни ракообразные не известны из других местонахождений нижнего кембрия. Судя по рисункам и описаниям, остатки принадлежат членистоногим на стадии «артроподизации» (Пономаренко, 2004), когда не удается выделить не только современные подтипы и классы, но и направления к ним, а в строении большинства животных можно видеть сочетания признаков, входящих в стойкие синдромы разных крупных таксонов и, соответственно, ныне вместе не встречающиеся. Они находятся примерно на той же ступени эволюции, что и членистоногие из известного нижнекембрийского местонахождения Чендзян. Бассейн интерпретируется как солоноватоводная лагуна, а не озеро собственно, и его обитателей

следует считать не жителями настоящего континентального водоема, а членистоногими, живущими в переходной зоне, из которых рекрутировалась континентальная фауна. Интересно, что в местонахождении не указаны остатки трилобитов, которых, в отличие от остальных подтипов членистоногих, никогда не находили в пресноводных местонахождениях.

Находка древнейшего многоножкоподобного животного (Budd et al., 2001) сделана в отложениях, считающимися морскими. Оно мало похоже на многоножек, но недавно в кембрии Сибири сделана еще более удивительная находка (Budd et al., 2001). **Найденный остаток очень похож на типичную карбоновую «многоножку»** из группы Eorhoberida. К сожалению, не известно строение головы этого животного. Следует учитывать, что палеозойские многоножки были в значительной степени водными животными. Следы каких-то членистоногих найдены в верхнекембрийских прибрежно-континентальных эоловых отложениях (MacNaughton et al., 2002). Из верхнего кембрия Аргентины описаны остатки эвтикарциноидов и следы, приписываемые им же (Vaccari et al., 2004). Все более поздние находки этой группы происходят из пресноводных отложений, так что эти эвтикарциноиды должны считаться первой специфически пресноводной группой и могли быть первыми макроскопическими обитателями континентальных водоемов, где они питались водорослевыми агрегатами. В дальнейшем эвтикарциноиды становятся важнейшими grazерами и деструкторами в континентальных водоемах и гидроморфных почвах, особенно велика их роль в девоне и карбоне. Эвтикарциноиды не известны в ордовике и становятся многочисленными только с силура (McNamara, Trewin, 1993). По-видимому, именно эвтикарциноидам принадлежат приписываемые двупарноногим многоножкам массовые захоронения расчлененных личинок шкурок членистоногих, известные из девона Канады (Schultze, 1972), Казахстана (Тесаков, Алексеев, 1992) и Австралии (Edgecombe, 1998). Вполне может быть, что и расчлененные остатки из верхнего силура (Jeram, Selden, Edwards, 1990; Shear, Selden, 1995) и нижнего девона (Stormer, 1976; Shear et al., 1995), описанные как многоножки Eoarthropleura, принадлежат подобным животным. Остатки известны из отложений с большим количеством захороненного органического углерода, который вполне мог происходить из водорослево-бактериальных матов. Электронно-микроскопическое исследование этих пород показало присутствие в них многочисленных замещенных кремнеземом кокковидных образований, погруженных в также замещенную первично слизистую массу. По размерам эти образования могут быть остатками цианобактерий типа Gleocapsa. Таким образом, уже с кембрия континентальные водоемы начинают приобретать свою специфику и поздний кембрий – ранний силур может рассматриваться как первый этап развития собственно континентальных водоемов. Кроме найденных эвтикарциноидов и «многоножек», должны были присутствовать разноо-

бразные простозои, олигохеты, ракообразные. В то же время, основу трофической пирамиды по-прежнему составляли водорослево-бактериальные маты и биопленки. Таким образом, на первом этапе пресноводные экосистемы имели смешанную организацию – продукционная часть оставалась в сущности той же, что и в конце протерозоя, а консументы и в пастбищной, и в детритной цепях были совершенно новыми, основную роль здесь играли эвтикарциноиды. Потребление ими биомассы уменьшало потери биотического круговорота, но еще большее значение имело потребление захороненной осадками мортмассы. Делая ходы в «слоеном пироге» чередующихся захороненной органики и алевропелитовых осадков, многожкообразные эвтикарциноиды вместе с дождевыми червями перемешивали органику и неорганическую матрицу и превращали «пирог» в единое биокосное образование – прапочву. Ходы доставляли внутрь прапочвы кислород и обеспечивали деятельность грибов, бактерий и простозоев.

С ордовика начинается время второй, палеозойской эволюционной фауны Сепкоского. Общее разнообразие увеличивается почти вдвое, вместе с этим увеличивается устойчивость экосистем. Членистоногие теряют положение основных фильтраторов в морских экосистемах, зато распространяются в континентальных, где становятся основными декомпозерами органики. Перерабатывая живое и захороненное органическое вещество матов и перемешивая его с продуктами выветривания, они, вместе с олигохетами, становятся важнейшими факторами почвообразовательного процесса. Возникшие таким способом древнейшие гидроморфные прапочвы с ходами известны с верхнего ордовика (Retallack, Feakes, 1987; Retallack, 2001). Важно подчеркнуть, что это происходит еще до появления сосудистых растений, с которым обычно связывают появление почв. В криптозойе захороненное органическое вещество перерабатывалось бактериями-редуцентами или обугливалось и сохранялось в виде лигнитов. И в том, и в другом случае энергия и биогены терялись экосистемой. Хотя подобные архейские образования описаны как «почва» (Watanabe et al., 2000, 2004), вряд ли они были реальной почвой. Почва как достаточно гомогенная биокосная система еще не возникла. Положение изменилось с появлением олигохет и унираммийных членистоногих – эвтикарциноидов, архидесмид, кампекаррид, ногохвосток и клещеобразных хелицероных. Существовали и совершенно особые червеобразные животные, подобные описанному из карбона Шотландии *Polyurida* (Almond, 1985), которого не удастся отнести ни к одной группе животных.

Образование скважин в почве имело очень большое значение не только для континентальных, но и для морских экосистем. В пронизанной ходами почве распространялся кислород и место главных деструкторов мортмассы перешло от бактерий, по большей части анаэробов, к грибам. Грибы уже давно существовали, но их широкое распространение сдерживалось

нехваткой аэробных обстановок. В водной среде образование большой массы органики неизбежно приводит к асфиксии, зато в скважинистой почве и грибы, и бактерии-аэробы могли быстро минерализовать мортмассу, причем значительная часть биогенов накапливалась в почве. С формированием на суше почвенного покрова сток биогенов в моря стал более равномерным и меньшим по объему. Морские экосистемы, по образному выражению Хелен Тэппан, быстро оказались «за солью», они попали в зависимость от того, что происходило на суше. Морская биота испытала первые кризисы фанерозоя. Исчезновение первой эволюционной биоты Сепкоского, кембрийской, совпадает с появлением специфической фауны континентальных водоемов, следующий, позднеордовикский кризис – с формированием почвенной биоты, еще один кризис совпадает по времени со сменой основных продуцентов от матов к гелофитам в конце девона. Получает возможное объяснение удивительный факт совпадения во времени основных событий в море и на континентах (Алексеев и др., 2001).

В силуре сосудистые растения начали распространяться в континентальных биотопах. Главным объектом колонизации были регулярно заливаемые и осушаемые горизонтальные или очень слабо наклонные субстраты промежуточной между водоемами и сушей зоны. Прежде именно здесь существовали водорослево-бактериальные маты, но первые эмбриофиты, бывшие по образу жизни гелофитами, быстро начали их вытеснять, создав вертикальные стволы и выйдя в третье измерение. Они не страдали от выпадающего осадка, он, напротив, был им полезен, поскольку приносил с продуктами выветривания биогены. Возникли примитивные гидроморфные прапочвы с комплексом почвообразователей, в том числе и разнообразных членистоногих (Jeram et al., 1990). Проблема поддержания вертикального положения и обеспечения снабжения водой и биогенами фотосинтезирующих органов была решена первыми эмбриофитами за счет создания построенных из целлюлозы и лигнина сосудов. Эти медленно разлагающиеся вещества позволили стабилизировать постоянное присутствие достаточного количества органики на дне водоемов и при этом не вызывали значительной асфиксии. Стабильность экосистем водоемов значительно возросла, вслед росло разнообразие, в первую очередь членистоногих и рыбообразных, растущее разнообразие вновь увеличивало стабильность. Однако на первых шагах рост стабильности был не слишком велик, это скорее была тенденция, чем результат, еще не произошел переход «от процесса к структуре» (Маргалев, 1992).

С силура эвтикарциноиды стали характерными элементами экосистем. Чаще встречаются и остатки других беспозвоночных. Многоножки найдены непосредственно над «рыбными» слоями (Ludlow Bone Bed Member), содержащими зубчики агнат и чешуйки акантод (Almond, 1985; Vergoossen, 2000). Эти обломки интерпретируются как штормовые отложения в эсту-

арии или дельте, где смешивались морские (лингулиды, остракоды, сколекодонты) и пресноводно-наземные (многоножки, эвриптерида, водные скорпионы, куксонии) формы. В слоях *Dictyocaris* свиты Кови найдены многоножки вместе с филлокаридами, эвриптеридами и бесчелюстными (Armstrong, Patterson, 1970; Almond, 1985).

Структура силурийских экосистем усложнилась. Среди фитофагов и декомпозеров распространяются наравне с эвтикарциноидами многоножки и наверняка присутствовавшие, хотя и не найденные, клещи. Трудно предполагать их отсутствие при наличии тригонотарбов. Главными сестонофагами в пресных водах были рыбообразные бесчелюстные. Трофическая пирамида была надстроена активно плавающими хищниками акантодами, засадчиками эвриптеридами и донными хищниками меростомовыми. Филлокариды выступали в качестве всеядных фильтраторов, потребляя и одноклеточные водоросли, и мелких животных.

Девон относится к длительной термоэре между ордовикской и пермокарбонической гляциоэрами. Для термоэр характерны очень слабая зональность и значительное сходство биомов по всей территории. Площадь аридизованных ландшафтов в термоэре заметно превосходит площадь гумидных. В результате широко распространяются красноцветные и пестроцветные отложения временных водоемов и конечных водоемов стока. Для них характерна повышенная минерализация вод, изменчивая во времени и пространстве. И терригенный материал, и растворенные вещества, приносимые в водоемы, участвовали в осадконакоплении. Чаши водоемов оставались плоскими, небольшая глубина снижала энергию волн, прибрежная зона была затишной. Недостаток осадка на плакорах задерживал химическое выветривание, как и малое производство на них органики. Происходило в основном термическое и механическое разрушение материнских пород и в водоемы поступал преимущественно терригенный окисленный материал. Общее снижение растворенного вещества приводило и к уменьшению поступления в водоемы биогенов, продукция водорослей в водоемах не была высокой, и уменьшение заморозов способствовало хорошей аэрации водной массы. Это создавало преимущество жабродышащим организмам.

Известные озера девонского периода более многочисленны и среди них представлены разные типы водоемов. Большинство озер девона образовалось на континентальных окраинах и в тектонических бассейнах, которые время от времени сообщались с морем. Их фауна представляла смесь морских и континентальных элементов и была более разнообразна, чем во внутренних озерах. Типичное местонахождение переходной зоны – Catskill Delta близ Джилбо, штат Нью-Йорк (Shear et al., 1984). Комплекс фаций – протоки и заливные террасы, приливные каналы и террасы, эстуарии. Дельтовые отложения представляют и пресноводные, и солоноватоводные условия, где обитали эвриптерида, пресноводные остракоды *Welleria*, *Leperditia*, **двуствор-**

ки, конхостраки, водоросли, кистеперые-рипидистии; морские формы были представлены лингулидами и следами *Spirophyton*, *Zoophycus*.

Еще один обширный морско-континентальный комплекс представлен отложениями в провинции Нью-Брунсуик в восточной Канаде (Shear et al., 1996; Hotton et al., 2001), **интерпретируемыми как отложения рек, пресноводных маршей, озер, дельт, вместе с морскими илистыми террасами и приливными каналами.** Морская фауна представлена брахиоподами, неморская – сосудистыми растениями, рыбами, двустворками, эвриптериды встречаются в обеих фациях.

В девоне широко представлены отложения рек и озер аллювиального ряда. Наиболее известное образование такого типа – это Древний Красный песчаник, отложения «блуждающих» рек, сходные по типу осадков с огромными дельтами. Если судить по современным отношениям между дельтой и рекой, это были бы дельты огромных рек, для бассейнов которых просто не было бы места на соответствующих континентах. В озерах Древнего Красного Песчаника жили конхостраки, множество рыб, которые стали важной частью озерных экосистем со среднего девона (плакодермы, акантоды, палеониски, кистеперые и дипнои). Кроме рыб существовали эвриптериды, многоножки, десятиногие раки, остались ихнофоссилии *Diplichnites*, *Siskemia*, *Megmia* и субгоризонтальные ходы. К местонахождениям такого типа относится Лоде в Латвии. Здесь присутствуют многочисленные остатки разнообразных рыб (плакодермы, кистеперые) и ракообразных. Карбонатные осадки довольно редки. Плоское карбонатное озеро речной долине описано на Шпитцбергене. Присутствуют харофиты, остракоды, рыба чешуя, но имеются и морские элементы – *Spirorbis* (*Microconchus*).

В Алтае-Саянской области континентальная седиментация в условиях аридного климата существовала в Минусинской и Тувинской впадинах. Здесь существовали относительно крупные пресноводные, иногда осолоняющиеся озера с прибрежными зарослями риниофитов и достаточно богатым населением из членистоногих (конхостраки и эвриптериды), панцирных и двоякодышащих рыб (Бровков и др., 1967; Грайзер, 1967). В отложениях, переходных от моря к суше водоемов, в Туве описаны многочисленные находки конхостраки – группы позднее известной только из континентальных водоемов. Для водоемов этого типа характерны многочисленные находки эвриптерид вместе с остатками первичных трахеофитов.

Стратифицированные озера Оркадского бассейна на востоке Шетландской платформы были, скорее всего, солено-щелочными замкнутыми бассейнами с колеблющимся уровнем и высокой продукцией водорослей при высоком стоянии воды (Duncan, Buxton, 1995). **Цветение водорослей вызывало осаждение карбонатов за счет поднятия pH и образование богатых органикой слоев** (Stephenson et al., 2006). В отложениях плайевых озер обычно встречаются только растительный детрит, конхостраки и следы. Частота

находок следов отражает широкое распространение крайне мелководных участков с колеблющимся уровнем, необходимых для их сохранения.

Довольно многочисленны в девоне захоронения в водоемах вулканогенных ландшафтов. В местонахождении Малдыбулак в Казахстане сохранились многочисленные остатки членистоногих. Они принадлежат, по-видимому, эвтикарциноидам, хотя были описаны как двупарноногие многоножки. Многочисленные (многие тысячи, лежащие во много слоев и практически являющиеся породообразующими) остатки состоят почти исключительно из изолированных тергитов, из которых одни примерно в полтора раза больше других. Более узкие были интерпретированы как шейные, но против этого свидетельствует почти равная встречаемость широких и узких тергитов. Имеется также единственный образец, состоящий из нескольких широких и одного узкого сегмента, находящегося позади широких. Такое разделение сегментов характерно для эвтикарциноидов, но не для многоножек. Остатки известны из отложений с большим количеством захороненного органического углерода, который вполне мог происходить из водорослево-бактериальных матов. Электронно-микроскопическое исследование этих пород показало присутствие в них многочисленных замещенных кремнеземом кокковидных образований, погруженных в также замещенную первично слизистую массу – гликокаликс. По размерам (диаметр около 3 мкм) эти образования могут быть остатками цианобактерий. Многочисленные сброшенные шкурки найдены в этом районе и в кремнистых вулканогенно-осадочных отложениях, образовавшихся в бассейнах с возможно подогретой водой, что также не противоречит данному предположению. Здесь многочисленные остатки также образуют сплошные многослойные «мостовые». Массовые захоронения расчлененных личинных шкурок членистоногих известны и из многих других местонахождений.

Широко известно разнообразием и многочисленностью находок местонахождение Райни в Шотландии. В отложениях мелких озер и горячих источников захоронены остатки бранхиопод, эвтикарциноидов, арахнид, многоножек, эоартроплевр и, возможно, гексапод. В отложениях горячих источников в бассейне Друммонд в Австралии сохранились цианобактериальные строматолиты, микрофоссилии вместе с микробно инкрустированными ликопсидами и хвощами.

Характерной особенностью девона было почти полное отсутствие в девонских отложениях остатков насекомых или их прямых предшественников. Это тем более странно, что в раннем карбоне уже существовали совершенно типичные для карбона крылатые насекомые. Все находки сводятся к кутикуле фасеточного глаза и грудному сегменту в Джилбоа и остатку, похожему на тизанур, из Райни. Происхождение насекомых пытаются связать с находкой в морских Хунсрюкских отложениях остатка, описанного как *Devonhexarodus* и имевшего три пары ходильных ног. Впереди от них

изображают три пары коротких придатков, не имеющих никаких признаков превращения в ротовые органы. Особенно важно отсутствие мандибул, уже существовавших у эвтикарциноидов. Скорее всего, это еще один прямой потомок «артроподизации». Отсутствие насекомых при многочисленности находок других групп является сильным аргументом против гипотез о водном происхождении насекомых.

Ранние этапы эволюции насекомых проходили на фоне исключительного обилия хелицероных. Мечехвосты, бывшие в палеозое несравненно мельче, чем ныне, становятся в конце палеозоя преимущественно пресноводными животными, а частично могли жить и на суше. Известны находки мечехвостов, «замаскированных» опавшими листьями лепидофитов. Подобным образом и эвриптериды передвигаются из морей в пресные воды, а в позднем карбоне и перми и на сушу, насколько можно судить по очень длинным задним ногам. Также и скорпионы из морских становятся пресноводными, а затем и наземными, с карбона мы встречаем исключительно наземных скорпионов с характерными для них парными коготками. Во всех этих группах мы видим постепенный переход к обитанию в пресных водах и на суше. Иной была история паукообразных. Уже в позднем силуре мы встречаемся с полностью сформированными тригонотарбами, в раннем девоне с клещами современного типа и пауками. К этому времени паукообразные уже прошли достаточно длительный период почвенного существования и были полностью сформированными наземными животными. В девоне и карбоне тригонотарбы были наиболее массовыми паукообразными. Они не имели таких специальных приспособлений как паутинные бородавки и ядовитые хелицеры и, скорее всего, были всеядными формами.

Промежуточный между морским и континентальным характер девонских водоемов демонстрируется многолетней дискуссией относительно природы девонских рыб и бесчелюстных: были ли они морскими или пресноводными? Этот вопрос не может считаться окончательно разрешенным и поныне, хотя древность существования позвоночных в континентальных водоемах несомненна. Разнообразие рыбообразных довольно резко увеличивается в позднем девоне, когда вместе с рыбами существовали и многочисленные бесчелюстные. Это было следствием стабилизации условий в водоемах после возникновения лесной растительности. Разнообразие пресноводных животных постепенно растет к позднему карбону, затем несколько падает к границе палеозоя и мезозоя (Дмитриев и др., 1995). Большинство трофических уровней установилось рано, но сложность системы постепенно повышалась и роли менялись. Представители одних и тех же таксонов многократно входили на континент, особенно наглядно это видно из истории моллюсков. Разнообразие животных росло, появились хищники и падальщики. Однако дно водоемов часто оставалось асфиксным, следы биотурбаций встречаются в палеозое редко, много реже, чем в триасе.

Со времени раннего девона сообщества сосудистых растений распространились по всем континентам (Algeo, Scheckler, 1998). В раннем и среднем девоне они заняли заливаемые низины, вытесняя водорослево-бактериальные маты. Постепенно среди них появлялись формы, близкие к ликопсидам и хвощеподобным. Все они были гелофитами, которыми зарастало дно обширных плоских водоемов плакатной части ландшафта, тогда как на плакоре растительности практически не было и эрозия все еще была очень сильна. Медленно разлагающиеся стволы, богатые лигнином и клетчаткой, создавали постоянный уровень доступного консументам питания вместо резко колеблющегося поступления органики водорослей. Условия становились все более благоприятными для существования крупных К-отобранных медленно развивающихся форм, обеспечивая активную прогрессивную эволюцию и надстройку верхних ярусов экосистем. В этих прибрежных условиях с большим объемом медленно разлагающейся органики содержание кислорода в воде было низким, так что многие организмы приобретали дополнительные органы воздушного дыхания. Большинство водоемов было мелкими с плоскими чашами и заросли гелофитов могли занимать значительную, если не большую часть их площади. В водоемах, густо заросших гелофитами и заваленных их остатками, плавание было затруднено и рыбы стали обзаводиться ногами, превращаясь в амфибий. Существовали рыбы с головами стегоцефалов, как у пандерихта, и амфибии с жаберными крышками, чешуей и рыбьим хвостом, как ихтиостега. Процесс тетраподизации шел параллельно многими стволами.

Многоножкоподобные формы с их длинным гибким телом были хорошо приспособлены к обитанию в этих условиях. Их многочисленные следовые дорожки свидетельствуют о водном образе жизни этих животных. В карбоне высокоствольные ликопсиды и каламиты создали в этой части ландшафта характерный «карбоновый лес», однако в конце девона произошла не эта смена, а появились археоптерисовые птеридоспермы с их весьма примитивной генеративной сферой и листвой папоротникового типа, но с весьма совершенным пикноксилитическим стволом и развитой корневой системой. Они начали подниматься на плакор по долинам рек, удерживая от эрозии берега и создавая уже настоящую почву. Развитие почвы и корневых систем поглощали потенциальные биогены и зацикливали их в экосистемах, делая их более доступными для озер. С увеличением размеров и развитием более мощных корневых систем (Elick et al., 1998) корни проникали все глубже, делая биогены все более доступными и для озер.

Как выводы из вышеизложенного, можно констатировать следующее.

1) Водоемы на континентальной коре существуют со времени формирования самой континентальной коры, и их отложения сохранились достаточно хорошо для последовательного изучения, которое, однако, еще не было осуществлено.

2) Историю существования континентальных водоемов можно разделить на два главных периода: от возникновения континентов до начала фанерозоя и с раннекембрийской перестройки экосистемы в море донныне. На первом периоде, занявшем почти три миллиарда лет, экосистема всей гидросферы была едина.

3) Характер сохранившихся осадков свидетельствует о широком распространении в это время выположенных ландшафтов с нечеткой границей между неглубокими водоемами и сушей.

4) Условия существования в водоемах были суровыми, но допускали существование биоты с самого раннего времени существования континентов, задолго до появления озонового экрана.

5) Продукция древнейшей биоты и ее захороненная часть были достаточны для формирования «кислородных оазисов», а затем и для оксигенизации всей атмосферы.

6) После формирования в раннем кембрии олиготрофной морской экосистемы, экосистема континентальных водоемов сохраняет прежние черты, а ее специфика создается приобретением новых качеств экосистемой моря.

7) Первая специфически пресноводная группа – эвтикарциноиды – известны уже в конце кембрия, но на континентах «аграрная революция» задержалась по сравнению с морской. Ее начали олигохеты и членистоногие, а завершили трахеофиты с образованием в конце девона почвенного покрова современного типа и лесных экосистем.

8) В фанерозойской эволюции континентальных водоемов могут быть выделены два ранних этапа: от позднего кембрия до раннего силура шло формирование гигроморфных почв на основе водорослево-бактериальных матов, на втором основными продуцентами стали сосудистые растения-гелофиты.

9) Фауна почвенных беспозвоночных почти сравнялась по эволюционному уровню с современной раньше, чем на Земле в заметном количестве появились сосудистые растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г.* 2001. Эволюция таксономического разнообразия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5. М., ГЕОС, 125 с.
- Бурзин М.Б.* 1994. Основные тенденции в историческом развитии фитопланктона в позднем докембрии и раннем кембрии / А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов, ред. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М., Недра. С. 51–62.
- Бровков Г.Н., Бучарская Г.С., Могилев А.Е.* 1967. История формирования среднепалеозойского комплекса // Литология среднепалеозойского вулканогенно-осадочного комплекса впадин востока Саяно-Алтайской складчатой области. М., Госгеолиздат. С. 101–124.
- Грайзер М.И.* 1967. Нижнекаменноугольные отложения Саяно-Алтайской горной области. М., Госгеолиздат. 146 с.
- Заварзин Г.А.* 1993. Развитие микробных сообществ в истории Земли / А.Ю. Розанов, ред. Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М., Наука. С. 212–222.
- Заварзин Г.А.* 2003. Становление системы биогеохимических циклов // Палеонтол. журн. № 6. С. 16–24.
- Закруткин В.Е.* 1993. О масштабах накопления органического вещества в докембрии и фанерозое / А.Ю. Розанов, ред. Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М., Наука. С. 202–212.
- Крылов И.Н., Заварзин Г.А.* 1988. Условия образования карбонатных толщ в верхнем рифее Южного Урала // Докл. АН СССР. Т. 300. № 5. С. 1213–1215.
- Маргалеф Р.* 1992. Облик биосферы. М., Наука. 214 с.
- Пономаренко А.Г.* 2004. Артрополизация и ее экологические последствия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М., ГЕОС. 2004. С. 7–22.
- Розанов А.Ю.* 2003. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. № 6. С. 41–49.
- Розанов А.Ю., Астафьева М.М.* 2008. Празинофиты (зеленые водоросли) из нижнего протерозоя Кольского полуострова // Палеонтол. журн. № 4. С. 90–93.
- Семихатов М.А., Раабен М.Е., Сергеев В.Н.* и др. 1999. Биотические события и положительная аномалия карбонатного углерода 2,3–2,06 млрд. лет назад // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 7. № 5. С. 3–27.
- Сергеев В.Н.* 1993. Цианобактериальные сообщества на ранних этапах эволюции биосферы / А.Ю. Розанов, ред. Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М., Наука. С. 254–265.
- Сергеев В.Н., Семихатов М.А., Федонкин М.А.* и др. 2007. Основные этапы развития докембрийского органического мира: Сообщение 1. Архей и ранний протерозой // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 15. № 2. С. 25–46.
- Сергеев В.Н., Семихатов М.А., Федонкин М.А.* и др. 2010. Основные этапы развития докембрийского органического мира: Сообщение 2. Поздний протерозой // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 18. № 6. С. 3–34.

- Тесаков А.С., Алексеев А.С. 1992. Многоножкоподобные членистоногие из нижнего девона Центрального Казахстана / Палеонтол. журн. № 3. С. 15–19.
- Школьник Э.Л., Жегалло Е.А., Герасименко Л.М., Шувалова Ю.В. 2005. Углеродистые породы и золото в них бассейна Витватерсранд, ЮАР – исследование с помощью электронного микроскопа. М., Эслан. 120 с.
- Холодов В.Н. 1993. К проблеме эволюции осадочного процесса в истории Земли / А.Ю. Розанов, ред. Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М., Наука. С. 123–167.
- Algeo T.J., Scheckler S.F. 1998. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B.* 353. P. 113–130.
- Allwood A.C., Walter M.R., Kamber B.S. et al. 2006. Stromatolite reef from the Early Archaean era of Australia // *Nature.* 441. P. 714–717.
- Almond J.E. 1985. A vermiform *Problematicum* from the Dinantian of Foulden, Berwickshire, Scotland // *Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci.* V. 76. P. 41–47.
- Armstrong M., Patterson I.B. 1970. The Lower Old Red Sandstone of the Strathmore Region // *Inst. Geol. Sci. Rep.* № 70/13. 124 p.
- Awramik S.M. 1999. Proterozoic stromatolites: the first marine evolutionary biota // *Historical Biol.* V. 13. № 2. P. 241–253.
- Brocks J.J. 2008. Molecular fossils and the evolution of eukaryotes in the Precambrian. *Geobiology of Stromatolites. International Kalkowsky-Symposium, Göttingen, October 4-11, 2008. Abstract Volume and Field Guide to Excursion. Universitätsdrucke Göttingen.* P. 19–21.
- Budd G.E., Höglström A.F.S., Gogin I. 2001. A myriapod-like arthropod from the Upper Cambrian of East Siberia // *Paläontol. Zeitschr.* B. 75. H. 1. S. 37–41.
- Butterfield N.J. 2004. A vaucheriacean alga from the middle Neoproterozoic of Spitzbergen: implications for the evolution of proterozoic eucaryotes and the Cambrian explosion // *Paleobiology.* V. 30. P. 231–252.
- Butterfield N.J., Knoll A.N., Swett K. 1990. A bangiophyte red alga from the Proterozoic of arctic Canada // *Science.* 250. P. 104–107.
- Chlupáč I. 1995. Lower Cambrian arthropods from the Paseky Shale (Barrandien area, Czech Republic) // *Journ. Czech Geol. Surv.* V. 40. P. 9–36.
- Chlupáč I., Kraft J., Kraft P. 1995. Geology of fossil sites with the oldest Bohemian fauna (Lower Cambrian, Barrandien area) // *Journ. Czech Geol. Soc.* V. 40. P. 1–8.
- Decho A.W., Visscher P.T., Braissant O. et al. 2008. An Emerging Framework for Understanding Marine Stromatolite Formation // *Geobiology of Stromatolites. International Kalkowsky-Symposium, Göttingen, October 4-11, 2008. Abstract Volume and Field Guide to Excursion. Universitätsdrucke Göttingen.* P. 21–22.
- Duncan W.I., Buxton W.K. 1995. New evidence for evaporite Middle Devonian lacustrine sediments with Hydrocarbon source potencial on the East Shetland platform, North Sea // *Journ. Geol. Soc. (London).* V. 152. P. 251–258.

- Elick J.M., Driese S.G., Mora C.I.* 1998. Very large plant and root traces from the Early to Middle Devonian: implications for early terrestrial ecosystems and atmospheric $p(\text{CO}_2)$ // *Geology*. V. 26. P. 143–146.
- Erikson P.G., Catuneanu O., Nelson D.R.* et al. 2004. Towards a synthesis // *The Precambrian Earth: Tempos and Events*. Elsevier, Amsterdam. P. 739–770.
- Frank T.D., Lyons T.W., Lohmann K.C.* 1997. Isotopic evidence for the paleoenvironmental evolution of the Mesoproterozoic Helena Formation, Belt Cuvpergroup, Montana, USA // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. V. 61. P. 5023–5041.
- Gray J.* 1988. Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* V. 62. P. 1–214.
- Grotzinger J.P., Rothman D.H.* 1996. An abiotic model for stromatolite morphogenesis // *Nature*. 1996. 383. P. 423–425.
- Hedges S.B., Chen H., Kumar S.* et al. 2001. A genomic timescale for the origin of eucaryotes // *Evol. Biol.* V. 1. № 4. P. 1–10.
- Hieshima G.B., Pratt L.M.* 1991. Sulfur/carbon ratios and extractable organic matter of the Middle Proterozoic Nonesuch Formation, North American Midcontinent rift // *Precambrian research*. V. 54. P. 65–79.
- Hotton C.I., Heuber F.M., Griffing D.H., Bridge J.S.* 2001. Early terrestrial plant environments: an example from the Emsian of Gaspé, Canada // Gensel P.A., Edwards D. (eds). *Plants Invade The Land: Evolutionary and Environmental Perspectives*. Columbia Univ. Press, NY. P. 179–203.
- Javaux E., Knoll A.N., Walter M.R.* 2001. Morphological and ecological complexity in early eukaryotic ecosystems // *Nature*. 412. P. 66–69.
- Jeram A.J., Selden P.A., Edwards D.* 1990. Land animals in the Silurian: Arachnids and myriapods from Shropshire, England // *Science*. V. 250. № 4481. P. 658–661.
- Lepland A., Whitehouse M., Layne G.D.* et al. 2004. Do early Archean Isua and Akili rocks contain tracers of life? // *Astrobiol. Sci. Conf. Moffet Field, California*. P. 41–42.
- Logan G.A., Hayes J.M., Hieshioma G.B., Summons R.E.* 1995. Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles // *Nature*. 376. P. 53–56.
- MacNaughton R.B., Cole J.M., Dalrymple R.W.* et al. 2002. First steps on land: Arthropod trackway in Cambrian-Ordovician eolran sandstone, south eastern Ontario, Canada // *Geology*. V. 30. 5. P. 391–394.
- Martin-Closas C.* 2003. The fossil record and evolution of freshwater plants: A review // *Geologica acta* V. 1. № 4. P. 315–338.
- McNamara K.J., Trewin N.H.* A euthycarcinoid arthropod from the Silurian of Western Australia // *Palaeontology*. 1993. V. 36. Pt. 2. P. 319–335.
- Myers I.S.* 2004. Isua enigmas: illusive tectonic, sedimentary, volcanic and organic features of the >3.7 Ga Isua greenstone belt, southwest Greenland // *The Precambrian Earth: temps and events*. *Develop. Precambrian geol.* V. 12. P. 66–74.
- Park L.E., Gierlowski-Kordesch E.H.* 2007. Paleozoic lake faunas: Establishing aquatic life on land // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* V. 249. P. 160–179.

- Pratt L.M., Summons R.E., Hieshima G.B.* 1991. Sterane and Triterpane biomarkers in the Precambrian Nonesuch Formation, North American Midcontinent rift // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. V. 17. P. 505–509.
- Porter S.M., Knoll A.N.* 2000. Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon // *Paleobiology*. V. 26. P. 360–385.
- Reid R.P., Bowlin E., Gaspar A.P.* et al. 2008. Two Years in the Life of a Stromatolite, Highborne Cay Bahamas: Assessing the Role of Algal Eukaryotes in Stromatolite Formation // *Geobiology of Stromatolites. International Kalkowsky-Symposium, Göttingen, October 4-11, 2008. Abstract Volume and Field Guide to Excursion. Universitätsdrucke Göttingen*. P. 28–29.
- Retallack G.* 2001. *Scoyenia* burrows from Ordovician paleosols of the Juniata Formation in Pennsylvania // *Palaeontology*. V. 44. Pt 2. P. 209–235.
- Retallack G., Feakes C.* 1987. Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land // *Science*. V. 235. P. 61–63.
- Rolfé W.D.I.* 1980. Early invertebrate terrestrial faunas / In: *The Terrestrial Environment and the Origin of Land vertebrates*. A.L. Panchen, ed. // *Systematics Ass. Spec.* V. 15. P. 117–157.
- Schopf J.W.* 1993. Microfossils of the Early Archaean Apex Chert: new evidence of the antiquity of life // *Science*. 260. P. 640–646.
- Schultze H.-P.* 1972. New fossils from the lower Upper Devonian of Miguasha // *Vertebrate paleontology of Eastern Canada. Guidebook 24 Intern. Geol. Congr. Montreal. Excursion A59*. P. 94.
- Shear W., Selden P.* 1995. Eoarthropleura (Arthropoda, Arthropleurida) from Silurian of Britain and the Devonian of North America // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* V. 196. № 3. P. 347–375.
- Shear W.A., Bonamo P.M., Grierson J.D.* et al. 1984. Early land animals in North America: evidence from Devonian age arthropods from Gilboa, New York // *Science*. 224. P. 492–494.
- Shurin J.B., Gruner D.S., Hillebrand H.* 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // *Proc. Roy. Soc. London. B.* V. 273. P. 1–9.
- Stephenson M.H., Leng M.J., Michie U., Vane C.H.* 2006. Palaeolimnology of Palaeozoic lakes, focusing on a single lake cycle in the Middle Devonian of the Orcadian Basin, Scotland // *Earth-Sci. Revs.* V. 75. P. 177–197.
- Størmer L.* 1976. Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken-an-der-Mosel, Germany. Pt 5. Myriapoda and additional forms, with general remarks on fauna and problems regarding invasion of land by arthropods // *Senckenbergiana lethea*. V. 57. P. 87–183.
- Tenth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Teruel, 2009. UA Educaciones, Universidad de Madrid, 2009. 304 p.
- Thieneman A.* 1921. Seetypen // *Naturwissenschaften*. Bd 18. S. 343–346.

- Vaccary N.E., Edgecombe G.D., Escudero C.* 2004. Cambrian origin and affinities of an enigmatic fossil group of arthropods // *Nature*. 430. P. 554–557.
- Van Kranendonk M.J.* 2006. Volcanic degassing, hydrothermal circulation and the flourishing of early life on Earth: new evidence from Warrawoona Group, Pilbara Craton, Western Australia // *Earth Science Reviews*. V. 74. P. 197–240.
- Van Kranendonk M.J.* 2008. Stromatolite morphology as an indicator of biogenicity for Earth's oldest fossils from the 3.5–3.4 Ga Pilbara Craton, Western Australia. *Geobiology of Stromatolites* // Intern. Kalkowsky-Symposium, Göttingen, October 4-11, 2008. Abstract Volume and Field Guide to Excursion. Universitätsdrucke Göttingen. P. 28–29.
- Watanabe Y., Martini J.E.J., Ohmoto H.* 2000. Geochemical evidence for terrestrial ecosystems 2.6 billions years ago. *Nature*. V. 408. P. 576–578.
- Watanabe Y., Stewart B.W., Ohmoto H.* 2004. Organic and carbonate-rich soil formation 2.6 billions years ago at Schagen, East Transvaal district, South Africa // *Geochim. Cosmochim. Acta*. V. 68. № 9. P. 2129–2151.
- Westall F.* 2008. A stratiform stromatolite from 3.33 Ga-old biolaminated sediments in the Barbetron Greenstone Belt, South Africa. *Geobiology of Stromatolites* // Intern. Kalkowsky-Symposium, Göttingen, October 4-11, 2008. Abstract Volume and Field Guide to Excursion. Universitätsdrucke Göttingen. P. 37–38.
- Xiao S., Zhang Y., Knoll H.* Three dimensional preservation of alga and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite // *Nature*. 391. P. 553–558.

ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ ГРИБОВ В РАННЕЙ КОЛОНИЗАЦИИ СУШИ

Ю.Т. Дьяков, И.И. Сидорова

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Биологический факультет*

Многие этапы истории микроорганизмов, к каковым относятся древние грибы, покрыты мраком неизвестности. Поскольку материальные свидетельства о грибах, живших до девона, недоступны, для воссоздания целостной картины нельзя обойтись без спекуляций. И хотя авторы давно вышли из возраста, когда «сочинительство» приносит большое моральное удовлетворение, в данной статье им не раз придется прибегать к предположениям, ничем, кроме возможных логических построений, не доказанным. Тем более что само название темы статьи нас оправдывает.

Ключевые слова: грибы, грибные фоссилии, молекулярные часы, лишайники, микориза.

ГРИБЫ КАК ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА СУЩЕСТВОВАНИЯ ЭУКАРИОТ (эколого-трофическая характеристика грибов)

Способ питания грибов, отличающий их от других эукариотных организмов – всасывание питательных веществ из субстрата. Грибы можно охарактеризовать как эукариоты с осмотротфным абсорбционным типом питания. В связи с этим вегетативное тело большинства грибов представляет собой систему разветвленных нитей (мицелий), погруженных в субстрат. Такая жизненная форма позволяет грибам, не имеющим специального аппарата поглощения и переваривания пищи, максимально оккупировать субстрат.

Поскольку органические вещества в субстрате находятся в форме полимеров, грибы выделяют внеклеточные ферменты-деполимеразы, расщепляющие полимеры до олиго- и мономеров. Грибы – источники активных деполимераз.

Из вышесказанного вытекает роль грибов как важного и незаменимого компонента биоценозов. Благодаря гетеротрофному питанию они распро-

странены в экосистемах на других организмах или на органическом детрите. Будучи декомпозиторами большинства природных форм органического углерода, в частности, целлюлозы и лигнина, они играют глобальную экологическую роль в круговороте углерода на Земле.

Грибы накачивают из субстратов в мицелий растворенные моно- и олигомеры благодаря высокому тургорному давлению, развиваемому гифами мицелия. В связи с таким транспортом веществ в мицелий тело грибов не может быть очень больших размеров, т. е. иметь малое отношение поверхности к объему. Увеличение размеров достигается наличием густой сети тонких ветвящихся гиф, обладающих неограниченным верхушечным ростом.

Важнейшие процессы, сопровождающие рост и развитие колоний мицелиальных грибов – апикальный рост, ветвление и образование анастомозов.

У многих видов сумчатых грибов, цитология и генетика ростовых процессов которых детально исследована (Kaminskyj, Hamer, 1998; Si et al., 2010), формируется многоядерный мицелий с тонкой регуляцией процессов роста и ядерных делений. Апикальные клетки варьируют по длине и числу ядер, в то время как остальные клетки имеют одинаковые размеры и 3–4 ядра. Ядра в апикальной клетке находятся в состоянии активного деления с синхронизированным митотическим циклом. В остальных клетках митозы не происходят (интерфазные ядра) до тех пор, пока не иницируется ветвление, и клетка становится апикальной.

Распространение грибов происходит при помощи спор, образующихся на поверхности субстрата.

ФИЛОГЕНИЯ ГРИБОВ

В филогенетическом отношении грибы – неоднородная группа организмов. Большинство видов, традиционно описываемых как «грибы», входит, наряду с тканевыми животными, в империю Opisthokonta (заднежгутиковые) в ранге царства Fungi. Меньшая часть относится, наряду с содержащими хлорофилл-С водорослями, к империи Chromalveolata, царству Stramenopila (соломинотрубчатые) в ранге отдела Peronosporomycota (**Oomycota**), и получила название «грибоподобные организмы» (Pseudofungi) (Cavalier-Smith, 1998). В данной статье основное внимание будет уделено истинным грибам.

Согласно современным системам, основанным на комплексе морфологических, ультраструктурных и молекулярных признаков (Lutzoni et al., 2004), грибы разделяют на 5 отделов: Chytridiomycota, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota и Basidiomycota. Хитридиомицеты – анцестральная группа по данным молекулярных филогений. Это единственная группа грибов, имеющая в жизненном цикле подвижную стадию, наиболее примитивный моноцентрический таллом и водный образ жизни многих видов. В филогенетическом плане группа не однородна и распадается на несколько клад. Недавно мицелиальные хитридиомицеты (порядок Blastocladales)

были выделены в отдельный класс Blastocladiomycota (James et al., 2006; Hibbett et al., 2007).

Также полифилетичен отдел зигомицетов, из которого выделены в самостоятельный отдел Glomeromycota грибы, образующие арбускулярную микоризу с растениями (Schüßler et al., 2001). **У этой группы найдено сходство по генам тубулина с Chytridiomycota (Corrado et al., 2004).** По данным молекулярных филогений гломеромицеты являются сестринской группой для *Dikarya* – аско- и базидиомицетов (James et al., 2006). **Эти два отдела монофилетичны и включают в себя более 95 % всех известных видов грибов.**

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ГРИБОВ

Палеонтологические сведения о древних грибах крайне скудны по следующим причинам (Taylor, Taylor, 1997): 1) талломы большинства грибов очень хрупкие и плохо сохраняются в отпечатках; 2) внимание большинства палеоботаников обращено на хорошо сохранившиеся остатки сосудистых растений.

Плохо зная грибы, палеоботаники часто смотрят на их структуры как на артефакты. Профессиональных микологов, занимающихся палеомикологией, немного. Хотя отдельные находки мицелиальных структур, напоминающих грибные, отмечены в протерозойных отложениях (около 1.5 млрд. лет назад) (Butterfield, 2005; Ноговицин, наст. сборник), но массовые фоссилии, которые не только идентифицированы, как грибные, но и дают возможность таксономической идентификации, относятся к девону (около 400 млн. лет назад) (Taylor et al., 2005). **Однако в это время идентифицированы представители почти всех отделов современных грибов.** Поэтому много работ посвящено косвенным методам, основанным, в частности, на частотах нуклеотидных замен в генах, контролирующих экспрессию РНК и белков в разных группах грибов и других организмах, палеонтологические остатки которых точно датированы, и расчетам времени фиксации мутационных процессов (молекулярные часы). Первые построения, основанные на использовании гена 18S рибосомальной ДНК (Berbee, Taylor, 1993) показали, что грибы (хитридиомицеты) возникли в кембрии, около 600 млн. лет назад, отделение линии гломеромицетов произошло в раннем ордовике, а расхождение на аско- и базидиомицеты – на границе силура и девона. Вскоре, однако, при сравнительном анализе **аминокислотных последовательностей** белков были получены совершенно отличные данные: начало дивергенции грибов оказалось сдвинутым до почти 1.5 млрд. лет назад, а предполагаемый выход грибов на сушу – до 700 млн. лет (Heckmann et al., 2001). **Такие расхождения обусловлены многими хорошо известными причинами.** Во-первых, частота фиксированных отбором мутации разных генов (например, рибосомальных и белковых) не одинакова; во-вторых, часто исследователи используют в качестве реперных точек для

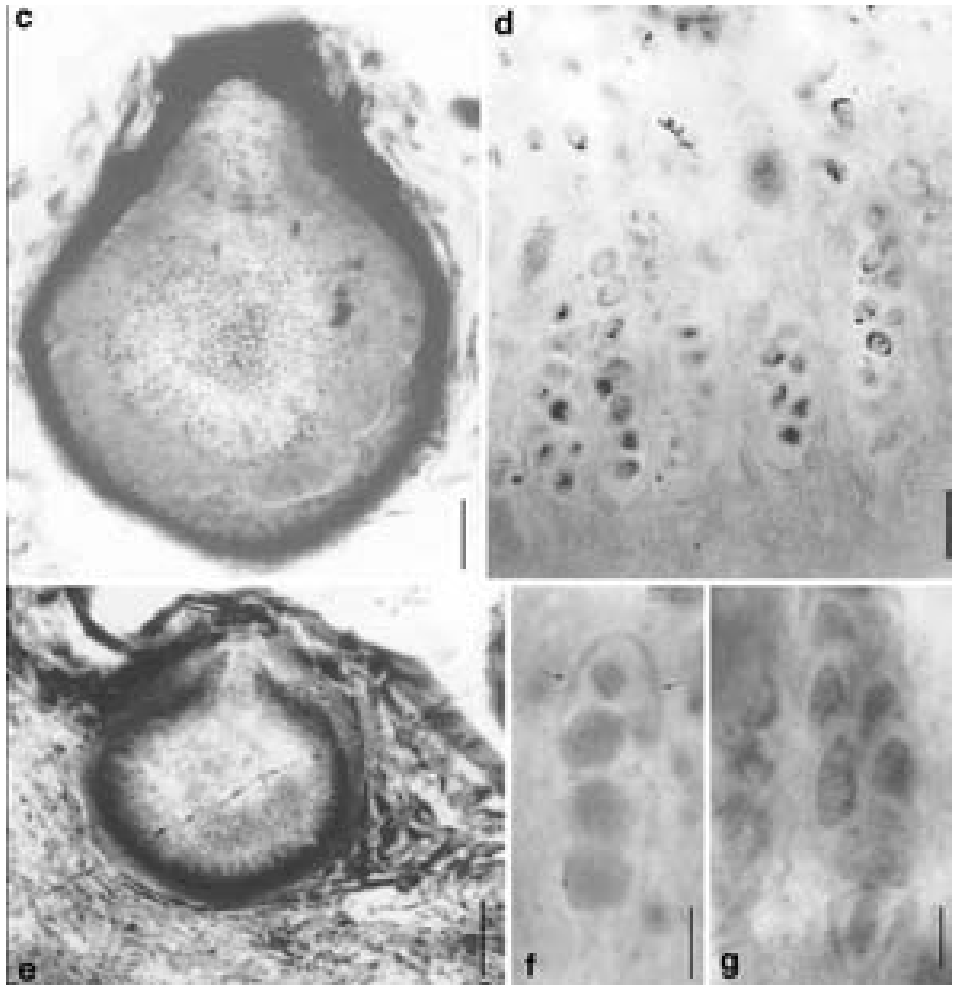


Рис. 1. *Paleopyrenomyces devonicus* – аскомицет из нижнего девона (Taylor, Berbee, 2006, фрагмент): с – продольный срез перитеция; d – сумки с аскоспорами, растущие из внутренней стенки перитеция; e – внутренняя структура перитеция и остиола; f – четырехядерная стадия созревающего аска; легкая инвагинация верхней части аска (показана стрелкой) может свидетельствовать о начале формирования оперкуллюма; g – Зрелый аск с двухслойным расположением аскоспор.

расчета периодов эволюции грибов, фоссиллии растений и животных, а скорость молекулярной эволюции разных филогенетически далеких таксонов также не одинакова; наконец, в-третьих, даже привязка расчетов времени к грибным фоссилиям, точная таксономическая идентификация которых не всегда возможна, также может привести к ошибкам, составляющим многие тысячелетия. Например, хорошим репером для расчетов скорости эволюции грибов является находка сумчатого гриба *Paleopyrenomyces* (рис. 1), датируемая 400 млн. лет (Taylor et al., 2004; Taylor, Berbee, 2006). Од-

нако разные авторы относили этот гриб к классам сордариомицетов, пецициомицетов и предковым формам плодосумчатых грибов (*Pezizomycotina*). В зависимости от того или иного таксономического положения данного узла возраст всего дерева жизни грибов значительно меняется (Taylor, Berbee, 2006; Berbee, Taylor, 2010). **Вместе с этим повышается точность оценки возраста, основанной на корневых показателях (Lücking et al., 2009).** При использовании промежуточной точки в расчете возраста дивергенции грибов *Paleopyrenomycites*, как сордариомицета, снижает стандартное отклонение возрастов на 27 %, если этот гриб помещать среди класса пецициомицетов, стандартное отклонение снижается на 31 %, а помещение его в основании *Pezizomycotina* дает снижение стандартного отклонения почти вдвое (на 47 %). В этом (последнем) случае основные линии грибов эволюционируют параллельно с наземными экосистемами, включающими пресноводные макроводоросли и несосудистые растения. Дивергенция хитридио- и зигомицетов произошла 630 млн. лет назад одновременно с дивергенцией озерных макроводорослей. Гломеромицеты возникли 600 млн. лет назад (первые фоссилии их зафиксированы в отложениях возрастом 460 млн. лет), а разделение аско- и базидиомицетов произошло 500 млн. лет назад, одновременно с появлением сосудистых растений

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ КОЛОНИЗАЦИИ ГРИБАМИ СУШИ

Потеря жгутика

Большинство современных грибов не имеет жгутиковых стадий в жизненном цикле. Анцестральная группа хитридиомицетов имеет подвижные зооспоры и гаметы. В процессе эволюции этой группы отмечено несколько случаев потери жгутиков (James et al., 2006).

1. В группе микроспоридий в связи со специализацией, вызванной паразитическим образом жизни.

2. У морских планктонных грибов из рода *Hyaloraphidium*.

3. В монофилетической группе, включающей хитридиомицет *Olpidium brassicae* и зигомицет *Basidiobolus ranarum*. Эти виды сильно различаются как морфологически, так и образом жизни. Грибы из рода *Olpidium* имеют примитивный моноцентрический холокарпический таллом, превращающийся в зооспорангий, и паразитируют на корнях высших растений. Грибы из рода *Basidiobolus* имеют септированный мицелиальный таллом с одноядерными клетками и активно отбрасываемые безжгутиковые споры (рис. 2). Эти грибы встречаются в почвах, в кишечнике лягушек и ящериц и могут вызывать заболевания у людей. О недавней потере жгутиковой стадии свидетельствуют ультраструктурные данные, в частности, полярное тело веретена у *Basidiobolus* имеет кольцевую структуру и содержит подобно центриолям 11–12 синглетных микротрубочек, что свидетельствует

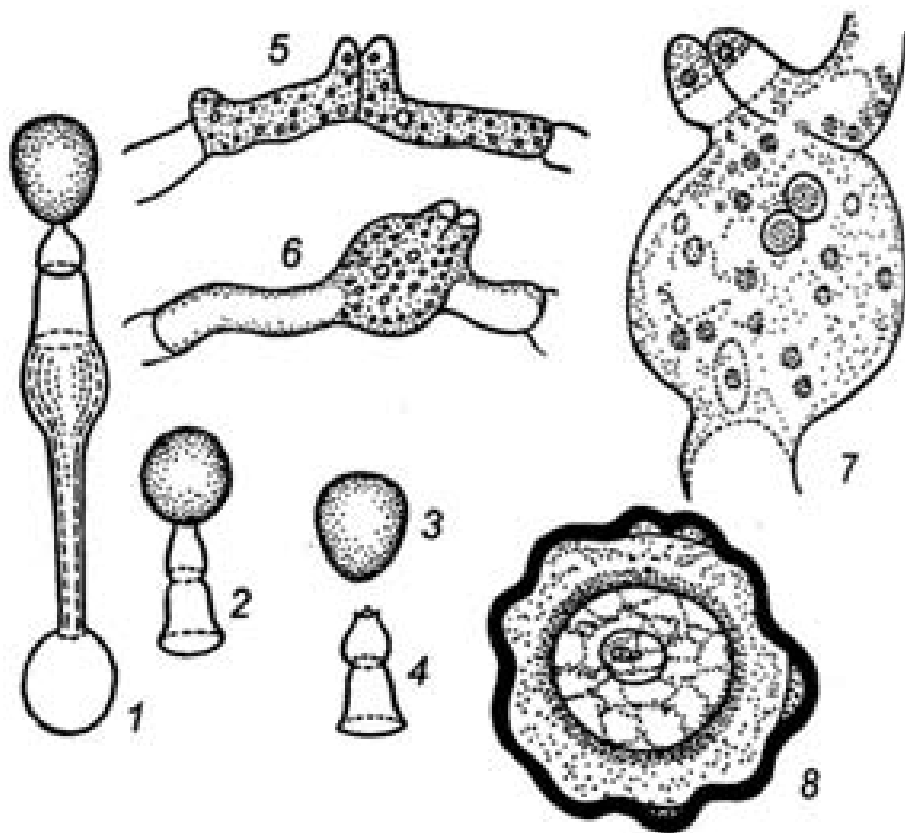


Рис. 2. *Basidiobolus ranarum*: 1 – конидиеносец с конидией; 2 – верхушка отделившегося конидиеносца сконидией; 3 – конидия; 4 – верхушка конидиеносца; 5–8 – половой процесс и образование зиготы.

о прямом происхождении от центриолей (James et al., 2006). В связи с вышеизложенным потеря жгутика в группе *Olpidium – Basidiobolus* заслуживает внимания как один из возможных путей освоения грибами суши.

Формирование мицелиальной структуры с апикальным ростом

При жизни в воде мицелиальная структура не имеет преимуществ перед одноклеточной или колониальной, поэтому она присуща немногим представителям бесцветных эукариот и отсутствует у прокариотных водных микроорганизмов. Иное дело – на суше. Мицелиальная жизненная форма наиболее полно отвечает абсорбционному питанию в твердом субстрате (De Voer et al., 2005).

1. Максимальная оккупация субстрата потомком одной споры.
2. Транспорт веществ, нередко на большие расстояния.
3. Способность преодолевать воздушные полости, пронизывающие почву.

4. Способность преодолевать участки, бедные питательными веществами.

5. Морфогенетические возможности мицелия: образование плодовых тел, стром, ризоморф и т. п. Функциональная дифференциация мицелия.

Мы ничего не знаем о времени возникновения мицелиальных структур, возможно, первые наземные мицелиальные грибы были родственны описанному выше *Basidiobolus* или мицелиальным водным хитридиомицетам из порядка *Blastocladales*. Хорошо сохранившиеся фоссилии бластоклаевоподобных грибов, ассоциированные с *Aglaophyton major*, найдены в чертах девонских отложений (Remy et al., 1994).

Формирование септ

Большинство обитающих в наземных условиях видов грибов имеет септированный мицелий. Септы обеспечивают мицелиальной структуре ряд преимуществ.

1. Предотвращение вытекания цитоплазмы в результате повреждения мицелия.

2. Расчленение клеточного роста и дифференциация на отдельные элементы.

3. Структурное укрепление неограниченно растущего мицелия.

Огромное разнообразие септ, найденное в разных таксонах грибов (Lutzoni et al., 2004), свидетельствует об их структурном и адаптивном значении.

Образование гидрофобина

Гидрофобины (см. обзоры Linder et al., 2005; Sunde et al., 2008; Wosten et al., 1999; Wosten, Wessel, 1997) – низкомолекулярные (около 100 аминокислот) секретируемые белки, варьирующие по составу аминокислот, но имеющие 8 цистеиновых остатков в одинаковом положении (рис. 3).

Гидрофобины класса 1 способны к самосборке и образованию амфипатической белковой пленки толщиной 10 нм на границе гидрофобной и гидрофильной поверхностей. Гидрофобная сторона пленки построена параллельными палочками. Образование пленки сопровождается быстрым



Рис. 3. Первичная структура гидрофобина *Schizophyllum commune* (Wosten, Wessels, 1997). В черных кружочках – восемь цистеиновых остатков.

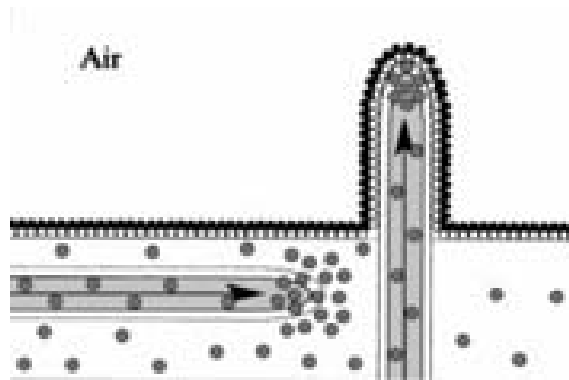


Рис. 4. Подъем воздушной гифы из водной среды: мономеры гидрофобина, секретлируемые погруженным мицелием, конденсируются на границе среда-воздух; это сопровождается снижением поверхностного натяжения воды. Выходящая гифа продолжает секретировать мономеры гидрофобина, который кристаллизуется на наружной стенке в виде палочек, формирующих гидрофобную поверхность гифы (Wessels, 1999).

падением поверхностного натяжения воды. Так, гидрофобин SC3 *Schizophyllum commune* снижает поверхностное натяжение воды с 72 до 24 мДж⁽⁻²⁾ (Wosten et al., 1999). Гидрофобины – наиболее активные поверхностно-активные соединения среди как природных, так и синтетических сурфактантов (Wosten, Wessel, 1997). Функции гидрофобинов разнообразны.

1. Молекулы гидрофобинов на границе вода-воздух полимеризуются, образуя пленку, которая снижает поверхностное натяжение воды и позволяет гифе подняться из гидрофильной среды в гидрофобную (рис. 4). Без гидрофобинов грибной мицелий не мог бы выйти из воды и существовать в наземных условиях. Гидрофобины обнаружены у всех изученных аско- и базидиомицетов, а также у одной из самых древних групп наземных грибов – гломеромицетов. Интересно, что мицелиальные прокариоты (актиномицеты), обитающие в почве, также синтезируют поверхностные белки – чаплины, химически отличные от гидрофобинов грибов, но также полимеризующиеся на границе вода-воздух и снижающие поверхностное натяжение воды (De Jong et al., 2009).

2. Гидрофобины формируют гидрофобную пленку на поверхности конидиеносцев и конидий, благодаря которой они сохраняют свои структуры во влажной среде и могут распространяться в воздухе (не набухают).

3. Гидрофобины обеспечивают функционирование плодовых тел макромрицетов. Их ложная ткань (сплетение гиф – плектенхима) пересечена системой многочисленных воздушных каналов, через которые происходит воздухообмен. У мутантов, не образующих гидрофобины, во влажных условиях каналы закрываются вследствие взаимодействия гидрофильных поверхностей гиф, поступление воздуха во внутренние части плодовых тел нарушено, и сами плодовые тела коллапсируют.

4. Талломы большинства лишайников подняты над субстратом. Гидрофобная пленка также обеспечивает газообмен внутри лишайника, и транспорт к внутренним участкам таллома и клетками фотобионта не только кислорода, но и углекислого газа (Honegger, 2006).

5. Как и другие амилоидные белки, гидрофобины – токсичные соединения. Например, токсин возбудителя голландской болезни язв *Ophiostoma ulmi* цератоульмин, играющий важную роль в патогенезе, является гидрофобином (Temple, Horgen, 2000).

ФОРМЫ ВЫХОДА ГРИБОВ НА СУШУ

Теоретически грибы могли покинуть водную среду и выйти на сушу как сапротрофы, паразиты, и симбиотрофы. Последние могли быть лишайниками или микоризообразователями.

Выход на сушу с морскими животными

Важнейшим и неразрешенным пока вопросом является время освоения грибами суши – до выхода растений или одновременно с ними. Являясь редуцентами, грибы могут принимать активное участие в минерализации органического субстрата, но не в его создании. Поэтому, если грибы и вышли на сушу раньше растений (хотя достоверные остатки таких древнейших грибов не сохранились), то для них, как и для протерозойных наземных животных, не ясны источники органического питания. Чисто спекулятивным может быть предположение о выходе морских грибов, паразитов и контаминантов выходящих на сушу животных и питание ими или их трупами. Выше говорилось о связи с беспозвоночными и позвоночными животными грибов из рода *Basidiobolus*, возможно, первичных наземных мицелиальных грибов. В последние годы подобный сценарий предполагается для описания выхода на сушу псевдогрибов оомицетов. Общепринятым было предположение о происхождении наземных пероноспоровых оомицетов от пресноводных плесеней из порядка *Saprolegniales* (Bessey, 1942). На этом основании была создана романтическая гипотеза о совместном выходе на сушу пресноводных водорослей с ассоциированными с ними оомицетами (Pirosinsky, Malloch, 1975). Однако в результате комплексных молекулярных и цитологических исследований более адекватной кажется точка зрения о выходе примитивных оомицетов (порядок *Haptoglossales*) из моря в качестве паразитов морских нематод вместе с хозяевами. Переход наземных нематод к питанию корнями растений привел к возникновению фитопатогенных оомицетов (Beakes, Sekimoto, 2009).

Лишайниковые ассоциации

Перенос сценарий, предложенный для оомицетов, на настоящие грибы, можно предполагать, что вышедшие с морскими животными предки современных мицелиальных грибов для иррадиации по поверхности Земли и увеличения численности должны были вступить в симбиотические отно-

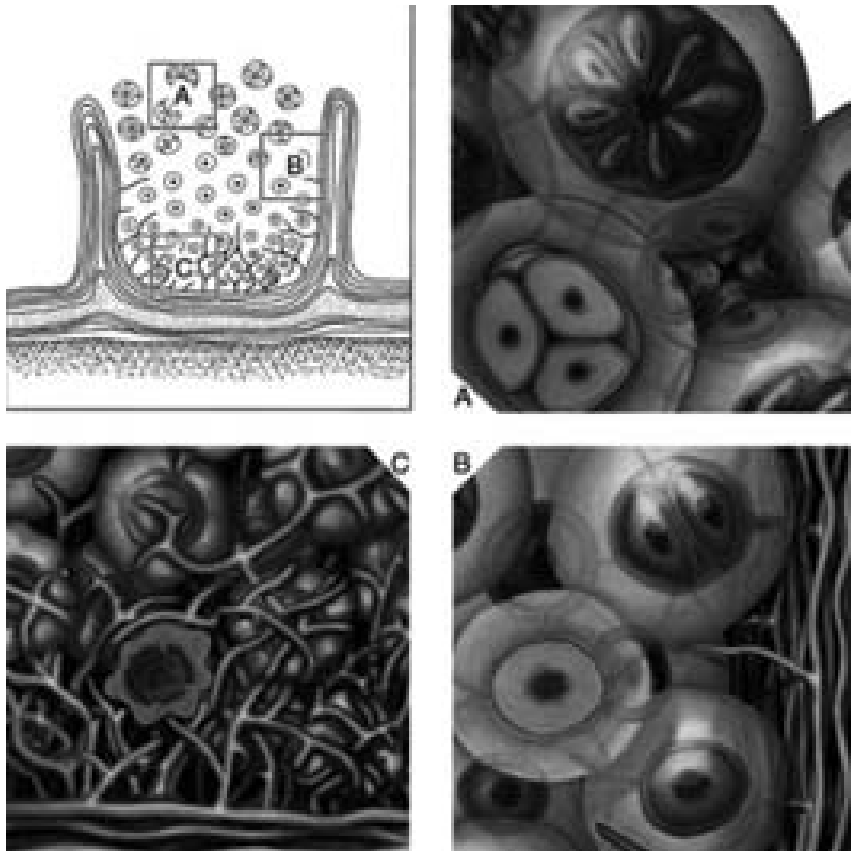


Рис. 5. Цианолишайник *Winfrenatia* (Taylor et al., 1997): А – продольный срез, на котором видны связи между фотобионтом и микобионтом; В – делящиеся клетки фотобионта с толстыми наружными футлярами; С – клетки фотобионта с вдавленностями в клеточной стенке в местах контакта с гифами микобионта.

шения с живущими на суше фототрофами (цианобактериями и одноклеточными зелеными и красными водорослями), т. е. сформировать лишайники.

Однако ранние находки лишайников сомнительны. Нет подтверждения связей микобионта и фотобионта. Трактовка трубчатых структур и темноокрашенных клеток в поздних докембрийских остатках захоронений вендобииоты (Намибия и Китай, 600 млн. лет) как составных элементов лишайников (Retallack, 1994) сомнительна. В фосфоритах нижней формации Doushantuo в Южном Китае (551–635 млн. лет) обнаружены фоссилии, идентифицированные как лишайник, таллом которого состоит из тонких гиф гриба (предположительно гломеромицета) с терминальными спорами и коккоидного фотобионта (Yuan et al., 2005). Наиболее древний и полно описанный цианолишайник с ценоцитными гифами гриба – *Winfrenatia reticulata* (рис. 5) в Райниевых чертах девона (Taylor et al., 1997). **Микоби-**



Рис. 6. Таллом *Geosiphon pyriformis* (Deacon, 2005).

онт предположительно отнесен авторами находки к зигомицетам. И.В. Каратыгин (2007) в образцах кремнистых сланцев раннедевонского возраста установил, что стенки вместилищ фотобионта *Winfrenatia* состоят из слизистых влагалищ нитчатых (осциллаториоподобных) цианобактерий, то есть предположительно имеет место тройной симбиоз гриба с коккоидным и нитчатым видами цианобактерий. Другой возможный пример древнего лишайника – «живое ископаемое» *Geosiphon pyriformis*. Его ценоцитный мицелий находится в глинистой влажной почве, а на поверхности выдвинуты небольшие (до 1 см высотой) грушеподобные пузыри, буквально набитые нитями цианобактерии *Nostoc* (рис. 6). Долгое время *Geosiphon* блуждал по разным таксонам, пока, наконец, молекулярными методами не была доказана его принадлежность к гломеромицетам. Это единственный известный гломеромицет, который формирует не микоризу с корнями тканевых растений, а лишайниковую ассоциацию с цианобактерией.

Лихенизация в самые ранние сроки наземной эволюции предполагалась многими авторами (Church, 1921; Eriksson, 1981). Черч (Church, 1921) считал лишайники первыми трансмигрантами из моря на сушу. Предположение о первичности лихенизации у аскомицетов высказал Лутцони (Lutzoni, 2001). Эрикссон (Eriksson, 2005, 2009) выводит все группы *Pezizomycotina* (плодосумчатых грибов) из лихенизированных форм. Исходные формы развивались в ассоциации с микроводорослями и цианобактериями или с макрофитами, как, например, *Mycophycias* с бурыми водорослями. Так, таллом бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* обычно бывает заражен аскомицетом *Mycosphaerella ascophylli* (Selosse, Le Tacon, 1998). Мицелий развивается эндофитно, меж- и внутриклеточно, а на поверхности рецептакулов формируются псевдотеции с сумками.

Может быть, лишайниковые ассоциации типа *Winfrenatia* или *Geosiphon*, сформированные ценоцитными грибами и цианобактериями, занимали в палеозое большие площади, формировали, подобно современным тундровым экосистемам, лишайниковые пустоши, но, с выходом на сушу тканевых растений, грибы нашли более благоприятные условия существования при колонизации крупных, обеспечивающих лучшую защиту и питание растений. Как реликт от тех времен, когда на суше не было иных фотосинтетиков, кроме цианобактерий, остался лишь сильно редуцированный *Geosiphon*.

Что касается дикариомицетов (сумчатых и базидиальных грибов), которые формируют современные лишайниковые ассоциации, то против первичности и древности их лихенизированных форм можно высказать ряд возражений.

1. Среди наиболее древних групп сумчатых и базидиальных грибов нет лихенизированных видов.

2. Гаргаш и Тэйлор (Gargas, Taylor, 1995) предполагают множественное происхождение лишайникового симбиоза у грибов. Было, по меньшей мере, 5 независимых лихенизаций дикариомицетов.

3. Лихенизированные грибы не могут существовать в свободном состоянии. Лишайник – климаксовая жизненная форма грибов, поэтому маловероятно, что они дали начало многообразию свободноживущих сумчатых грибов.

Выход с пресноводными растениями

Поскольку происхождение наземных растений от харовых водорослей стало, выражаясь языком Ильфа и Петрова «медицинским фактом» (Lewis, McCourt, 2004), очень заманчивым является предположение о выходе на сушу грибов паразитов или симбионтов харофит под покровом растений. Это, с одной стороны, обеспечивало бы защиту грибного мицелия от неблагоприятных воздействии наземной жизни (инсоляции, пересыхания и проч.), а с другой – заменило бы предкам наземных растений корневую и проводящую системы. В Райневых отпечатках харовой водоросли *Paleonitella* обнаружены несколько видов сапротрофных и паразитических

грибов (предположительно, хитридиомицетов, но, возможно, среди них были псевдогрибы и плазмодиофоровые миксомицеты) (Taylor et al., 1992). Некоторые сходные виды грибов и миксомицетов паразитируют на современных видах *Chara*. Поэтому возможен следующий сценарий иррадиации грибов на суше:

сапротрофы или паразиты харофитовых водорослей (типа *Rizophyidium*);
сапротрофы (типа *Basidiobolus*);

симбиотрофы с цианобактериями (*Winifrenatia*, *Geosiphon*);

симбиотрофы с сосудистыми растениями (*Glomus*).

По этому сценарию микоризация древнейших наземных растений была вторичной, а растения вышли на сушу с паразитными и сапротрофными грибами, но не с симбиотрофами. Некоторые косвенные данные подтверждают правильность такой гипотезы (Wang et al., 2010):

1. У бриофитов гриб микоризообразователь находится в гаплоидном гаметофите, а у сосудистых растений в корнях диплоидного спорофита.

2. Старейшие микоризованные фоссилии датированы нижним девонном, т.е. периодом, более поздним, чем фоссилии древнейших наземных растений.

3. Экспериментально удается перезаразить мхи микоризными грибами из сосудистых растений, что свидетельствует о возможном вторичном перезаражении древних растений.

Однако есть не менее убедительные свидетельства выхода на сушу уже микоризованных растений (Wang et al., 2010):

1. Анализ трех генов, обеспечивающих симбиотические отношения с грибами, – *сут*-генов (DMI1, DMI3, IPD3) показал их наличие у древнейших растений (печеночников) и функциональную общность с генами сосудистых растений (Wang et al., 2010). Эти данные показывают, что микоризные гены присутствовали в общих предках наземных растений и функции этих генов консервативно сохранялись в процессе эволюции растений. Т. е., по-видимому, симбиоз растения и гриба был ключевым событием при возникновении наземных растений.

2. Гломусовые грибы в отличие от мицелиальных хитридиомицетов и зигомицетов образуют гидрофобины на поверхности мицелия.

3. В ордовике (460 млн. лет) описан гриб, имеющий характерную морфологию, позволяющую считать его представителем гломеромицетов – группы АМ грибов. Рассеянные микрофоссилии, современные этому грибу, свидетельствуют о распространении в ордовике бриофитоподобных растений, бывших среди наиболее ранних растений на Земле (Redecker, 2002).

4. Микоризные ассоциации образуют представители базальных групп отделов Dikarya: возможно, аскомицет *Neolecta* из класса Taphrinomycotina (Landvik et al., 2003) и базидиомицет *Atractiellomyces* из класса Pucciniomycotina (Kottke et al., 2010).

Наиболее ранние прямые доказательства ассоциаций растений и грибов и взаимодействий их в наземных палеоэкосистемах получены из Райневых черт раннего девона, где сохранились прекрасные отпечатки арбускулярной микоризы в клетках – *Aglaophyton major* (Taylor et al., 1995, 2004) и эндофиты в ризоидах и ризомной оси *Nothia aphylla* (Krings et al., 2007).

На основании исследований пяти рибосомальных и белковых генов высказано предположение о множественном происхождении симбиотических связей между аскомицетами и бриофитами (Stenroos et al., 2010).

Значение арбускулярного (АМ) симбиоза для жизни растений на суше многообразно:

1. За счет выходящих из корней гиф гриба увеличивается всасывающая поверхность и площадь питания.

2. Гриб переводит нерастворимые, труднодоступные соединения фосфора в усвояемую для растений форму.

3. Растение использует биологически активные вещества, продуцируемые грибом.

4. Микоризованные корни имеют повышенную устойчивость к потенциальным почвенным патогенам. В частности, микоризные грибы индуцируют у растений синтез защитных фенолов – флавоноидов. Не исключено, что грибы не только активизируют фенольный метаболизм в зараженных растениях, но передали в растительный геном с помощью горизонтального переноса гены важнейших ферментов, контролирующих синтез фенолов. Это предположение было высказано после изучения эволюции структуры ключевого фермента фенольного метаболизма – фенилаланин аммонийлиаза у бактерий, растений и грибов (Emiliani et al., 2009).

5. Микоризация «научила» растения воспринимать в качестве симбионтов другие почвообитающие микроорганизмы (например, клубеньковые бактерии). Под влияние АМ у растений выработалась рецепция аминокислот.

Дальнейшая судьба грибов и их роль в жизни наземных биоценозов может быть темой отдельного сообщения (и не одного). Поэтому опишем ее в тезисной форме:

1. Уход от растений в сформированную к этому времени почву, переход к сапротрофии и роль в почвообразовательных процессах. Формы взаимодействия с почвенными микроорганизмами.

2. Вспышка видообразования и экологическая иррадиация.

3. Возникновение ксилотрофных аско- и (особенно) базидиомицетов. Образование лигнинов растениями и лигнин-разрушающих ферментов грибами.

4. Образование новых типов микориз и их роль в жизни растений, в частности, в захвате растениями экстремальных мест обитания (высокогорных, высокоширотных).

5. Паразитизм на растениях и роль грибных паразитов в формировании сложных фитоценозов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видно из вышеизложенного, время первого выхода грибов на сушу неизвестно, ибо косвенные расчеты, основанные на скорости фиксации мутаций (молекулярные часы), дают слишком большие погрешности, а достоверные палеонтологические данные получены только для периодов не ранее 400–500 мл. лет назад. Мы с уверенностью можем говорить о роли грибов арбускулярной микоризы в легитимизации на суше сосудистых растений и их распространении по планете, что было известно и ранее. Не только формы существования, но и само существование грибов на суше до выхода растений находится под вопросом, но нам кажется вероятным предположение, что был не один, а несколько актов выхода грибов на сушу из моря и пресных вод, хотя остается неизвестным, сколько из них оказались успешными. Несколько нарисованных в статье сценариев лишь показывают некоторые направления возможных исследований. Например, следовало бы обратить внимание на экспериментальные исследования *Vasidiobolus ranarum* (наличие гидрофобинов, генетическая близость к гломеромицетам и проч.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Каратыгин И.В.* 2007. Микофоссилии: современное состояние проблемы // Микология сегодня. Т. 1. М., Национальная академия микологии. С. 10–28.
- Beakes G.W., Sekimoto S.* 2009. The evolutionary phylogeny of oomycetes – insight gained from studies of holocarpic parasites of algae and invertebrates // Oomycete Genetics and Genomics: Diversity, Interactions, and Research Tools. Edited by Kurt Lamour and Sophien Kamoun. John Wiley & Sons. P. 1–24.
- Berbee M.L., Taylor J.W.* 1993. Dating the evolutionary radiations of the true fungi // Canad. J. Botany. V. 71. P. 1114–1127.
- Berbee M.L., Taylor J.W.* 2010. Dating the molecular clock in fungi – how close are we? // Fungal Biology Rev. V. 24. P. 1–16.
- Bessey E.A.* 1942. Some problems in fungus phylogeny // Mycologia. V. 34. P. 355–379.
- Butterfield N.J.* 2005. Probable Proterozoic fungi // Paleobiology. 2005. V. 31. P. 165–182.
- Cavalier-Smith T.* 1998. A revised six-kingdom systems of life // Biol. Rev. V. 73. P. 203–266.
- Church A.H.* 1921. The lichen as transmigrant // J. of Botany. V. 559. P. 7–13, 40–46.
- Corradi N., Hijri M., Fumagalli L., Sanders J.R.* 2004. Arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) harbour ancient fungal tubulin genes that resemble those of the chytrids (Chytridiomycota) // Fungal Genetics and biology. V. 41. P. 1037–1045.

- Deacon J.I.M. 2005. Fungal Biology. A Textbook. Blackwell Publ.
- De Boer W., Folman L.B., Summerbell R.C., Boddy L. 2005. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development // FEMS Microbiology Reviews. V. 29. P. 795–811.
- De Jong W., Wösten H.A.B., Dijkhuizen L., Claessen D. 2009. Attachment of *Streptomyces coelicolor* is mediated by amyloid fimbriae that are anchored to the cell surface via cellulose // Molecular Microbiology. V. 73. P. 1128–1140.
- Emiliani G., Fondi M., Fani R., Gribaldo S. 2009. A horizontal gene transfer and the origin of phenylpropanoid metabolism: a key adaptation of plants to land // Biology Direct. V. 4. P. 1–12.
- Eriksson O.E. 1981. Origin and evolution of the Ascomycetes // Opera Bot. V. 60. P. 175–209.
- Eriksson O.E. 2005. Ascomyceternas ursprung of evolution – Protolichenes hypotesen // Svensk Mykologisk Tidskrift. V. 26. P. 22–29.
- Eriksson O.E. 2009. Ascomyceternas ursprung – argument granskade // Svensk Mykologisk Tidskrift. V. 30. P. 61–64.
- Gargas A., Taylor J.W. 1995. Phylogeny of Discomycetes and early radiations of the apothecial Ascomycotina inferred from SSU r DNA sequence data // Experimental Mycology. V. 19. P. 7–15.
- Gehrig H., Schüßler A., Kluge M., 1996. *Geosiphon pyriforme*, a fungus forming endocytobiosis with *Nostoc* (Cyanobacteria) is an ancestral member of the Glomales: Evidence by SSU rRNA analysis // J. Mol. Evol. V. 43. P. 71–81.
- Heckman D.S., Geiser D.M., Eidell B.R. et al. 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // Science. V. 293. P. 1129–1133.
- Hibbett D.S., Binder M., Bishoff J.F. et al. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the fungi // Mycol. Res. V. 111. P. 509–547.
- Honegger R. 2006. Water relations in lichens / Fungi in the Environment, eds G.M. Gadd, S.C. Watkinson, P. Dyer. Cambridge Univer. Press. P. 186–200.
- James T.J., Kauff F., Schoch C.L., Brandon Matheny P. et al. 2006. Reconstructing the early evolution of fungi using a six-gene phylogeny // Nature. V. 443. P. 818–822.
- James T.J., Letcher P.M., Longcore J.E. et al. 2006. A molecular phylogeny of the flagellated fungi (Chytridiomycota) and description of a new phylum (Blastocladiomycota) // Mycologia. V. 98. P. 860–871.
- Kaminskyj S.G.W., Hamer J.E. 1998. hyp-loci control cell pattern formation in the vegetative mycelium *Aspergillus nidulans* // Genetics. V. 148. P. 669–680.
- Kottke J., Suarez P., Herrera P. et al. 2010. Atractiellomycetes belonging to the «rust» lineage (Pucciniomycotina) form mycorrhizae with terrestrial and epiphytic neotropical orchids // Proc. R. Soc. B. V. 277. P. 1289–1298.
- Krings M., Taylor T.N., Hass H. et al. 2007. Fungal endophytes in a 400-million-yr old land plants: infection pathways, spatial distribution and host responses // New Phytol. V. 174. P. 648–657.

- Landvik S., Schumacher T.K., Eriksson O.E., Moss S.T.* 2003. Morphology and ultra-structure of *Neolecta* species // *Mycol. Res.* V. 107. P. 1021–1031.
- Lewis L.A., McCourt R.M.* 2004. Green algae and the origin of land plants // *American J. Botany.* V. 91. P. 1535–1556.
- Linder M.B., Szilvay G.R., Nakari-Set T., Pentti M.E.* 2005. Hydrophobins: the protein-amphiphiles of filamentous fungi // *FEMS Microbiol. Reviews.* V. 29. P. 877–896.
- Lücking R., Huhndorf S., Pfister D.H.* et al. 2009. Fungi evolved right on track // *Mycologia.* V. 101. P. 810–822.
- Lutzoni F., Kauff F., Cox C.J.* et al. 2004. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits // *American J. of Botany.* V. 91. P. 1446–1480.
- Lutzoni F., Pagel M., Reeb V.* 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors // *Nature.* V. 411. P. 937–940.
- Pirozynsky K.A., Malloch D.W.* 1975. The origin of land plants: a matter of mycotropism // *BioSystems.* V. 6. P. 153–164.
- Redecker D.* 2002. New views on fungal evolution based on DNA markers and the fossil record // *Research in Microbiology.* V. 153. P. 125–130.
- Remy W., Taylor T.N., Hass H.* 1994. Early Devonian fungi: a blastocladilean fungus with sexual reproduction // *American J. Botany.* V. 81. P. 690–702.
- Retallack G.Y.* 1994. Were the Ediacaran fossils lichens? // *Paleobiology.* V. 20. P. 523–544.
- Selosse M.-A., Le Tacon F.* 1998. The land flora – a phototroph – fungus partnership? // *TREE.* V. 13. P. 15–19.
- Schüßler A., Schwarzott D., Walker C.* 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution // *Mycol. Res.* V. 105. P. 1413–1421.
- Si H., Justa-Schuch D., Seiler S., Harris S.D.* 2010. Regulation of Septum Formation by the Bud3–Rho4 GTPase Module in *Aspergillus nidulans* // *Genetics.* V. 185. P. 165–176.
- Stenroos S., Laukkaq T., Huhtinen S.* et al. 2010. Multiple origins of symbioses between ascomycetes and bryophytes suggested by a five-gene phylogeny // *Cladistics.* V. 26. P. 281–300.
- Sunde M., Kwan A.H.Y., Templeton M.D.* et al. 2008. Structural analysis of hydrophobins // *Micron.* V. 39. P. 773–784.
- Taylor J.W., Berbee M.L.* 2006. Dating divergence in the fungal tree of life: review and new analysis // *Mycologia.* V. 98. P. 838–849.
- Taylor T.N., Hass H., Remy W.* 1992. Devonian fungi[^] interactions with the green algae *Paleonitella* // *Mycologia.* V. 84. P. 901–910.
- Taylor T.N., Hass H., Kerp H.* 1997. A Cyanolichenes from the lower Devonian Rhine cherti // *American J. Botany.* V. 84. P. 992–1004.
- Taylor T.N., Hass H., Krings M.* et al. 2004. Fungi in the Rhynie Chert: a view from the dark side // *Trans. R. Soc. Edinburgh, Earth Sci.* V. 94. P. 457–473.

- Taylor T.N., Hass H., Kerp H.* et al. 2005. Perithecial ascomycetes from the 400 million year old Rhynie chert: an example of ancestral polymorphism // *Mycologia*. V. 97. P. 269–285.
- Taylor T.N., Remy W., Hass H., Kerp H.* 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian // *Mycologia*. V. 87. P. 560–573.
- Taylor T.N., Taylor E.L.* 1997. The distribution and interactions of some Paleozoic fungi // *Review of Palaeobotany and Palynology*. V. 95. P. 83–94.
- Temple B., Horgen P.A.* 2000. Biological roles for cerato-ulmin, a hydrophobin secreted by the elm pathogen, *Ophiostoma ulmi* and *O. novo-ulmi* // *Mycologia*. V. 92. P. 1–9.
- Wang B., Heu Yeun L., Xue J-Y.* et al. 2010. Presence of three mycorrhizal genes in the common ancestor of land plants suggest a key role of mycorrhizal in the colonization of land by plants // *New Phytol.* V. 186. P. 514–525.
- Wessels J.G.H.* 1999. Fungi in their own right // *Fungal Genetics and Biology*. V. 27. P. 134–145.
- Wösten H.A.B., Wessels J.G.H.* 1997. Hydrophobins, from molecular structure to multiple functions in fungal development // *Mycoscience*. V. 38. P. 363–374.
- Wösten H.A.B., Willey J.M.* 2000. Surface-active proteins enable microbial aerial hyphae to grow into the air // *Microbiology*. V. 146. P. 767–773.
- Wösten H.A.B., van Wetter M.-A., Lugones L.G.* et al. 1999. How a fungus escapes the water to grow into the air // *Curr. Biol.* V. 9. P. 85–88.
- Yuan X., Xiao S., Taylor T.N.* 2005. Lichen-Like Symbiosis 600 million years ago // *Science*. V. 308. P. 1017–1020.

РОЛЬ СИМБИОГЕНЕЗА В ПРОИСХОЖДЕНИИ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ И КОЛОНИЗАЦИИ ИМИ СУШИ

Ю.В. Гамалей

*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург,
ygamalei@mail.ru*

Изложены авторские и литературные данные и основанные на них представления о структурных аспектах актов симбиогенеза, предшествовавших появлению сосудистых растений и колонизации ими суши. Показано, что акты симбиогенеза могут быть использованы в качестве индикаторов смены сред обитания в процессе эволюции растений. На этом теоретическом основании проведена анатомическая реконструкция истории их происхождения и переселений. Два симбиогенетических процесса (прохлорофиты + протисты → высшие водоросли; морские водоросли + грибы → наземные сосудистые растения) отражены наличием в теле растений двух водных транспортных систем, возникших как буферные зоны симбиотического обмена. Нисходящая флоэма – производная эндоплазматической сети, берущей начало от мембранной камеры хлоропластов (прохлорофитов). Восходящая ксилема – специализированная часть апопластной сети, набор структур и функций которой (сосуды, устьичный аппарат, кутикула, транспирация) – следствие симбиогенеза водорослей и грибов. В качестве доказательства показано, что распад одной из пар симбиотического партнерства сопровождается редукцией соответствующей ей транспортной системы.

Ключевые слова: симбиогенез, цианеллы, протисты, водоросли, колонизация моря, грибы, сосудистые растения, флоэма, ксилема, колонизация суши, эволюция.

Планета Земля обитаема благодаря двум факторам: энергии Солнца и фотосинтезу растений. Эти факторы необходимы и в принципе достаточны для возникновения жизни и формирования трофических пирамид. Гидрологический цикл, состав атмосферы, почвообразовательный процесс тоже играют важную роль и их надо принимать во внимание, но с учетом, что с определенного момента, а именно с момента колонизации растениями суши, энергия Солнца и фотосинтез растений контролируют и планетар-

138

ный гидрологический цикл, и газовый состав атмосферы, и почвообразование на континентах, и многие другие фундаментальные процессы. Проблема происхождения сосудистых растений заслуживает специального внимания еще и потому, что эта история не только очень длительная, входящая к становлению многоклеточных форм жизни, но и многоступенчатая. Без понимания первых ее этапов последующие трудно объяснимы.

ВЕХИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПУТИ ОТ ПРОХЛОРОФИТОВ К СОСУДИСТЫМ РАСТЕНИЯМ

Индикатор смены сред. Симбиогенез представителей разных форм жизни обычно свидетельствует о появлении и освоении новой среды обитания. Его причина – неспособность ни одной из групп организмов-предшественников освоить экстремальную (вновь возникающую) среду самостоятельно. Ниша, недоступная для обитания, осваивается коллективными усилиями нескольких участников, организацией ими геномных взаимодействий и коллективного метаболизма (Фаминцын, 1907; Margulis, 1981, 2004). Если функционально роль симбиогенеза сводится к обеспечению выживания за счет объединенного ресурса нескольких геномов и типов метаболизма, его сходство с процессом формирования экосистем очевидно. Но, в отличие от экосистем, результатом симбиоза становится новое направление развития (филлум), поэтому процесс правильнее называть симбиогенезом, подобно филогенезу (Мережковский, 1909; Козо-Полянский, 1924). Тем более, что в последнем случае речь идет о смене форм жизни. Смена сред – столь кардинальное событие, что изменения не могут ограничиваться только сменой таксонов, радикально меняется форма. В случае симбиогенеза прохлорофитов и протистов новой таксономической группой и биоморфой стали морские (высшие) водоросли (Фаминцын, 1907; Margulis, 1981, 2004; Keeling, 2004). Результат симбиогенеза грибов и водорослей – наземные сосудистые растения, ассоциирующиеся с огромным набором новых биоморф (Каратыгин, 1993; Smith, Read, 1997; Дьяков, 2003).

Регуляция взаимоотношений симбионтов мало чем отличается от трофических отношений продуцент–консумент (Bago et al., 2000; Hall, Williams, 2000). Сколько арбускулярной микоризы вмещает корень? Столько, сколько в состоянии прокормить растение фотосинтатами. В обратном направлении гриб, проникая в корни растений, стимулирует их развитие и расширяет зону симбиотических взаимоотношений (Smith, Read, 1997). Грибная инфекция – причина их интенсивного ветвления, стимулирующего в свою очередь через корневое питание развитие всего растения, включая органы-доноры сахаров, потребляемых мицелиями гриба. Круг замыкается. Другой пример: сколько клубеньков, содержащих азотфиксирующие бактерии *Rizobium*, способно формировать бобовое растение на своем корне? Ровно столько, сколько азота в почве (Тихонович, Проворов, 2009).

Сравнительные исследования свободноживущих цианелл и цианелл-симбионтов по интенсивности фотосинтеза в одних средах в пользу симбионтов, в других – в пользу свободноживущих бактерий (Пиневиц, Аверина, 2002). Это означает, что мотивация симбиогенетических отношений – не сама по себе продуктивность, а освоение среды, ее оптимизация для партнеров. Экспериментальные исследования показывают, что удачным подбором участников симбиогенеза можно оптимизировать стрессовую среду почти любой степени непригодности. Их поиском занята прикладная агробиологическая наука (Тихонович, Проворов, 2009). **Наша задача – выяснить** роль естественных процессов симбиогенеза, имевших место в ходе эволюции растений на планете Земля. Анализ совокупности морфологических, анатомических и цитологических материалов позволяет восстановить историю происхождения и переселений растений.

Направления смены сред. Цианобактерии (прохлорофиты) и протисты, вероятно, существовали в пресноводных водоемах (лужах конденсатного происхождения) до появления Мирового океана (см. статью Г.А. Заварзина в этом сборнике). В ходе формирования океана (докембрий) вновь появившаяся соленоводная среда могла быть экстремальной, т. е. недоступной самостоятельно для обеих групп организмов. Результатом симбиогенеза стали высшие водоросли, освоившие литораль на глубину нескольких десятков метров. Вопрос о заселении моря микробиотой внутренних водоемов и группами, производными от нее, видимо, был решен успешно именно таким образом (Whatley, 1992; Keeling, 2004).

Переселение растений в обратном направлении, из моря на сушу, началось в девоне. В нем участвовали грибы и водоросли (Каратыгин, 1993; Дьяков, 2003). Суша тоже была непригодной средой для обеих групп организмов. В их симбиогенезе она стала обитаемой. Симбиогенезу морских водорослей и грибов биосфера обязана происхождением сосудистых растений, колонизацией ими суши, развитием на их базе наземных экосистем, подаривших биосфере огромное разнообразие форм жизни не только растительной, но и животной.

СИМБИОГЕНЕЗ 1. КОЛОНИЗАЦИЯ МОРЯ

Прохлорофиты + протисты → морские (высшие) водоросли. Исходный для мира растений симбиогенез в пресноводной среде, предшествовавший колонизации формирующегося Мирового океана. Место встречи – водная среда, не исключено, что первично – пресноводные лужи суши, вторично – морская литораль (см. статью Г.А. Заварзина в этом сборнике). Дата определяется по времени появления протистов, способных к симбиогенезу – докембрий, ориентировочно архей, 2,5–3 млрд. лет назад. Цианобактерии значительно старше – их возраст 3–4 млрд. лет (если имеют космическое происхождение, то они старше планеты Земля: Розанов, 2010). Последующие рецидивы эндосимбиогенеза этой пары не ограни-

чены, запретов на повторы нет. Механизм симбиогенеза: а) глотательный «рефлекс» протистов в связи с появлением у них акто-миозинового цитоскелета (сначала питаются цианеллами, затем включают их внутрь и питаются продуктами их жизнедеятельности, не лизируя их самих); б) инвазия самих цианелл, уход от нарастания стрессовой напряженности внешней среды (температура, соленость морской воды).

Структурный результат, независимый от механизма – формирование буферной зоны симбиотического обмена – эндосомы, развивающейся по мере накопления фотосинтатов в эндоплазматическую сеть (endoplasmic reticulum, ER: Гамалей, 1994). Наличие эндоплазматической сети – диагностический признак симбиогенеза 1. Структурные производные буферной зоны в ходе симбиогенеза: плазмодесмы (межклеточные участки ER), вакуом, ситовидные элементы флоэмы (Гамалей, Пахомова, 2002; Гамалей, 2004). Свидетельства для аргументации этой точки зрения:

Эндоплазматическая сеть. Образуется во всех вариантах эндоцитоза как следствие развития эндосомы (эндоплазматическая сеть эукариотических клеток, эндоплазматический ретикулум в сложных пластидах, возможно, эндонуклеоларная сеть клеточного ядра: Гамалей, 1997а, б; Samaj et al., 2005). Эндосома – мембранная капсула, производная от плазматической мембраны хозяина – наполняется фотосинтатами, продуктами жизнедеятельности цианелл, и, согласно осмотическим законам Вант-Гоффа, водой, следующей за концентрацией осмотиков. Развиваемое внутри капсулы гидростатическое давление индуцирует ее рост, зависимый от интенсивности фотосинтетической активности цианелл и сопротивления цитоскелета. Первое контролируется интенсивностью света, второе – температурным режимом. И то, и другое зависит от уровня солнечной радиации. Доказательства производительности эндоплазматической сети от эндосомы предшественниц пластид – цианелл – получены клеточными морфологами при КЛМ-наблюдениях развития этой сети в интактных клетках мезофилла (Köhler et al., 1997; Gray et al., 1999). **Включение света в фитокамере** сопровождается радиацией потока мембранных трубок от оболочки хлоропластов. Трансгенные флуоресцентные белки (GFP), используемые в КЛМ в качестве маркеров, синтезируются внутри самих хлоропластов и визуализируют трассы оттока из них фотосинтатов (Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2003, 2004). Индукция потока окрашенной таким методом эндоплазматической сети светом и редукция ее в темноте убедительно свидетельствуют в пользу фотосинтетической зависимости развития сети. В благоприятных для фотосинтеза условиях сеть трубок распространяется от хлоропластов к клеточной периферии со скоростью 1.5–2.0 мкм/с. Совокупно эти данные показали, что пластиды (цианеллы) продолжают жить внутри буферной зоны симбиогенеза – в эндоплазматической сети паренхимных клеток, а в ситовидных элементах – в их полости, ограниченной тонопластом.

Плазмодесмы. Достигая клеточной оболочки, трубки эндоплазматической сети проникают через нее с образованием плазмодесм (Arimura et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004). Наблюдаемое GFP-окрашивание десмотрубок плазмодесм в делящихся клетках (первичные плазмодесмы) и в формирующихся дополнительно между уже не делящимися (вторичные плазмодесмы) показывает, что все плазмодесмы являются производными эндоплазматической сети, стартовой от оболочки хлоропластов. Обязательное условие их образования – фотосинтетическая активность. Флюэоцентрический градиент численности плазмодесм в теле растения объясняется ролью флоэмы в качестве распределительной сети фотосинтатов (Гамалей, 2004). Листопадность многих растений бореальной зоны и связанная с ней сезонность вегетации и фотосинтетической активности неоднократно инициировали острые дискуссии о судьбе плазмодесм в паузах фотосинтеза. Данные о том же, как у фотосинтеза, периодическом характере функционирования плазмодесм (Генкель и др., 1965) теперь подтверждены наблюдениями их редукции в периоды отсутствия фотосинтетической активности (Gray et al., 2001; Kwok, Hanson, 2004).

Передвижение раствора фотосинтатов по буферной зоне – эндоплазматической сети и плазмодесмам – процесс, подверженный цитоплазматическому контролю. Результатами иммунохимического анализа показано наличие сократительных белков – актина и миозина – внутри цитоплазматического кольца плазмодесм (Radford, White, 1998; Blackman, Overall, 2001). Блокаторы подвижности актомиозиновых фибрилл цитоскелета (холод, цитохалазин D, латринсулин B) подавляют функционирование пищевого тракта, что легко констатируется по накоплению крахмала и растворимых сахаров в фотосинтезирующих клетках (Gamalei et al., 1994; Kwok, Hanson, 2003). **Сравнимые последствия вызывает ингибитор АТФазы миозинового мотора (Natesan et al., 2005).** Следствием этих работ стала импульсная модель функционирования плазмодесм (Gamalei et al., 1994; Blackman, Overall, 2001; Alfonso et al., 2006). **Результаты измерений электрического сопротивления плазмодесм подтвердили пульсирующий механизм их функционирования (Holdaway-Clarke et al., 2000).** Как и ожидалось, частота пульсации оказалась температурно- и кальциевозависимой. Ритм пульсации при +20 °С – 5–6 сокращений в минуту, при температурах ниже +15 °С снижался вдвое, ниже +10 °С пульсация прекращалась. На X Фотосинтетическом конгрессе в Монпелье (Франция, 1995) Дж. Милбурн с помощью сконструированной им системы усилителей сделал возможным для аудитории услышать пульсацию потока фотосинтатов в буферной зоне (пищевом тракте) *Cucumis sativus*.

Вакуум. В связи с пульсирующим характером функционирования распределяемый по пищевому тракту экссудат движется от клетки к клетке через плазмодесмы порционно, в виде небольших везикул (вакуолей). Они мо-

гут быть и значительно более крупными в клетках в зависимости от давления и сопротивления передвижению. Задержка экспорта относительно фотосинтеза приводит к контролируемому цитоскелетом расширению структур эндоплазматической сети до вакуолей. Та или иная степень вакуолизации является нормальным свойством паренхимных клеток. Так же как и трубки сети, ее локальные расширения в виде вакуолей окрашиваются GFP маркером (Kwok, Hanson, 2004). Транспортные каналы и локальные емкости запасаения представляют собой единый структурный компартмент клеточной системы. Это ее распределительный («пищевой») тракт (Гамалей, 2009).

Зависимость вакуолеобразования от функционирования одного из участников симбиогенеза – хлоропластов – легко доказуема на материале сиспензионных гидрокультур протопластов, выделенных из клеток мезофилла. Экспериментальное удаление из них вакуолей сопровождается их восстановлением за несколько часов (Hortensteiner et al., 1994; Newell et al., 1998). Источник новой эндомембранной системы (эндоплазматическая сеть + вакуоли) – мембранная капсула хлоропластов. Восстановление невозможно без света или в случае экспериментального удаления из протопластов пластид. Результат хорошо воспроизводится на разных видах сосудистых растений.

Флоэма. Наиболее специализированная, магистральная часть пищевого тракта, возникающего как буферная зона симбиогенеза, представлена ситовидными клетками или составленными из них ситовидными трубками флоэмы. Исследования полости ситовидных трубок методами электронной и флуоресцентной конфокальной микроскопии подтвердили их идентичность полостям эндоплазматического ретикулума и вакуолям соседних паренхимных клеток (van Bel, Knoblauch, 2000; Гамалей, Пахомова, 2002). С помощью GFP-маркера показана структурная непрерывность и функциональная преемственность вакуолей клеток-спутников и полостей ситовидных трубок. Вызывавший острые споры специалистов вопрос о локализации органелл (пластид и митохондрий) внутри транспортной (буферной) зоны на материале ситовидных трубок решился сам собой (Гамалей, 1997а, б). В отличие от паренхимных клеток эндоплазматическая мембрана (тонопласт) в этих клетках ограничивает не вакуоль, а клеточную полость (Гамалей, Пахомова, 2002). Пластиды и митохондрии лежат внутри нее и имеют одну собственную ограничивающую мембрану. Это означает, что внешняя мембрана их оболочки в других клетках действительно является частью эндоплазматической сети.

Все локусы стартующего от хлоропластов пищевого тракта – эндоплазматическая сеть, вакуоли, плазмодесмы, полости ситовидных трубок – при всем многообразии их форм представляют собой последовательный ряд структурных модификаций буферной зоны. Ее формируют хлоропласты, внутри нее они обитают и по ней распределяются продукты их жизнедеятельности – фотосинтаты. Все они идентично окрашиваются флуоресцент-

ным маркером (GFP) после того, как он начинает синтезироваться в хлоропластах. Приведенные эксперименты свидетельствуют в пользу того, что пищевой тракт (вакуум), возникший как буферная зона симбиогенетических отношений, стержнем проходит внутри цитоплазмы паренхимных клеток и остается единственным клеточным компонентом в зрелых ситовидных трубках после завершения их дифференциации в качестве проводящих элементов флоэмы. Основная функция пищевого тракта – обеспечение донорно-акцепторных трофических отношений органов. Доказанная методами конфокальной микроскопии производность эндоплазматической сети, плазмодесм, вакуолей и ситовидных трубок флоэмы от фотосинтетической активности цианей, включенных в тело растений, позволяет вернуться к ряду нерешенных или неправильно решенных в прошлом вопросов.

Для многоклеточных систем, в том числе и растительных, тип питания является признаком ключевым. Мир растений автотрофен, но автотрофия – тип питания прокариотов (Пиневиц, Аверина, 2002). Раздел между автотрофными и гетеротрофными организмами проходит по границе царств прокариотов и эукариотов. Растения – не исключение из правила. К автотрофии способны не растения, а включенные в них цианеллы (прохлорофиты). Сходства свободно живущих цианелл и цианелл-симбионтов по мере развития исследований все более подтверждаются. Фотосинтез, вытекающая из него автотрофия, флоэма в качестве ткани, распределяющей фотосинтаты, привнесены в мир растений созданными и населившими их распределительную систему цианобактериями. Есть и существенные различия. Например, для свободноживущих цианобактерий главным фактором, контролирующим функционирование, является свет (Пиневиц, Аверина, 2002). Для несвободно живущих таковым может быть любой фактор, контролирующий развитие внешнего партнера. Подавление фотосинтеза высших растений в естественных условиях часто объясняется лимитированием распределения фотосинтатов (Мокроносов, 1981; Гамалей, 2004).

В филогенезе растений набор структур буферной зоны развивается по мере ее специализации в качестве пищевого тракта. Первые плазмодесмы зарегистрированы в колониях вольвоксовых (Marchant, 1976). Первые растения, обладающие ситовидными клетками, аналогичными ситовидным элементам флоэмы сосудистых растений – ламинариевые (Schmitz, 1990). Настоящая флоэма в виде проводящей ткани со всеми присущими ей структурами свойственна наземным сосудистым растениям.

СИМБИОГЕНЕЗ 2. КОЛОНИЗАЦИЯ СУШИ

Морские водоросли + грибы → сосудистые (высшие) растения. Предшествующая ниша обоих партнеров – морская литораль. Место встречи – прибрежная полоса. Датировка – девон, 0,5 млрд. лет назад. Далее – неоднократно (рецидивы не ограничены). Механизмы симбиогенезов 1 и

2 сходны: от питания грибов продуктами разложения водорослей к взаимному обмену продуктами метаболизма. Гифы гриба способны протыкивать окружающую среду в поисках растительной пищи (Newman, 1988; Smith, Read, 1997; Чернов, Марфенина, 2010). Если не находят, вытягиваются обратно и выбрасываются в другом месте для продолжения тестирования среды в поисках пищи. Первичное разложение грибами прибрежных скоплений мертвых водорослей, питание их сахарами – причина насыщения гифов водой согласно осмотическим законам Вант-Гоффа. Развиваемое в гифах гидростатическое давление обеспечивает их проникновение в ткани живых водорослей. В результате буферная зона симбиогенеза преобразуется в восходящий транспортный канал ксилемы (Каратыгин, 1993; Дьяков, 2003). В деталях структурных вариантов симбиогенеза может быть несколько, в соответствии с вариантами типов микоризы (арбускулярная, эктотрофная, комбинированная). Образование и функционирование апопласта и ксилемы в качестве распределительной системы – диагностический признак симбиогенеза второго типа (Гамалей, 1972, 2004). Апопластные структуры, производные от буферной зоны водоросли и гриба: ксилема, кутикула, устьичный аппарат. Система доказательств этой гипотезы:

Апопласт. Возникает в зоне дифференциации тканей корня как заключительное звено радиального транспорта веществ, поступающих через мицелий гриба (Каратыгин, 1993). Поток воды, азотного и минерального питания формирует внутри тканей растения русло апопластного транспорта. Проходя эндодерму через плазмодесмы, поток стабилизируется и отделяется от апопласта коровой паренхимы субериновыми барьерами (Zimmermann, Steudle, 1998). В центральном цилиндре поток формирует новый (внутренний) апопласт, состоящий из трахеид и сосудов – клеток, чье цитоплазматическое содержимое полностью лизируется на заключительном этапе дифференциации по мере заполнения мицелярным экссудатом (ксилемный апоптоз: Гамалей, 2004). Перед их гибелью формируются лигнифицированные кольца спиральных утолщений. Они сохраняются в полостях мертвых трахеид и сосудов в качестве механического каркаса русла ксилемного апопласта. Далее на базе элементов ксилемы в восходящем направлении формируется единая сеть апопласта, объединяющая все экстрацитоплазматическое пространство растения, вплоть до межклеточных полостей листьев. Многие клетки растения способны увеличивать обменную поверхность апопласта, формируя внутри себя лабиринты клеточной оболочки («transfer cells»: Gunning, Pate, 1969). Их положение указывает на локализацию зон активного апопласт-эндопластного обмена (разгрузо-загрузочных узлов) в теле растения. Структурированный таким образом апопласт ксилемы имеет полностью растительное происхождение, подтверждением чему является состав клеточных стенок трахеальных клеток ксилемы, целлюлозно-лигниновый, а не хитиновый, но в качестве транспортного канала онтогенетически он не-

прерывен с грибным мицелием, и в отношении состава экссудата является его **приемником** (Smith, Read, 1997; Дьяков, 2003).

После «выхода на сушу» гифы гриба и апопласт ксилемы становятся функциональным эквивалентом «утраченной» водной среды. Практически ее утраты не произошло. Благодаря нескольким специализированным структурам (грибной мицелий, кутикула, устьичный аппарат растения), возникшим параллельно с выходом из моря на сушу, контакт с внешней водной средой сохранен посредством контакта гриба с почвенной влагой, а растения с воздушной средой. Пропущенный через тело партнеров по симбиогенезу транспирационный поток становится аналогом водной среды для обоих.

Кутикула. Апопласт не может выполнять роль водной системы без разграничения с воздушной средой, без защиты его поверхности от неконтролируемого испарения воды. Водоохранным барьером апопласта стала возникшая на поверхности растения кутикула. Кутин и суберин являются полимерными производными жирных кислот (Горшкова, 2007). Различия их химического состава и физических свойств связаны со степенью оводненности среды, в которой протекает полимеризация: в гумидных и аридных условиях соотношения этих компонентов сильно различаются, содержание суберина и особенно кутина растет по мере аридизации среды (Schulze, 1986). Толщина защитного барьера кутикулы увеличивается пропорционально степени аридности среды, вследствие чего апопласт надежно защищен от поверхностного испарения практически вдоль всего градиента влажности почвы. Высшие водоросли, обитающие в морской воде, и вторично-водные растения, возвратившиеся к обитанию в воде, не имеют кутикулы (Schmitz, 1990). Это **неопровержимое доказательство связи появления кутикулярного барьера апопласта с выходом симбионтов на сушу.**

Устьичный аппарат. Совокупность устьиц, контролирующая транспирацию и передвижение водных растворов в восходящем направлении, традиционно описывается, наряду с кутикулой, как важнейший атрибут поверхности растений, появившийся в ходе становления апопласта у наземных сосудистых растений. Значительно реже устьичный аппарат рассматривается в составе набора структур ксилемы, хотя оснований для этого не меньше. Устьичный аппарат связан с апопластом и ксилемой и происхождением и функционированием. Это мотор и регулятор ксилемного потока. Ни у водорослей, ни у погружено-водных растений устьичного аппарата нет, так же как нет и ксилемы и базирующегося на ней апопласта. Развитие устьичного аппарата, как и кутикулы, отражает степень гумидности среды. Чем она выше, тем интенсивней транспирация, больше число и размер устьиц. Максимальные величины характерны для представителей флоры тропического дождевого леса, минимальные – для трав и кустарников аридных зон.

Ксилема. Наиболее специализированная, магистральная часть апопласта представлена трахеидами и сосудами ксилемы. В доказательствах непрерывности (но не одинаковой природы) мицелярных каналов гриба и ксилемных каналов растения теперь нет недостатка. Несмотря на разное происхождение, функционируют они как сообщающиеся сосуды. Публикуется множество снимков, иллюстрирующих мицелярные сети, связующие корневые системы растений (Francis, Read, 1984; Smith, Read, 1997; Дьяков, 2003). В 80–90-е годы проводились интенсивные исследования распространения изотопов и меченых флуоресцентных красителей в теле растения, которые показали, что границами распространения метки оказываются не индивидуальные растения, а их сообщества. Роль межорганизменных каналов перемещения меток выполняют мицелии грибов (Newman, 1988; Simard et al., 1997). **В контролируемых условиях эксперимента на проростках *Nicotiana tabacum* (Müller, Dulieu, 1998) часть проростков** методами молекулярной биологии может быть модифицирована в бесхлорофилльные мутанты, которые обречены на гибель. При заражении субстрата грибным компонентом этого не происходит. Бесхлорофилльные проростки не только не гибнут, но в определенных условиях обнаруживают способность к росту. Грибной партнер обеспечивает функцию перераспределения фотосинтатов в общей для всей группы проростков осмотической системе их передвижения.

Интенсивность ксилемного транспорта и соответственно диаметр, длина и степень одревеснения трахеальных элементов ксилемы коррелируют с оводненностью среды: влажностью почвы, количеством осадков, уровнем грунтовых вод. Пики ксилемного транспорта, устанавливаемые по величине клеток ксилемы, точно отражают периоды наиболее интенсивного водного насыщения почвы, наиболее высокого уреза воды в озерах и наибольшего речного стока. Минимальный размер клеток совпадает с годами минимальных горизонтов стояния воды. Эти же годы по вполне понятным причинам оказываются и периодами максимального и минимального развития грибных партнеров растений. Дендрохронология, которую правильнее следовало бы именовать ксилохронологией, основана на метеозависимости признаков структуры ксилемы в период формирования, ее консервации в ходе дальнейшей жизни и после смерти растений. Косвенно по ксилотомическим параметрам растений можно оценивать цикличность развития грибного мицелия.

ПУТИ РАСПАДА СИМБИОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ. НАЧАЛО ДЕКОЛОНИЗАЦИИ СУШИ

Вершиной эволюции сосудистых растений стали представители вечнозеленых древесных форм палеогена, сформировавшие в палеоцене и эоцене многоярусные лесные экосистемы (мегатермальные тропические

и муссонные леса дождевого типа: Morley, 2007). Наземные сосудистые растения этого типа могут условно считаться водными, поскольку интенсивный водный поток пропущен внутри их тела дважды: через эндопласт и апопласт. Структура их водных сетей наиболее совершенна и специализирована для нисходящего (флоэма) и восходящего (ксилема) потоков. Энергетически она наименее затратна. Альтернативой наземным сосудистым этой эпохи являются высшие водоросли (обитатели моря), вторичные погружено-водные (обитатели пресных водоемов), древесные растения сезонного климата (с периодически прерываемой вегетацией), многолетние поликарпические травы (погружение многолетних органов в почву). В отличие от наземных сосудистых растений гумидных территорий они имеют в той или иной степени редуцированные проводящие ткани. Модификации их форм связаны с частичной (временной) или полной потерей ксилемы и структур, возникших в ходе эндосимбиотического становления апопласта. Морские водоросли их еще не имеют. Вторичные обитатели пресноводных водоемов – утрачивают в ходе возврата в водную среду. У сезонно вегетирующих древесных растений они развиваются и функционируют периодически. Многолетние поликарпические травы сохраняют их в подземных органах, надземные функционируют один вегетационный сезон.

Вторично-водные растения. Один из вариантов деколонизации суши связан с возвратом растений в водную среду (вторично-водные или погружено-водные). В процессе развития сравнительных исследований микоризы список наземных растений, обеспеченных ею, постепенно расширялся и, в конце концов, выяснилось, что единственной из наземных растений группой, которой не свойствен симбиотический контакт с грибами, являются погруженно-водные растения (Каратыгин, 1993; Smith, Read, 1997; Vago et al., 2000). Их корневая система обычно редуцирована до ризоидов, сохраняющих механическую функцию, но теряющих функцию корневого питания. Для них же характерна и та или иная степень потери атрибутов апопластной системы: ксилемы, устьичного аппарата, кутикулярного покрова. Минеральное и азотное питание у этой группы растений осуществляется из водной среды всей поверхностью тела. Об этом свидетельствуют появляющиеся на поверхности эпидермальных клеток лабиринты клеточной оболочки, многократно увеличивающие площадь обмена с водной средой (Gunning, Pate, 1969; Barnabas et al., 1977). Эксперименты с введением через ксилему флуоресцентного красителя НРТС (для световой микроскопии) или лантана (для трансмиссионной электронной) у наземных растений фиксируют их выход в апопласт листа (диагностика наличия восходящего транспорта). Аналогичные эксперименты с погруженно-водными растениями не обнаруживают движения растворов в восходящем направлении. Ксилемного транспорта у них нет, так же как корневого питания и транспирации. Поглощающий аппарат, судя по локализации в эпидерме

лабиринтов оболочки, находится на границе с водной средой. Кутикулы вдоль этой поверхности нет, ее наличие препятствовало бы поглощению воды и ионов. По этим признакам, так же как и по отсутствию грибного партнера (Smith, Read, 1997; Vago et al., 2000), погруженно-водные сосудистые растения демонстрируют сходство с морскими водными обитателями (бурыми водорослями: Schmitz, 1990). Возврат части сосудистых растений к водной среде можно рассматривать как откат назад к предковым формам жизни. Для исследователя эта группа растений дает редкую возможность наблюдать последовательность эволюционных преобразований структуры тела в ходе освоения суши, но в обратном порядке. Есть примеры, когда такие преобразования осуществляются прямо в онтогенезе (затопляемые в раннем возрасте растения *Mentha aquatica*, *Botrachium eradicatedum* демонстрируют возможность онтогенетического изменения биоморфы: Милашвили, Гамалей, 1985).

Древесные растения сезонного климата. Адаптогенез к сезонному климату с явно выраженной амплитудой колебания климатических параметров привел к появлению среди наземных растений групп с отчетливой периодичностью вегетации: периоды активного функционирования и роста чередуются с периодами покоя разной степени глубины. Это адаптивное явление можно условно рассматривать как временное покидание суши, приуроченное к периодам наиболее неблагоприятных условий наземной среды. Показательно, что в периоды покоя агглютинируют хлоропласты, нет фотосинтеза и экспорта фотосинтатов, соответственно временно не формируются эндоплазматическая сеть, плазмодесмы, вакуом, флоэма. Новый сезон начинается с добления хлоропластов, активации фотосинтеза, вслед за этим сетевые структуры, распределяющие фотосинтаты, формируются вновь. Периодичность функционирования растений выражена предельно четко сезонным ритмом формирования структур распределительных сетей, и, в конечном счете, годичными кольцами флоэмы и ксилемы.

Двудольные травы неогеновой генерации. Еще один пример редукции наземного растительного покрова связан с переходом от теплой «оранжерейной» биосферы палеогена к холодной «ледниковой» неогена. Он ознаменован сменой лесных сообществ травяными на половине территорий континентов (Bredencamp et al., 2002; Morley, 2007). **Первым показателем** дискомфорта суши для растений стали сезонная вегетация и увод многолетних органов под землю. Далее последовал отказ от эндоплазматического распределения фотосинтатов в ходе вегетационного сезона. Экспериментально показано, что понижение температуры и водный дефицит ведут к изменению пластичности цитоскелета и снижению ритма пульсации плазмодесм (Gamalei et al., 1994). Элиминация плазмодесм начинается с наиболее чувствительных к холоду тканей листа (транспирация вызывает дополнительное охлаждение листьев). Непроходимость эндоплазматиче-

ского канала в плазмодесмах становится причиной избыточного накопления сахаров и осмотического давления в вакуолях клеток мезофилла. Проблемы с оттоком фотосинтатов вызывают повышение уровня их плоидности. Тонoplast теряет способность быть барьером для сахаров. Их выход в апопласт знаменует переход на апопластную загрузку флоэмы. Это легко диагностируется и по величине ядерного генома (содержанию ДНК в нем) и по появлению апопластных лабиринтов в спутниках ситовидных элементов (их модификации в «transfer cells»: Gunning, Pate, 1969). Передвижение сахаров по апопласту ассоциируется с большими энергетическими потерями на трансмембранный их перенос (Гамалей, 2004). Но этот вариант распределения сахаров более свободен от влияния холода, водного и минерального дефицита. Для трав, обитающих именно в таких условиях, это выход (вероятно единственно возможный). Энергетические проблемы, вызванные фрагментацией эндоплазматического пищеварительного тракта, привели к редукции клеточных систем и биоморф сосудистых растений (Gamalei, 2010). Их дальнейшую историю следовало бы именовать постсосудистой (Гамалей, Шереметьев, 2010).

Рост содержания ДНК в ядерном геноме может рассматриваться в качестве одной из вынужденных антистрессовых стратегий (Brochmann et al., 2004; Гамалей, Шереметьев, 2010; Schmidt-Lebuhn et al., 2010). **Цена адаптогенеза** по этому пути зависит от интенсивности климатического стресса, зависимость может быть нелинейной. На порядок больший геном и значительно более широкий экологический диапазон трав неогена относительно древесных форм палеогена не вызывают удивления. Травы и кустарники оказались менее специализированными, чем деревья. Они способны обитать в тех климатических условиях, где деревьям нет места. Если общую тенденцию климатических изменений на остывающей планете определить как ступенчатое похолодание (Veizer et al., 1999; Zachos et al., 2001), то на каждой ступени можно прогнозировать рост генома и частичный сброс структурно-функциональной специализации растений (Гамалей, Шереметьев, 2010; Gamalei, 2010).

Фрагментация транспортной системы с частичной компенсаторной заменой эндопласта апопластом ведет к травяным и кустарниковым формам аркто-альпийских и аридных зон (Brochmann et al., 2004; Шереметьев, Гамалей, 2009). Травы и кустарники неогеновой генерации могли формироваться в молодых горных системах в условиях их подъема в миоцене и затем распространяться по долинам на равнины. Травяные биомы вытеснили в неогене лесные на значительных территориях по причине большей устойчивости их представителей к холоду и водному дефициту, большей требовательности к наличию интенсивного света. Совокупность этих требований к среде вполне соответствует горным условиям формирования таксонов. Вероятность такого происхождения и экспансии трав подтверж-

дена сравнительными исследованиями их генезиса и радиации в горных системах Средней Азии, Гималаях, Альпах, Андах (Bell, Donoghue, 2005; Schmidt-Lebuhn et al., 2010; Камелин, 2010). Миоценом и плиоценом датируется появление и быстрое распространение лугово-степной растительности на месте лесной в Евразии, саванн в Африке, прерий и памп в Америке (Bredenkamp et al., 2002; Morley, 2007). Дальнейшее охлаждение или аридизация климата по этому сценарию может вести к развитию опустынивания континентов (деколонизации в буквальном смысле). Освоение суши появившимися в девоне сосудистыми растениями происходило от береговой линии вглубь континентов. Обратный процесс начинается с внутренних районов и движется к побережьям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Транспортные сети растений (канализированные водные среды их клеточной системы) – производные буферных зон симбиотического обмена. Их число соответствует числу актов симбиогенеза, имевших место в ходе эволюции таксона. В теле высших водорослей существует одна водная транспортная система – флоэма (лептом), ассоциирующаяся с выходом в море. У высших (сосудистых) растений их две – флоэма и ксилема. Последовательность возникновения: флоэма – при освоении моря в докембрии, ксилема – в ходе колонизации суши, начавшейся в девоне. Их происхождению предшествовали два симбиогенетических акта в такой же последовательности: (цианеллы + протисты → морские водоросли; водоросли + грибы → наземные сосудистые растения). Нисходящая флоэма – производная эндоплазматической сети, берущей начало от мембранной камеры хлоропластов (цианелл). Восходящая ксилема – специализированная часть апопластной сети, набор структур которой появился в результате симбиогенеза водорослей и грибов (см. Табл. 1).

В результате симбиогенеза протистов и прохлорофитов водный поток пропущен через себя в нисходящем направлении по эндоплазматической сети, наиболее специализированная часть которой – лептом (флоэма) высших водорослей. Следствием симбиогенеза морских водорослей и грибов стало оформление у наземных сосудистых растений апопласта и ксилемы, заключивших в себя восходящий водный поток по экзоплазматическому (внешнему относительно цитоплазмы) пространству. В результате образовалась единая система циркуляции водных растворов по транспортным каналам обеих проводящих тканей.

Доказательством такого происхождения флоэмы и ксилемы сосудистых растений является факт редукции одной из транспортных систем при распаде соответствующей пары симбиотического партнерства. Изменение биоморф от древесных к травяным в холодном климате неогена сопряжено с фрагментацией эндоплазматической сети и флоэмы в резуль-

Таблица 1. Структурно-функциональные различия высших водорослей и высших растений, базирующиеся на разном числе актов симбиогенеза.

Структурно-функциональная организация	Высшие водоросли (бурые, харовые)	Высшие (сосудистые) растения (за исключением вторично-водных)
Акты симбиогенеза	Один, с развитием буферной зоны в одном направлении	Два, с развитием буферных зон во встречных направлениях
Транспортные сети	Эндопласт (pH варьирует) Доминирование ^{+}K	Нисходящий эндопласт, восходящий апопласт (pH 5.0–6.0) Доминирование ^{+}Na , ^{++}Ca
Проводящие ткани	Лептом (флоэма)	Флоэма + ксилема
Сосуды ксилемы, устьица, кутикула, транспирация	Нет	Есть
Тип роста	Монополярный	Биполярный
Минеральное питание	Всей поверхностью	Корневое питание

тате дисфункции и элиминации плазмодесм, чувствительных к понижению температуры обитания. Возврат сосудистых растений от наземного к погружено-водному обитанию сопровождается утратой грибного партнера и корневого питания, редукция апопластной сети, производных от нее трахеид и сосудов ксилемы, устьичного аппарата и кутикулы листьев, поверхность которых вновь приобретает поглощающие свойства, компенсирующие отсутствие корневого питания. Возврат сосудистых растений в водную среду сопровождается утратой всех или многих признаков, приобретенных в результате симбиогенеза с грибами. Оба направления распада симбиотических отношений сопровождаются сбросом специализации, редукцией биоморф, снижением продуктивности растительного покрова.

Способность одних организмов становиться средой обитания других, партнерства с ними, включая и элементы паразитизма – один из магистральных эволюционных путей освоения вновь образующихся и потому экстремальных ниш, расширения разнообразия форм жизни и границ антиэнтропии.

Растения колонизировали море и сушу, заселив литораль и материка, не теряя контакта с водной средой. Попытки представить происхождение наземных растений следствием одного акта симбиогенеза несостоятельны. Очевидно, что буферных зон две и направлений их развития тоже. Благодаря двум актам симбиогенеза водный поток оказался пропущенным внутри тела наземных сосудистых растений дважды, что оказалось спасительным

для них при охлаждении и аридизации климата в неогене. Адаптогенез к холоду и сухости потребовал компенсаторной взаимозаменяемости эндо- и апопласта, флоэмы и ксилемы. Примеры редукции одной из транспортных систем и компенсаторной гипертрофии другой многочисленны у трав аркто-альпийской и аридной растительности. Ими может быть проиллюстрирована история опустынивания (деколонизации) суши, начавшаяся в олигоцене и продолжающаяся в настоящее время, судя по прогрессирующему росту площади жарких, холодных и антропогенных пустынь.

Базовое значение растительного покрова для развития жизни в море и на суше диктует особую степень ответственности человека за его состояние. Именно в связи с этим возникают научные направления, разрабатывающие вопросы разнообразия биомов, их видового богатства, продуктивности, устойчивости. Общая тенденция в неогене состоит в сокращении площади сложных и продуктивных лесных сообществ и увеличении площади более устойчивых, но низкопродуктивных травяных сообществ и пустынь. Эта тенденция имеет естественную причину, связанную с изменениями климата на планете. Другая ее составляющая – прогрессирующая безответственность человечества.

Возвращаясь к началу статьи, естественно задаться вопросом, повторима ли в принципе история сосудистых растений, столь долго (более 1 млрд. лет) и жестко привязанная к эволюции климата, гидрологии и геоморфологии? В таком же точно виде нет. Сколь позитивны иные сценарии для сохранения и развития разнообразия форм жизни? Запретов на эндосимбиогенезы как будто нет, и их участники никуда пока не исчезли.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» и гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00834).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гамалей Ю.В.* 1972. Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л.: Наука. 144 с.
- Гамалей Ю.В.* 1994. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура, функции. СПб.: Наука. 80 с.
- Гамалей Ю.В.* 1997а. Происхождение и локализация органелл растений // Физиология растений. Т. 44. № 1. С. 115–137.
- Гамалей Ю.В.* 1997б. Надклеточная организация растений // Физиология растений. Т. 44. № 6. С. 819–844.
- Гамалей Ю.В.* 2004. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 422 с.
- Гамалей Ю.В.* 2009. Природа пищевого тракта сосудистых растений // Цитология. Т. 51. № 5. С. 375–387.

- Гамалей Ю.В., Пахомова М.В.* 2002. Электронно-микроскопические свидетельства вакуолярной природы флоэмного экссудата // Физиология растений. Т. 49. № 2. С. 181–193.
- Гамалей Ю.В., Шереметьев С.Н.* 2010. Филогения биоморф двудольных в кайнозое // Бот. журн. Т. 95. № 6. С. 777–800.
- Генкель П.А., Окнина Е.З., Баканова Л.В.* 1965. Физиология состояния покоя у растений // Бот. журн. Т. 53. № 8. С. 1063–1068.
- Горикова Т.А.* 2007. Растительная клеточная стенка как динамическая система. М.: Наука. 430 с.
- Дьяков Ю.Т.* 2003. Грибы и растения // Природа. № 5. С. 73–78.
- Камелин Р.В.* 2010. Ореокриофитные элементы флоры горной Средней Азии // Бот. журн. Т. 95. № 6. С. 730–757.
- Каратыгин И.В.* 1993. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат. 116 с.
- Козо-Полянский В.М.* 1924. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Л., М.: Пучина. 147 с.
- Мережковский К.С.* 1909. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса и нового учения о происхождении организмов. Казань. 102 с.
- Милашвили Т.Р., Гамалей Ю.В.* 1985. Особенности пластидного аппарата подводных и надводных листьев двух видов водного лютика // Цитология. Т. 27. № 5. С. 511–518.
- Мокроносов А.Т.* 1981. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука. 196 с.
- Пиневиц А.В.* 2007. Микробиология. Биология прокариотов. СПб.: Изд-во СПбГУ. Т. 2. 331 с.
- Пиневиц А.В., Аверина С.Г.* 2002. Оксигенная фототрофия. СПб.: Изд-во СПбГУ. 250 с.
- Розанов А.Ю.* 2010. Когда появилась жизнь на Земле? // Вестник РАН. Т. 80. № 5–6. С. 533–541.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А.* 2009. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. СПб.: Изд-во СПбГУ. 210 с.
- Фаминцын А.С.* 1907. О роли симбиоза в эволюции организмов // Тр. Имп. Акад. наук., физ.-мат. отд. Т. 20. С. 3–35.
- Чернов И.Ю., Марфенина О.Е.* 2010. Адаптивные стратегии грибов в связи с освоением наземных местообитаний / В сб.: Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Гео-биологические системы в прошлом. М.: ПИН РАН. С. 95–111.
- Шереметьев С.Н., Гамалей Ю.В.* 2009. Тренды экологической эволюции трав // Журн. общ. биол. Т. 70. № 5. С. 435–459.
- Alfonso Y.B., Cantrill L., Jackson D.* 2006. Plasmodesmata: cell-cell channels in plants / In: Cell-cell channels. F. Baluska, D. Volkman, P.W. Barlow (eds). New York: Springer. P. 101–112.
- Arimura S.-I., Hirai A., Tsutsumi N.* 2001. Numerous and highly developed tubular projections from plastids observed in tobacco epidermal cells // Plant Sci. V. 169. P. 449–454.

- Bago B., Pfeffer Ph.E., Shachar-Hill Ya.* 2000. Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas // *Plant. Physiol.* V. 124. P. 949–957.
- Barnabas A.D., Butler V., Steinke T.D.* 1977. *Zostera capensis* Setchell. I. Observations on the fine structure of the leaf epidermis // *Z. Pflansenphysiol.* Bd 85. S. 417–427.
- Bell C.D., Donoghue M.J.* 2005. Phylogeny and biogeography of Valerianaceae (Dipsacales) with special reference to the South American valerians // *Organisms, Diversity a. Evolution.* V. 5. P. 147–159.
- Blackman L.M., Overall R.L.* 2001. Structure and function of plasmodesmata // *Austral. J. Plant Physiol.* V. 28. P. 709–727.
- Bredencamp G.J., Spada F., Kazmierczak E.* 2002. On the origin of northern and southern hemisphere grasslands // *Plant Ecology.* V. 163. № 2. P. 209–229.
- Brochmann C., Brysting A.K., Alsos I.G. et al.* 2004. Polyploidy in arctic plants // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 82. P. 521–536.
- Francis R., Read D.J.* 1984. Direct transfer of carbon between plants connected by vesicular-arbuscular mycorrhizal mycelium // *Nature.* V. 307. P. 53–56.
- Gamalei Yu.V.* 2010. Evolution of cell systems and plant life forms // *Paleontol. J.* V. 44. № 12. C. 1540–1551.
- Gamalei Yu.V., van Bel A.J.E., Pakhomova M.V., Sjutkina A.V.* 1994. Effects of temperature on the conformation of the ER and on starch accumulation in leaves with symplastic minor-vein configuration // *Planta.* V. 194. P. 443–453.
- Gray J.C., Hibberd J.M., Linley P.J., Uijtewaal B.* 1999. GFP movement between chloroplasts // *Nature Biotech.* V. 17. P. 1146.
- Gray J.C., Sullivan J.A., Hibberd J.M., Hansen M.R.* 2001. Stromules: mobile protrusions and interconnections between plastids // *Plant Biol.* V. 3. P. 223–233.
- Gunning B.E.S., Pate J.S.* 1969. “Transfer cells”. Plant cells with wall ingrowth, specialized in relation to short distance transport of solutes – their occurrence, structure, and development // *Protoplasma.* V. 68. P. 107–133.
- Hall J.L., Williams L.E.* 2000. Assimilate transport and partitioning in fungal biotrophic interactions // *Austral. J. Plant Physiol.* V. 27. P. 549–560.
- Hortensteiner S., Martinoia E., Amrhein N.* 1994. Factors affecting the re-formation of vacuoles in vacuolated protoplasts and the expression of the two vacuolar proton pumps // *Planta.* V. 192. P. 395–403.
- Keeling P.* 2004. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts // *Amer. J. Bot.* V. 91. P. 1481–1493.
- Köhler R.H., Cao J., Zipler W.P. et al.* 1997. Exchange of protein molecules through connections between higher plant plastids // *Science.* V. 276. P. 2039–2042.
- Kwok E., Hanson M.R.* 2003. Microfilaments and microtubulas control the morphology and movement of non-green plastids and stromules in *Nicotiana tabacum* // *Plant J.* V. 35. P. 16–26.
- Kwok E., Hanson M.R.* 2004. Plastids and stromules interact with the nucleus and cell membrane in vascular plants // *Plant Cell Rep.* V. 23. P. 188–195.

- Marchant H.J.* 1976. Plasmodesmata in algae / In: Intercellular communication in plants: studies on plasmodesmata. B.E.S. Gunning, A.W. Robards (eds). Berlin: Springer. P. 59–80.
- Margulis L.* 1981. Symbiosis in cell evolution. San Francisco: Freeman. 328 p.
- Margulis L.* 2004. Serial endosymbiotic theory (SET) and composite individuality. Transition from bacterial to eukaryotic genomes // *Microbiol. Today*. V. 31. P. 172–174.
- Morley R.J.* 2007. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforests / In: Tropical rainforest responses to climate change. M.B. Bush, J.R. Flenley (eds). Berlin: Springer. P. 1–31.
- Müller J., Dulieu H.* 1998. Enhanced growth of non-photosynthesizing tobacco mutants in the presence of a mycorrhizal inoculum // *J. Exper. Bot.* V. 49. P. 707–711.
- Natesan S.K.A., Sullivan J.A., Gray J.C.* 2005. Stromules: a characteristic cell-specific feature of plastid morphology // *J. Exper. Bot.* V. 56. P. 787–797.
- Newell J.M., Leigh R.A., Hall J.L.* 1998. Vacuole development in cultured evacuated oat mesophyll protoplasts // *J. Exper. Bot.* V. 49. P. 817–827.
- Newman E.I.* 1988. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance // *Adv. Ecol. Res.* V. 18. P. 243–270.
- Radford J.E., White R.G.* 1998. Localization of a myosin-like protein to plasmodesmata // *Plant J.* V. 14. P. 743–750.
- Samaj J., Read N.D., Volkmann D.* et al. 2005. The endocytic network in plants // *Trends Cell Biol.* V. 15. P. 425–433.
- Schmidt-Lebuhn A.N., Fuchs J., Hertel D.* et al. 2010. An Andean radiation: polyploidy in the tree genus *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae) // *Plant Biology*. V. 12. P. 917–926.
- Schmitz K.* 1990. Algae / In: Sieve elements. H.-D. Behnke, R.D. Sjolund (eds). Berlin: Springer. P. 1–18.
- Schulze E.-D.* 1986. Whole-plant responses to drought // *Austral. J. Plant Physiol.* V. 13. P. 127–141.
- Simard S.W., Perry D.A., Jones M.D.* et al. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field // *Nature*. V. 388. P. 579–582.
- Smith S.E., Read D.J.* 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. London: Acad. Press.
- van Bel A.J.E., Knoblauch M.* 2000. Sieve element and companion cell: the story of the comatose patient and the hyperactive nurse // *Austral. J. Plant Physiol.* V. 27. № 6. P. 477–487.
- Veizer J., Ala D., Azmy K.* et al. 1999. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ evolution of Phanerozoic seawater // *Chem. Geology*. V. 161. № 1–3. P. 59–88.
- Whatley J.M.* 1992. Membranes and plastid origins / In: Origin of plastids. R.A. Lewin (ed.). Chapman & Hall. P. 78–103.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L.* et al. 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 ma to present // *Science*. V. 292. № 5517. P. 686–693.
- Zimmermann H.M., Steudle E.* 1998. Apoplastic transport across young maize roots: effects of the exodermis // *Planta*. V. 206. P. 7–19.

ДРЕВНЕЙШИЕ СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ

А.В. Брошкин, Н.В. Горденко

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

В статье обсуждаются вопросы, связанные с происхождением и ранним развитием сосудистых растений, характеризуются растительные сообщества силура – раннего девона. Рассматривается влияние наземной растительности на окружающую среду (режим эрозии и осадконакопления, почвообразование, развитие наземной биоты и т. д.). Обсуждаются основные особенности девонского угленакопления, экология и систематическая принадлежность растений-углеобразователей.

Ключевые слова: сосудистые растения, риниофитоиды, силур, ранний девон, средообразующая роль, спонгиофитовые, девонское угленакопление.

Роль сосудистых растений в формировании облика суши, какой мы знаем сейчас, сложно переоценить. При том, что эти растения не были первыми сухопутными организмами, появились непосредственно на суше и унаследовали у своих предшественников все основные приспособления к жизни на ней (такие как кутикула с устьицами, жесткие целлюлозные стенки клеток, проводящие ткани и т. д.), а также, по-видимому, и связи с обитавшими на ней к этому времени организмами, именно с их распространением связано стремительное увеличение биомассы наземных сообществ, начало их существенного влияния на окружающую среду и массового освоения суши другими организмами. Основными аспектами воздействия наземной растительности на окружающую среду являются влияние на режим континентальной эрозии и осадконакопления, почвообразование, а также развитие наземной биоты и биоты пресноводных водоемов. Часто с развитием наземной растительности связывают изменения среды планетарного уровня, а именно падение содержания углекислого газа в атмосфере в палеозое, повлекшее существенные изменения климата, вплоть до позднепа-

леозойского оледенения; экспансию сосудистых растений рассматривают также как возможную причину девонского массового вымирания (Algeo et al., 2001; Berner, 2001; Strother et al., 2010; и др.). Интенсивность влияния на окружающую среду зависит от степени развития растительного покрова, о которой можно составить представление по таким параметрам, как размеры ископаемых растений, плотность образуемых ими сообществ (наиболее ценные данные о которой происходят из местонахождений, где известны остатки растений *in situ*; для раннего девона это в первую очередь местонахождение Райни), и предполагаемые участки, занимаемые этими сообществами на суше (что в значительной степени определяется диапазоном условий, в которых могли произрастать растения). Об увеличении биомассы растительных сообществ можно судить по соответствующему увеличению количества захораниваемых остатков растений; индикатором ее значительного возрастания является появление в разрезах углей.

В данной статье рассматриваются древнейшие сосудистые растения (силур – ранний девон), образуемые ими сообщества и их влияние на окружающую среду.

Первые сосудистые растения появились предположительно в первой половине силура в недрах своеобразной группы высших наземных растений, в литературе чаще всего называемых риниофитоидами (также куксоноидами: Kenrick, Crane, 1997; Gensel, 2008; Taylor et al., 2009). Это очень мелкие, зачастую микроскопические растения с диаметром осей иногда всего сотни микрон. Оси риниофитоидов ветвились дихотомически и несли терминальные спорангии, числом больше одного («полиспорангиофиты»), на основании чего данные растения считаются более эволюционно продвинутыми, представляющими следующую ступень развития после моховидных, к которым их обычно возводят. Морфологически риниофитоиды очень разнообразны, иногда демонстрируют крайне архаические черты. Спорангии отдельных наиболее древних форм содержат криптоспоры; у некоторых таксонов не известен проводящий пучок и/или устьица (хотя это может быть связано с характером сохранности и фрагментарностью материала). У большинства риниофитоидов проводящий пучок состоит из клеток, напоминающих гидроиды моховидных; у некоторых более поздних форм – собственно, первых трахеофитов – появляются проводящие элементы с дифференцированным утолщением клеточной стенки (трахеиды). Для риниофитоидов характерно исключительное разнообразие типов спорангиев, из которых у более поздних трахеофитов остаются только два базовых типа, характеризующих две основные филогенетические линии. У риниофитоидов известны уникальные специализированные типы спорангиев, как например ветвящиеся спорангии *Norneophyton* с также ветвившейся внутренней колонкой стерильной ткани (колумеллой); спорангии некоторых *Cooksonia* имели воронковидную форму, вскрывались

разрушением или отделением дистальной стенки (Eggert, 1974; Habgood et al., 2002). Разные типы спорангиев и трахеид, характерные для различных групп древнейших трахеофитов, вероятно указывают на их независимое происхождение от разных линий риниофитоидов.

В последнее время распространилось представление, что небольшие дихотомически разветвленные спорофиты риниофитоидов и первых трахеофитов прикреплялись к таллоидным гаметофитам, как у печеночников и антоцеротовых (Gerrienne et al., 2006; Воусе, 2008; и др.). Достоверных данных, подтверждающих это предположение, нет; гаметофиты, известные у более поздних (раннедевонских) форм, все имеют осевое строение и морфологически сходны с соответствующими им спорофитами (Kerp et al., 2004; Taylor et al., 2005).

О характере сообществ и влиянии риниофитоидов и первых сосудистых растений на окружающую среду сложно судить из-за исключительной скудости данных; едва ли оно было значительным. Находки этих растений достаточно редки, что вероятно свидетельствует об ограниченном распространении (хотя возможно отчасти обусловлено их низким тафономическим потенциалом). Небольшие размеры и отсутствие у этих растений более или менее крупных подземных органов не позволяло, даже при возможной плотности образуемых ими сообществ, эффективно противостоять эрозии и влиять на почвообразование.

Экспансия растений зостерофилловой линии (зостерофилловых и древнейших плауновидных) в конце силура - начале девона дала начало новому этапу развития наземной растительности, известному как «раннедевонский» или «псилофитовый (проптеридофитовый)». Эти растения, произошедшие от одной из линий риниофитоидов предположительно в середине силура и доминирующие уже в некоторых флорах лудлова и пржидола (Австралия, Арктическая Канада и др.; Kotyk et al., 2002; Gensel, 2008), характеризуются первым базовым типом спорангия – латеральным, округлым либо почковидным, вскрывающимся дистальной щелью на две створки. За единичными исключениями, дифференциация ксилемы экзархная; проводящие пучки ранних представителей группы – зостерофилловых и древнейших плауновидных (*Baragwanathia*, *Drepanophycus* и др.) – состояли из проводящих элементов со своеобразной структурой стенки – трахеид G-типа (Hueber, 1992; Kenrick, Crane, 1997; Gensel, Berry, 2001). С этими растениями связан ряд инноваций, позволивших существенное увеличение их размеров и более эффективную адаптацию к наземным условиям. В первую очередь, это появление псевдомоноподиального типа ветвления осей и смещение спорангиев в боковое положение, что позволяло продолжение вегетативного роста после развития спороношений. У плауновидных, первых растений, достигших уровня развития птеридофитов, появляются листья, обеспечивающие значительное увеличение фотосинтетической

поверхности, впервые возникает рассечение проводящего пучка, увеличивается его объем. Уже у лудловской *Varagwanathia* оси могли достигать диаметра в три сантиметра, при том, что у остальных растений того времени их диаметр не превышал первых миллиметров. Предполагается, однако, что даже при большом диаметре осей древнейшие плауновидные не могли достигать значительной высоты, так как при относительно слабом развитии ксилемы и отсутствии наружных механических тканей (т. н. стереома) основным источником механической прочности у них оставалось тургорное давление (Speck, Vogellehner, 1994). Вероятно, наиболее важным новшеством «раннедевонской флоры», было появление у растений корней (корнеподобных органов), обнаруженных у лохковских-пражских зостерофилловых и некоторых древнейших плауновидных (Gensel et al., 2001; Hao et al., 2010). В сравнении с ризоидами более древних форм, корни обеспечивали значительно более эффективное поступление воды и питательных веществ из субстрата, а также закрепление на нем; с появлением корней существенно усилилось воздействие растений на грунт (противодействие эрозии и влияние на процессы почвообразования). Кроме растений зостерофилловой линии, «раннедевонские» сообщества первоначально включали наиболее высокоорганизованных риниофитоидов, а также сосудистые растения другой эволюционной линии – риниевых (в узком смысле, см. Kenrick, Crane, 1997) и, вероятно, произошедших от них тримерофитовых (с праги). «Раннедевонская» растительность достаточно долго сосуществовала с «силурийской», исчезающей в лохкове, предположительно изолированная от нее географически и/или экологически (см. обсуждение в работе Gensel, 2008). Растительность раннего девона реконструируют как развитый преимущественно на поймах и в дельтах рек лоскутный покров, состоящий преимущественно из отдельных моновидовых зарослей. Колонизуя новые участки, растения обычно быстро захватывали пространство с помощью несущих корни или ризоиды ризомов. Ветвясь, ризоиды нередко образовывали очень плотные переплетения — так называемый «ризомный мат», от которого вверх отходили многочисленные вертикальные оси. Такой характер роста, обычно обозначаемый как «задерновывание» («*turfing-in*»), позволял растениям того времени эффективно стабилизировать субстрат на занимаемом участке и фактически создавать на нем внутреннюю изолированную от внешних воздействий среду, удерживать контроль над его ресурсами, препятствуя проникновению туда других растений (DiMichele, Hook, 1992; Hotton et al., 2001; Greb et al., 2006; и др.).

Основная информация о наземных сообществах раннего девона происходит из уникального шотландского местонахождения Райни (прага), откуда известны остатки растений и других разнообразных наземных и пресноводных организмов (цианобактерий, водорослей, грибов, беспозвоночных), сохранившихся за счет деятельности гидротермальных источников.

Биота Райни представляет собой относительно редко встречающиеся сообщества внутренних частей суши (межгорный прогиб), отличающиеся по составу от более распространенных в геологической летописи сообществ прибрежных аллювиальных равнин и дельт (Wellman, 2004). Характер отложений местонахождения указывает на накопление осадков, вмещающих органические остатки, в пойменных частях осевой речной системы, дренирующей тектоническую впадину (подробно условия формирования толщи рассматриваются в работе Rice et al., 2002). Периферические части поймы периодически затапливались насыщенными кремнеземом водами горячих источников, обусловивших прекрасную анатомическую сохранность остатков растений, и нередко консервировавших сообщества «на корню», вместе с субстратом. Это позволяет подробно изучить строение произраставших здесь растений на разных этапах их жизненного цикла (известны такие детали, как например, ранние стадии развития гаметофита, прорастающие на гаметофитах спорофиты и т. д.; Kerp et al., 2004; Taylor et al., 2009), а также реконструировать их жизненные формы, особенности роста и характер образуемых ими сообществ.

Растительность Райни довольно архаична по сравнению с одновозрастными флорами. Здесь отсутствуют тримерофитовые; хотя большая часть высших растений представлена трахеофитами (риниевыми, зостерофилловыми и примитивными плауновидными), значительную роль играют риниофитоиды (Horneophyton, ?Aglaophyton). Произраставшие здесь растения преимущественно небольшие, с неспециализированными плагиотропными осями, поверхностными или подземными ризомами, несшими ризоиды; корни (точнее корнеподобные органы) известны только у плауновидных *Asteroxylon*. Растения обычно образовывали очень плотные моновидовые заросли за счет интенсивного вегетативного, часто клонового роста; было распространено вегетативное размножение. Имеются указания на возможное существование здесь также более сложных растительных сообществ и их сукцессионную смену (Edwards, 2004; Taylor et al., 2009; и др.). Данные по остаткам *in situ* показывают, что высшие растения Райни могли колонизовать свежие наносы, известные из данного местонахождения почвы с развитым гумусовым слоем, или ассоциировали с цианобактериальными матами (Powell et al., 2000).

Райни – источник уникальных данных о разнообразных взаимосвязях высших растений и других организмов. Большинство известных отсюда растений существовало в симбиотической связи с гломеромицетами, образующими эндомикоризы; эта ассоциация возникала уже на ранних стадиях развития гаметофитов (Taylor et al., 2009). У *Aglaophyton* описан симбиоз с нитчатými цианобактериями (Krings et al., 2009). Известны паразиты, вероятно, большей частью факультативные, грибы (от хитридиевых, паразитировавших на спорах, до высокоразвитых аскомицетов, образовывавших

перитеции в тканях *Asteroxylon*; Taylor et al., 2004) и нематоды (Poinar et al., 2008); среди членистоногих, по-видимому, встречалась фитофагия (о чем могут свидетельствовать споры, содержащиеся в копролитах, характерные повреждения растительных тканей и т. д.; Shear, Selden, 2001; Habgood et al., 2004). Более распространенным было использование в качестве пищевого ресурса отмерших частей растений, разнообразные сапротрофы известны среди грибов и членистоногих (Taylor et al., 2004; Habgood et al., 2004). Предполагается, что тригонотарбиды, иногда находимые в пустых спорангиях, использовали их как убежище (Shear, Selden, 2001). Разнообразие, высокий уровень развития и трофическая специализация известных из Райни грибов и членистоногих указывает на долгий путь их эволюции на суше, что подтверждается и более древними находками; по всей вероятности, сосудистые растения в значительной степени унаследовали взаимосвязи с этими организмами от своих предшественников (см., напр., Пономаренко, 2006; Taylor et al., 2009).

Связанный с распространением трахеофитов значительный рост биомассы наземных растительных сообществ привел к соответствующему увеличению объема растительного детрита, ферментируемого различными микроорганизмами, скапливавшегося на суше и смываемого в водоемы. Это способствовало увеличению численности и разнообразия уже населявших сушу организмов и создавало базу для массового освоения континентальных водоемов и суши новыми группами, в частности, позвоночными.

С другой стороны, накопление в водоемах значительного количества разлагающейся органики служило причиной развития в них аноксийных условий; к более широкомасштабной аноксии опосредованно приводила интенсификация почвообразования, связанная с развитием корневой растительности. Усиление химического выветривания вызывало увеличение потока вымываемых из почв питательных веществ, что вело к эвтрофикации континентальных а также, вероятно, отчасти морских водоемов, и вспышке численности фитопланктона, создававшей в них заморные условия. С усилением этих процессов в позднем девоне некоторые исследователи связывают девонское массовое вымирание (Algeo et al., 2001).

Нередко считают, что сосудистые растения раннего девона из-за несовершенства приспособлений к жизни на суше могли колонизовать лишь участки с благоприятными условиями среды; обычно растительность этого времени реконструируют как полуводную, или по крайней мере произрастающую на хорошо увлажненных субстратах по берегам внутренних водоемов (см., напр., Gensel, Andrews, 1984; Algeo et al., 2001; Greb et al., 2006).

На существование в это время растительности также в засушливых местообитаниях указывают остатки подземных органов неидентифицированных растений, встречаемые в палеопочвах, формировавшихся в условиях недостатка воды (Hotton et al., 2001; Driese, Mora, 2001; Hillier et al.,

2008). О том, какие именно растения произрастали в этих условиях, можно судить по находкам из нижнего девона Хакасии (Уйбатское местонахождение), где сопоставление остатков *in situ* с ассоциирующими субавтонными остатками растений позволило установить их систематическую принадлежность. Разрез Уйбатского местонахождения представляет собой мощную, несколько сотен метров, континентальную красноцветную толщу предположительно пражского – эмского возраста, накапливавшуюся преимущественно в дистальных частях аллювиальных конусов выноса у подножия вулканических сооружений в формирующемся Минусинском прогибе. Характер отложений, в частности, встреченные здесь палеопочвы, указывает на образование осадков в условиях семиаридного климата; красноцветные почвы с карбонатами (кальцит), развитыми в основном по остаткам подземных органов растений, и выраженными признаками слитизации свидетельствуют об их формировании в засушливых условиях, с чередованием сухих и влажных периодов. Растения, остатки которых найдены *in situ* в палеопочвах и смежных с ними слоях, росли в условиях с ярко выраженным (предположительно сезонным) недостатком воды; растительный покров был развит спорадически, очевидно тяготел к наиболее обводненным участкам поверхности. Судя по автохтонным остаткам, характер образуемых растениями сообществ здесь принципиально не отличался от характера одновозрастных сообществ влажных местообитаний; в засушливых условиях они были способны накапливать значительную биомассу, о чем свидетельствует, в частности, наличие в разрезе местонахождения линз угля (см. ниже). Таксономически состав растений, встреченных в местонахождении, близок одновозрастным флорам региона; в количественном отношении здесь резко доминируют зостерофилловые (Броушкин, Горденко, 2010; Броушкин, Горденко, в печати).

Другим важнейшим неблагоприятным фактором для наземных растений является воздействие засоления и соленых морских вод. Остатки древнейших наземных растений часто находят в прибрежно-морских отложениях; подземные части растений раннего девона известны в палеопочвах таких местообитаний, как например, дистальные части речных дельт приливного типа, растительность которых нередко подвергается воздействию соленых или солоноватых приливных вод. В то же время, не раз отмечалось, что точно установить наличие/отсутствие такого воздействия в подобных фациях удается очень редко, и для древнейших наземных растений никаких определенных данных на этот счет пока нет (см. Hotton et al., 2001; Allen, Gastaldo, 2006). Известно, что физиологически засоление, особенно почвенное, крайне неблагоприятно для наземных растений. Оно могло оказаться губительным для растений, которые только начинали осваивать наземную среду, так как в условиях засоления одновременно с иссушающим воздействием атмосферного воздуха и прямой солнечной радиации

они столкнулись бы также с воздействием гипертонических почвенных растворов, препятствующих получению из субстрата воды и необходимых питательных веществ. В частности, это свидетельствует против предположения о выходе растений на сушу непосредственно из морских водоемов. У растений раннего девона не известны какие-либо структуры, позволяющие адаптироваться к засолению; также очень немногие из современных высших споровых растений способны его переносить. На основании всего этого обычно предполагают, что древнейшие растения не были способны выдерживать засоление, и обитали только в местообитаниях, снабжаемых пресной водой (Hotton et al., 2001; Greb et al., 2006; и др.).

Распространено представление о том, что характер эрозии и осадконакопления в силуре – раннем девоне принципиально отличался от современного. Считается, что на суше в то время преобладал плащевой сток, отсутствовали настоящие реки; не было постоянных внутренних водоемов; за счет высоких темпов эрозии поверхность континентов была очень выровненной и могла заливаться приливными водами на многие километры; и т. д. Данные седиментологии это не подтверждают. В досконально изученных разрезах континента Древнего красного песчаника известны отложения, соответствующие всем существующим обстановкам континентального осадконакопления – аллювиальным конусам предгорий, озерам, рекам с ветвящимися руслами, меандрирующим рекам, дельтам (краткая характеристика приводится в работе Селли, 1989; см. также *New perspectives...*, 2000; Barclay et al., 2005; статьи, посвященные рассмотрению частных вопросов, регулярно публикуются в таких изданиях как *Sedimentary Geology*, *Journal of the Geological Society (London)*, *Journal of Sedimentary Research* и др.).

Растительный покров оказывает значительное влияние на режим выветривания, эрозии, осадконакопления и почвообразование через закрепление субстрата, повышение его водопроницаемости, влияние на химический и механический состав, стабилизацию зеркала грунтовых вод, и т. д. Это подтверждается изучением современных ландшафтов, моделированием обстановок осадконакопления и свидетельствами геологической летописи, в которой отмечаются общие изменения характера седиментогенеза; изменения, более или менее синхронные со становлением наземной растительности в палеозое, иногда непосредственно с ним связывают (Davies, Gibling, 2010; Davies et al., 2011). Стабилизирующая роль хорошо развитого наземного растительного покрова несомненно очень велика, в то же время при слабом развитии раннедевонской растительности, на первое место очевидно выходили другие стабилизирующие факторы, роль которых часто недооценивается. В частности, предполагается, что в отсутствие развитого, регулирующего сток и противодействующего эрозии растительного покрова водные потоки обычно растекаются по поверхности, не образуя стабильных русел (**sheet-braided style**); их отложения представляют собой мно-



Рис. 1. Отложения небольшого русла из толщи Уйбатского местонахождения; видны прорезанные руслом горизонтально залегающие слои пойменных отложений (справа) и заполняющая русло серия латеральной аккреции.

гочисленные надстраивающиеся плащевые тела песчаников значительной латеральной протяженности, небольшой мощности, со следами незначительной эрозии в подошве. Отложения потоков в толще Уйбатского местонахождения имеют совершенно иной характер: это песчаные заполнения изолированных русел, небольшой латеральной протяженности, рассредоточенные в толще тонкозернистых пойменных осадков, которые они прорезают; в заполнениях русел иногда хорошо выражены серии латеральной аккреции (рис. 1). Как было отмечено выше, растительность была развита здесь спорадически, и, очевидно, не могла существенно влиять на общий режим осадконакопления; характер потоков в данном случае определялся другими факторами, такими как связность преобладающих тонкозернистых осадков, обуславливающая высокую устойчивость берегов к эрозии, градиент уклона и значительная скорость осадконакопления. Характер речных систем не обязательно определяется развитием растительного покрова. Показательно, что даже меандрирующие потоки, в формировании которых роль растительности особо подчеркивается, известны в обстановках, где последняя полностью отсутствует (например, илистые отмели приливно-отливной зоны); хорошо развитые меандрирующие русла видны на изображениях поверхности Марса и Титана (Davies, Gibling, 2010).

С распространением в раннем девоне корневой растительности связано существенное усиление процессов почвообразования; на протяжении девона – раннего карбона фиксируется увеличение зрелости и разнообразия типов почв, рост содержания в них органического вещества (Retallack, 2001). Накопление гумусовых веществ, по-видимому, происходило в почвах и до появления высших растений (Заварзина, 2010); предполагается, что древнейшие почвы сыграли важную роль в террастриализации растений. В то же время вероятно, что у наземных растений рано появляется способность колонизовать свежие наносы, так как в аллювиальных местообитаниях, в которых преимущественно была развита древнейшая растительность, почвы (особенно их верхние обогащенные гумусом горизонты) достаточно эфемерны из-за постоянной эрозии потоками паводков и надстраивания новыми наносами. Имеются многочисленные свидетельства колонизации растениями раннего девона непретерформированных осадков. Наиболее интересны в этом отношении данные из Райни, где многочисленные надстраивающиеся горизонты пойменных осадков и отложений гидротермальных источников несут свидетельства их повторной колонизации растениями; роль растений-пионеров обычно играли *Rhynia* (на свежих речных наносах) и *Horneophyton* (на кремнистых туфах источников) (Powell et al., 2000). Среди более поздних девонских растений известны примеры прорастания сквозь толщу осадка и восстановления покрова на новой поверхности (Elick et al., 1998).

На значительное увеличение биомассы растительных сообществ суши в конце раннего девона указывает появление в разрезах первых углей, сложенных остатками наземных растений. Угли так называемой «девонской эпохи углеобразования» широко распространены в нижне-среднедевонских отложениях разных регионов мира; большей частью это тонкие линзы, хотя известны пласты мощностью до нескольких метров (Han, 1989; Volkova, 1994; и др.). Среди углей этого возраста наиболее распространена специфическая разновидность кутикуловых липтобиолитов – барзасситы (получившая название по Барзасскому месторождению Кузбасса, где угли этого типа образуют пласты мощностью до 3 м). Барзасситы представляют собой массовые скопления остатков проблематичных растений с очень толстой кутикулой, иногда объединяемых в формальную группу *Spongiophytales*. Природа этих растений является предметом острой дискуссии палеоботаников; разные исследователи относят их к водорослям, трахеофитам, своеобразным несосудистым растениям и т. д. (Broushkin, Gordenko, 2009).

Одни из древнейших барзасситов известны из Уйбатского местонахождения, где они образуют тонкие (до 15 см) линзы, приуроченные к маломощным сероцветным прослоям в общей красноцветной толще (см. выше; Броушкин, Горденко, 2010). Угли данного местонахождения очень

важны для реконструкции условий произрастания и понимания природы девонских растений с толстой кутикулой. Континентальный генезис толщи Уйбатского местонахождения, без каких-либо признаков морского влияния, и климатические условия ее формирования не согласуются с классическими представлениями о приуроченности девонских углей к морским побережьям в зонах гумидного климата (Наливкин, Слатвинская, 1962, и др.). По-видимому, в сходных условиях образовывались также угли близко расположенного примерно одновозрастного местонахождения Чазы-Койза и живетского Дрокинского местонахождения окрестностей Красноярска (Краснов, 2007; Ананьев, Захарова, 1988). По всей видимости, климатические условия не были ограничительным фактором распространения спонгиофитовых, так как толстая кутикула позволяла им переносить засушливые периоды. Что касается морского влияния, достоверных данных об образовании барзасситов на морских побережьях нет. Напротив, характер вмещающих отложений в большинстве местонахождений этих углей указывает на их континентальный генезис; именно поэтому, из-за отсутствия в разрезах слоев с морской фауной, точный возраст местонахождений барзасситов известен лишь в редких случаях. Чаще всего данные угли приурочены к аллювиальным отложениям, иногда встречаясь непосредственно в русловых фациях. Наряду с особенностями растений-углеобразователей, указывающими на стрессовые условия существования, это позволяет предположить, что данные растения были обитателями пересыхающих болот на поймах и в дельтовых частях рек, где могли образовывать обширные заросли.

Угли Уйбатского местонахождения образует *Nadlerella* (названная в честь Ю.С. Надлера, которому принадлежит важный вклад в изучение барзасситов; *in pper.*). **Это растение – первое из спонгиофитовых, для которого удалось установить точное систематическое положение.** Латеральные дисковидные спорангии, вскрывающиеся дистальной щелью на две створки и проводящий пучок, состоящий из трахеид G-типа, определенно указывают на принадлежность этого растения зостерофилловым (Броушкин, Горденко, 2009; Броушкин, Горденко, 2010). Систематическое положение остальных растений группы менее определено, но в настоящее время с уверенностью можно говорить об их принадлежности (возможно, за исключением *Spongiophyton*) к **трахеофитам.** Об этом свидетельствует наличие у них проводящих пучков, состоящих из трахеид, а также устьиц (ссылки см. в статье **Broushkin, Gordenko, 2009**). **Отсутствие сведений** о спороношениях большинства данных растений может быть связано с резким преобладанием у них вегетативного роста, что известно также у некоторых других девонских растений (имеются, например, местонахождения с массовыми скоплениями осей зостерофилловых, в которых фертильные остатки отсутствуют); иногда это связывают с доминирова-

нием вегетативной фазы роста у пациентов (Hotton et al., 2001). Спорангии спонгиофитовых могли также опадать после рассеивания спор, что отмечается у некоторых риниевых и зостерофилловых (Schultka, Nass, 1997; Gerrienne, 1988). Внутри кутикулярных чехлов спонгиофитовых часто находят разнообразные споры, занесенные туда после деградации тканей осей; такие «внутренние споры» обычны для остатков растений с неустойчивыми к разложению внутренними тканями (например, для остатков плауновидных). По уровню развития спонгиофитовые относятся к проптеридофитам, являясь таким образом типичными представителями «раннедевонской флоры»; достаточно вероятно их принадлежность к разным эволюционным линиям сосудистых растений, объединяющие группу признаки, по-видимому, обусловлены адаптацией к сходным условиям обитания.

Отдельно следует остановиться на *Schuguria*, одном из наиболее поздних представителей группы, растении-углеобразователе, широко распространенном на территории Восточно-Европейской платформы в живетское время, как на вызывающем наибольшие разногласия. Краеугольным камнем интерпретации систематического положения этого растения стали своеобразные эпидермальные структуры, рассматриваемые разными авторами как специфические репродуктивные органы, устья или образования, сходные с чечевичками (Ищенко, Ищенко, 1981; Снигиревская, 1993; Гоманьков и др., 2004; Krassilov, 2003; и др.). Авторами совместно с М.В. Ремизовой было проведено комплексное изучение этих структур на материале хорошей сохранности. Сопоставление данных, полученных по серийным срезам на микротоме и результатов изучения немацерированных и мацерированных экземпляров с помощью сканирующего электронного микроскопа, позволило реконструировать морфологию этих образований и подтвердить, что это устья (Broushkin et al., 2010; рис. 2, 3а). Устья *Schuguria* по морфологии и размерам сходны с устьями некоторых других девонских растений, например, *Rhynia* (Edwards et al., 1998; рис. 3б). Массивная кутинизация наружных частей апертурных стенок замыкающих клеток и околоапертурных гребней, вместе образующих структуру, известную как «капсула» (Ищенко, Ищенко, 1981), не сохраняющиеся при мацерации (по-видимому, слабо кутинизированные) общие стенки замыкающих клеток и часто развитые вокруг устьиц скопления изометричных клеток обуславливают необычный облик устьиц *Schuguria* на мацерированных экземплярах. Трахеиды проводящего пучка *Schuguria* впервые были изображены А.В. Гоманьковым с соавторами (2004). Сам проводящий пучок был известен раньше (Ищенко, Ищенко, 1981), но поры стенок трахеид не были видны, стенки выглядели гладкими (что часто наблюдается на углефицированном материале плохой сохранности). В нашей коллекции есть экземпляры *Schuguria* с хорошо сохранившимся про-

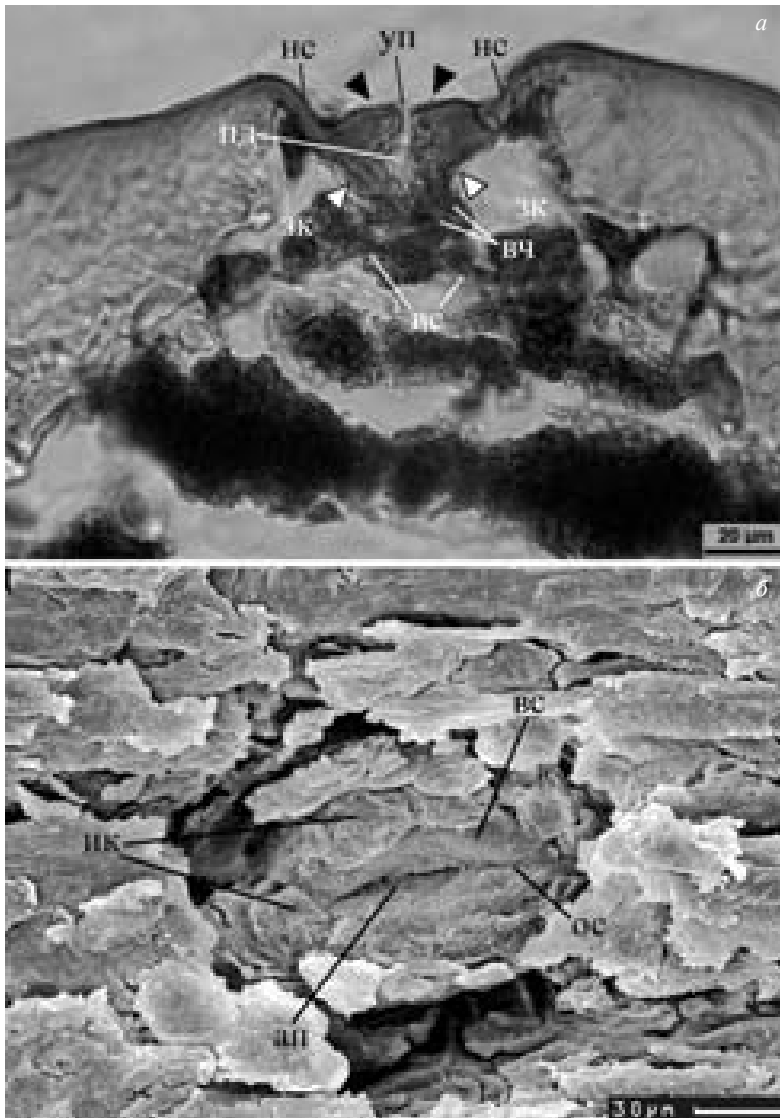


Рис. 2. Устьица Schuguria: *а* – поперечный срез (немацерированный экземпляр); обрамляющие передний дворик устьица сильно кутинизированные околоапертурные гребни (показаны черными стрелками) и внешние части апертурных стенок (контурные стрелки) образуют «капсулу»; относительно слабо кутинизированные внутренние части апертурных стенок смяты; СМ; Воронежская область, Павловский (Шкурлатовский) карьер, средний девон (живет); *б* – сохранившееся в объеме устьице, немацерированный экземпляр, вид со стороны подустьичной полости; поверхность внутренних периклиальных стенок замыкающих клеток частично закрыта примыкающими к ним изометричными клетками; хорошо видно положение общей стенки замыкающих клеток, СЭМ; Курская область, Михайловский карьер, средний девон (живет). Условные обозначения: ап – апертура; вс – внутренние периклиальные стенки замыкающих клеток; вч – внутренние части апертурных стенок; зк – замыкающие клетки; ик – изометричные клетки; нс – наружные периклиальные стенки замыкающих клеток («мембрана»); ос – общая стенка замыкающих клеток; пд – передний дворик; уп – устьичная пора.

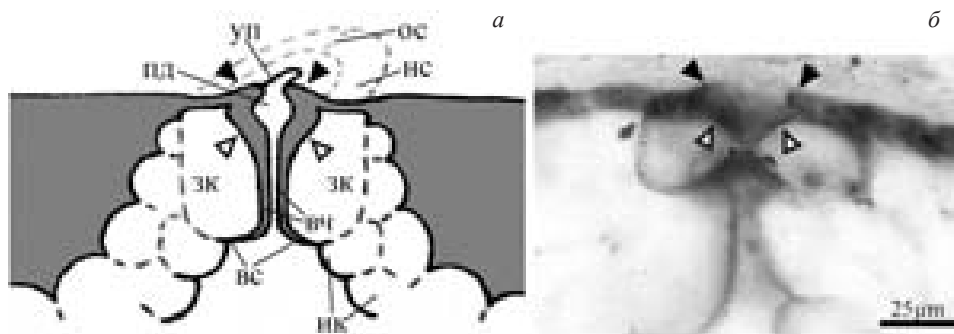


Рис. 3. *a* – *Schuguria*, реконструкция устьица (кутинизированные части закрашены); *б* – *Rhynia*, поперечный срез устьица (Edwards et al., 1998). Условные обозначения те же, что на рис. 2.

водящим пучком, на которых видно, что он состоял из трахеид эволюционно продвинутого типа, с лестничными окаймленными порами (рис. 4).

Наименее изученное растение группы – *Spongiophyton*, у которого из-за плохой сохранности материала не известны ни внутренние ткани, ни детали эпидермального строения; на месте предполагаемых устьиц *Spongiophyton* остаются только отверстия, что характерно и для плохо сохра-

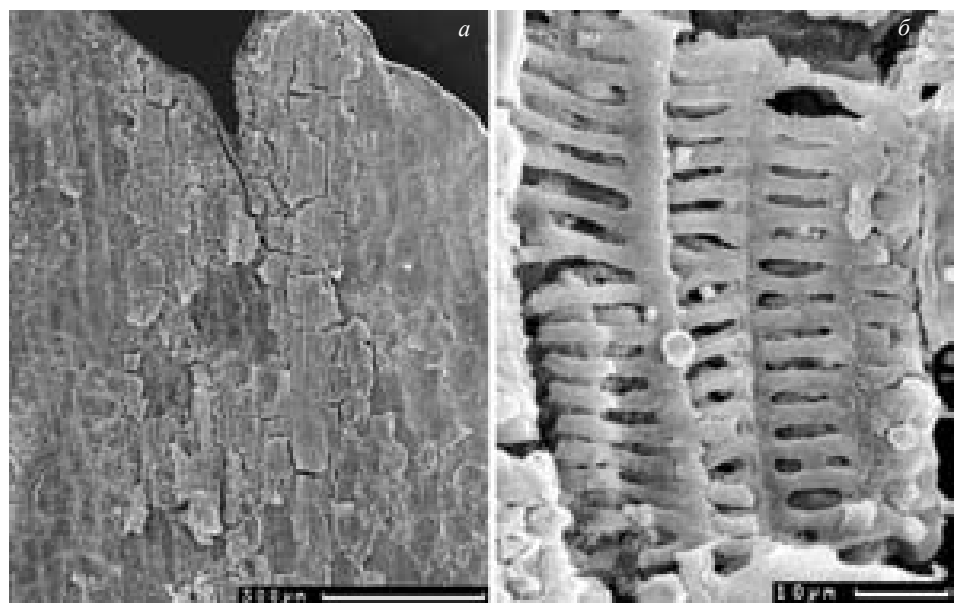


Рис. 4. Проводящий пучок *Schuguria*, СЭМ: *a* – общий вид; *б* – деталь, трахеиды с лестничными окаймленными порами. Курская область, Михайловский карьер, средний девон (живет).

нившихся экземпляров других девонских растений с толстой кутикулой, например, *Schuguria* и *Nadlerella*. В последнее время широко распространено представление о принадлежности *Spongiophyton* к лишайникам, основанное на кратком отчете об остатках из девона Канады, у которых внутри кутикулярного покрова было обнаружено сплетение гиф. Данный материал не был опубликован, и никаких убедительных доказательств лишайниковой природы *Spongiophyton* на данный момент нет (Fletcher et al., 2004; Broushkin, Gordenko, 2009). Ряд косвенных указаний свидетельствует о вероятной близости *Spongiophyton* к остальным девонским растениям с толстой кутикулой. Основным аргументом против его принадлежности к лишайникам является наличие отчетливого клеточного узора на внутренней поверхности кутикулы; форма сохранности *Spongiophyton* аналогична форме сохранности остальных растений группы, но до сих пор не встречена ни у одного ископаемого лишайника. Следы жизнедеятельности грибов, часто наблюдаемые на кутикулярном покрове *Spongiophyton*, сходны с таковыми на кутикуле *Istchenkophyton*, другого представителя группы, принадлежность которого к трахеофитам не вызывает сомнений, и также могут принадлежать сапротрофным или паразитическим грибам (Broushkin, Gordenko, 2009). По мнению авторов, вероятнее всего, *Spongiophyton*, как и остальные девонские растения с толстой кутикулой, принадлежит к трахеофитам, однако на данный момент состояние изученности данного растения не позволяет делать выводы о его природе.

В конце раннего девона произошла диверсификация сосудистых растений с вторым базовым типом спорангия – веретенновидным, с латеральным вскрыванием, который впоследствии дал все огромное разнообразие эу- и лептоспорангиев птеридофитов (за исключением плауновидных), а также преобразовался в нуцеллус у семенных растений (Hueber, 1992; Kenrick, Crane, 1997; и др.). Массовая экспансия птеридофитов – дериватов тримерофитовых (псевдоспорохновых, анеурофитовых прогимноспермов, древнейших папоротников и т. д.) в позднем эмсе привела к существенной перестройке растительных сообществ и ознаменовала начало так называемого «среднедевонского» этапа развития наземной флоры.

Главной инновацией данного этапа было появление у растений вторичных тканей – роста осей в ширину, позволившее многократное увеличение их размеров. В среднем девоне в обеих филогенетических линиях сосудистых растений появляются древовидные формы; распространение первых лесных сообществ приводит к резкому усилению влияния наземной растительности на окружающую среду, именно с ним обычно связывают ее глобальные изменения (Algeo et al., 2001; Berner, 2001).

Несмотря на распространение более высоко развитых растений, «раннедевонская растительность» достаточно долго не утрачивает своего значения, сохраняясь, по-видимому, преимущественно в местообитаниях с отно-

сительно неблагоприятными условиями среды. В среднем девоне известны флоры, в которых доминируют проптеридофиты; спонгиофитовые сохраняют роль ведущих растений-углеобразователей до конца живета. Постепенное вымирание растений «раннедевонской флоры» происходит в позднем девоне на фоне общего обеднения состава наземной растительности, и вероятно связано с повсеместным распространением археоптерисовых лесов.

Авторы выражают признательность Ю.С. Надлеру (Геологический музей г. Новокузнецка) за предоставленный материал и консультации по углям Барзасского месторождения, В.И. Краснову (СНИИГГиМС) за обсуждение вопросов геологии девонских отложений Минусинской котловины, М.В. Ремизовой (МГУ) за изготовление тонких срезов устьиц *Schuguria* и Д.А. Мамонтову (МГУ) за помощь при сборе материала из Уйбатского местонахождения. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» и гранта РФФИ, № 09-04-01213-а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьев А.Р., Захарова Т.В.* 1988. Дрокинское местонахождение девонских растений в окрестностях г. Красноярска и его значение для стратиграфии континентальных красноцветных отложений девона Сибири // *Материалы по палеонтологии и стратиграфии Западной Сибири*. Томск. С. 3–9.
- Броушкин А.В., Горденко Н.В.* 2009. Новое растение с толстой кутикулой из девона Минусинской котловины // *Палеострат-2009*. М., С. 7–8.
- Броушкин А.В., Горденко Н.В.* 2010. Опыт реконструкции сообществ древнейших растений-углеобразователей на примере Уйбатского местонахождения (нижний девон Минусинской котловины) // *Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы*. М., ПИН РАН. С. 112–119.
- Броушкин А.В., Горденко Н.В.* Древнейшие сосудистые растения засушливых местообитаний: пример из нижнего девона Минусинской котловины // *Доклады Академии наук* (в печати).
- Гоманьков А.В., Космакова А.В., Леонов М.В.* 2004. Новые данные о морфологии девонских растений рода *Orestovia* // *Топорковские чтения. Вып. VI. Казахстан, Рудный*. С. 229–240.
- Заварзина А.Г.* 2010. Реконструкция возникновения палеопочв на основе современных процессов гумусообразования // *Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы*. М., ПИН РАН. С. 36–75.
- Ищенко Т.А., Ищенко А.А.* 1981. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. Киев, Наукова думка. 112 с.
- Краснов В.И.* 2007. Проблемы теории стратиграфии, средний палеозой Сибири: избранные труды. Новосибирск, СНИИГГиМС. 478 с.

- Наливкин Д.В., Слатвинская Е.А.* 1962. Краткие выводы по девонскому угленакоплению. Атлас карт угленакопления на территории СССР. Объяснительная записка. М.-Л., изд-во АН СССР. С. 44–46.
- Пономаренко А.Г.* 2006. Эволюция фитофагии. В кн.: Эволюция биосферы и биоразнообразие. 4. Палеоэкология и эволюция сообществ. М., ПИН. С. 257–270.
- Селли Р.Ч.* 1989. Древние обстановки осадконакопления. М., Недра. 294 с.
- Снигиревская Н.С.* 1993. О принадлежности *Orestovia voronejiensis* T. Istchenko et A. Istchenko (средний девон, Воронежская антеклиза) к высшим растениям // Палеонтол. журн. № 4. С. 133–137.
- Algeo T.J., Scheckler S.E., Maynard J.B.* 2001. Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas, and global climate / P.G. Gensel, D. Edwards (eds). *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Columbia Univ. Press, New York. P. 213–236.
- Allen J.P., Gastaldo R.A.* 2006. Sedimentology and taphonomy of the Early to Middle Devonian plant-bearing beds of the Trout Valley Formation, Maine / S.F. Greb, W.A. DiMichele (eds). *Wetlands Through Time*. Geological Society of America Special Paper 399. P. 57–78.
- Barclay W.J., Browne M.A.E., McMillan A.A.* et al. 2005. The Old Red Sandstone of Great Britain // *Geological Conservation Review Series*, № 31. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough. 393 p.
- Berner R.A.* 2001. The effect of the rise of land plants on atmospheric CO₂ during the Paleozoic / P.G. Gensel, D. Edwards (eds). *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Columbia Univ. Press, New York. P. 173–178.
- Boyce C.K.* 2008. How green was Cooksonia? – the importance of size in understanding the early evolution of physiology in the vascular plant lineage // *Paleobiology*. V. 34. P. 179–194.
- Broushkin A.V., Gordenko N.V.* 2009. *Istchenkophyton filiciforme* gen. et sp. nov., a new small vascular plant with thick cuticle from the Devonian of Voronezh Region (European Russia) // *Paleontol. J.* V. 43. № 10. P. 1202–1216.
- Broushkin A.V., Gordenko N.V., Remizova M.V.* 2010. Epidermal structures of *Orestovia*-like plants from the Middle Devonian of the Voronezh Region (European Russia) / 8 European Palaeobotany – **Palynology Conference, 6–10 July 2010, Budapest, Hungary**. Program and Abstracts. P. 68.
- Davies N.S., Gibling M.R.* 2010. Cambrian to Devonian evolution of alluvial systems: The sedimentological impact of the earliest land plants // *Earth-Science Reviews*. V. 98. P. 171–200.
- Davies N.S., Gibling M.R., Rygel M.C.* 2011. Alluvial facies evolution during the Palaeozoic greening of the continents: Case studies, conceptual models and modern analogues // *Sedimentology*. V. 58. P. 220–258.
- DiMichele W.A., Hook R.W.* 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems / A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, S.L. Wing (eds). *Terrestrial Ecosystems through Time*. Univ. Chicago Press, Chicago. P. 205–325.

- Driese S.G., Mora C.I.* 2001. Diversification of Siluro-Devonian plant traces in paleosols and influence on estimates of paleoatmospheric CO₂ levels / P.G. Gensel, D. Edwards (eds). *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Columbia Univ. Press, New York. P. 237–253.
- Edwards D., Kerp. H., Hass H.* 1998. Stomata in early land plants: An anatomical and ecophysiological approach // *Journal of Experimental Botany*. V. 49 (Special Issue). P. 255–278.
- Edwards D.* 2004. Embryophytic sporophytes in the Rhynie and Windyfield cherts / N.H. Trewin, C.M. Rice (eds). *The Rhynie Hot Springs System: Geology, Biota and Mineralization*. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences. V. 94. P. 397–410.
- Eggert D.A.* 1974. The sporangium of *Horneophyton lignieri* (Rhyniophytina) // *American Journal of Botany*. V. 61. P. 405–413.
- Elick J.M., Driese S.G., Mora C.I.* 1998. Very large plant and root traces from the Early to Middle Devonian: implications for early terrestrial ecosystems and atmospheric p(CO₂) // *Geology*. V. 26. P. 143–146.
- Fletcher B.J., Beerling D.J., Chaloner W.G.* 2004. Stable carbon isotopes and the metabolism of the terrestrial Devonian organism *Spongiophyton* // *Geobiology*. V. 2. P. 107–119.
- Gensel P.G.* 2008. The earliest land plants // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. V. 39. P. 459–477.
- Gensel P.G., Andrews H.N.* 1984. *Plant Life in the Devonian*. Praeger Press, New York. 380 p.
- Gensel P.G., Berry C.M.* 2001. Early lycophyte evolution // *American Fern Journal*. V. 91. P. 74–98.
- Gensel P.G., Kotyk M.E., Basinger J.F.* 2001. Morphology of above- and below-ground structures in Early Devonian (Pragian–Emsian) plants / P.G. Gensel, D. Edwards (eds). *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Columbia Univ. Press, New York. P. 83–102.
- Gerrienne P.* 1988. Early Devonian plant remains from Marchin (north of Dinant synclinorium, Belgium), I. *Zosterophyllum deciduum* sp. nov. // *Review of Palaeobotany and Palynology*. V. 55. P. 317–335.
- Gerrienne P., Dilcher D.L., Bergamaschi S.* et al. 2006. An exceptional specimen of the early land plant *Cooksonia paranensis*, and a hypothesis on the life cycle of the earliest eutracheophytes // *Review of Palaeobotany and Palynology*. V. 142. P. 123–130.
- Greb S.F., DiMichele W.A., Gastaldo R.A.* 2006. Evolution of wetland types and the importance of wetlands in earth history / S.F. Greb, W.A. DiMichele (eds). *Wetlands Through Time*. Geological Society of America Special Paper 399. P. 1–40.
- Habgood K.S., Edwards D., Axe L.* 2002. New perspectives on *Cooksonia* from the Lower Devonian of the Welsh Borderland // *Botanical Journal of the Linnean Society*. V. 139. P. 339–359.

- Habgood K.S., Hass H., Kerp H.* 2004. Evidence for an early terrestrial food web: coprolites from the Early Devonian Rhynie chert / N.H. Trewin, C.M. Rice (eds). The Rhynie Hot Springs System: Geology, Biota and Mineralization. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences. V. 94. P. 371–389.
- Han D.* 1989. The features of Devonian coal-bearing deposits in South China, the People's Republic of China // Intern. Journal of Coal Geology. V. 12. P. 209–223.
- Hao S., Xue J., Guo D., Wang D.* 2010. Earliest rooting system and root: shoot ratio from a new Zosterophyllum plant // New Phytologist. V. 185. P. 217–225.
- Hillier R.D., Edwards D., Morrissey L.B.* 2008. Sedimentological evidence for rooting structures in the Early Devonian Anglo-Welsh Basin (UK), with speculation on their producers // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 270. P. 366–380.
- Hotton C.L., Hueber F.M., Griffing D.H., Bridge J.S.* 2001. Early terrestrial plant environments: An example from the Emsian of Gaspe, Canada / P.G. Gensel, D. Edwards (eds). Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches. Columbia Univ. Press, New York. P. 179–212.
- Hueber F.M.* 1992. Thoughts on the early lycopsids and zosterophylls // Annals of the Missouri Botanical Garden. V. 79. P. 474–499.
- Kenrick P., Crane P.R.* 1997. The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study. Smithsonian Institution Press, Washington. 441 p.
- Kerp H., Trewin N.H., Hass H.* 2004. New gametophytes from the Early Devonian Rhynie chert / N.H. Trewin, C.M. Rice (eds). The Rhynie Hot Springs System: Geology, Biota and Mineralization. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences. V. 94. P. 411–428.
- Kotyk M.E., Basinger J.F., Gensel P.G., De Freitas T.A.* 2002. Morphologically complex plant macrofossils from the Late Silurian of Arctic Canada // American Journal of Botany. V. 89. P. 1004–1013.
- Krassilov V.A.* 2003. Terrestrial Palaeoecology and Global Change. Pensoft, Sophia. 464 p.
- Krings M., Hass H., Kerp H.* et al. 2009. Endophytic cyanobacteria in a 400-million-year-old land plant: A scenario for the origin of a symbiosis? // Review of Palaeobotany and Palynology. V. 153. P. 62–69.
- New Perspectives on the Old Red Sandstone. 2000. P.F. Friend, B.P.J. Williams (eds). Geological Society of London, Special Publications. V. 180. 400 p.
- Poinar G., Kerp H., Hass H.* 2008. Palaeonema phyticum gen. n., sp. n. (Nematoda: Palaeonematidae fam. n.), a Devonian nematode associated with early land plants // Nematology. V. 10. P. 9–14.
- Powell C.L., Trewin N.H., Edwards D.* 2000. Palaeoecology and plant succession in a borehole through the Rhynie cherts, Lower Old Red Sandstone, Scotland // Geological Society of London, Special Publications. V. 180. P. 439–457.
- Retallack G.J.* 2001. Soils of the Past. An Introduction to Paleopedology, 2 ed. Blackwell Science, Oxford. 404 p.

- Rice C.M., Trewin N.H., Anderson L.I. 2002. Geological setting of the Early Devonian Rhynie cherts, Aberdeenshire, Scotland: an early terrestrial hot spring system // Journal of the Geological Society, London. V. 159. P. 203–214.
- Schultka S., Hass H. 1997. *Stockmansella remyi* sp. nov. from the Eifelian: new aspects in the Rhyniaceae (sensu Hass et Remy, 1991) // Review of Palaeobotany and Palynology. V. 97. P. 381–393.
- Shear W.A., Selden P. 2001. Rustling in the undergrowth: animals in early terrestrial ecosystems / P.G. Gensel, D. Edwards (eds). *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Approaches*. Columbia Univ. Press, New York. P. 29–51.
- Speck T., Vogellehner D. 1994. Devonische Landpflanzen mit und ohne hypodermales Sterom. Eine biomechanische Analyse mit Überlegungen zur Frühevolution des Leit- und Festigungssystems // *Palaeontographica*. Abt. B. Band 233. S. 157–227.
- Strother P.K., Servais T., Vecoli M. 2010. The effects of terrestrialization on marine ecosystems: the fall of CO₂ / M. Vecoli, G. Clément, B. Meyer-Berthaud (eds). *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere–Geosphere Interface*. Geological Society of London, Special Publications. V. 339. P. 37–48.
- Taylor T.N., Klavins S.D., Krings M. et al. 2004. Fungi from the Rhynie chert: A view from the dark side / N.H. Trewin, C.M. Rice (eds). *The Rhynie Hot Springs System: Geology, Biota and Mineralization*. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences. V. 94. P. 457–473.
- Taylor T.N., Kerp H., Hass H. 2005. Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase // *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. V. 102. P. 5892–5897.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. 2009. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*, 2 ed. Academic Press, N.Y. 1230 p.
- Volkova I.B. 1994. Nature and composition of the Devonian coals of Russia // *Energy and Fuels*. V. 8. P. 1489–1493.
- Wellman C.H. 2004. Palaeoecology and palaeophytogeography of the Rhynie chert plants: evidence from integrated analysis of *in situ* and dispersed spores // *Proc. Roy. Soc. London, Biol. Sci.* V. 271. P. 985–992.

СУКЦЕССИИ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ ПОЧВЫ В ПРОЦЕССЕ ПЕРВИЧНОГО ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ

Б.Р. Стриганова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
e-mail: bellastriganova@mail.ru

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время процессы колонизации и реколонизации суши широко распространены на границе суши и воды у берегов евтрофированных водоемов, а также на вулканических, метаморфических и осадочных породах, даже при отсутствии грунтового увлажнения и наличии лишь атмосферной влаги.

На скальных грунтах, обнажившихся в результате вулканической активности, обвалов и схода селевых потоков первичные пленочные почвы представляют фрагментарный покров мощностью 0.1–10 см. Минеральный грунт быстро заселяется микроорганизмами и лишайниками, устойчивыми к перепадам температуры и влажности, отсутствию органического азота, УФ-радиации. К пионерным формам относятся фототрофы – диатомовые и зеленые водоросли, цианобиты, а также микобактерии, способные к азотфиксации. Первичное накопление органики позволяет поселение гетеротрофов-аммонификаторов – грибов и актиномицетов. Характеристика первичных почв впервые была дана Б.Б. Полюновым (1945). Процессы формирования первичной почвы на скалах и микрофлора выветривающихся и примитивных почв были детально исследованы в высокогорьях Центрального Тянь-Шаня (Глазовская, Моор, 1950; Новогрудский, 1950). В 80-х гг. нами в той же горной системе было проведено изучение сукцессий животного населения в пленочных почвах на скальном грунте.

Развитие почвы у берегов зарастающего озера впервые было описано в классической работе Линдемана (Lindeman, 1941, 1942). Анализируя сукцессионный процесс евтрофикации в терминах трофо-динамики, он смог определить момент трансформации водной пищевой цепи в наземную, который представляет начальную точку формирования почвы из донного грунта.

В настоящей работе рассматриваются особенности комплексов почвенных беспозвоночных в пленочных почвах на разных стадиях почвообразования – от появления мелкозема на поверхности скал до признаков дифференциации почвенного профиля под древесной растительностью, а также сукцессия животного населения гидросерии почвообразования – от интерстициальных сообществ в прибрежной части речной старицы до населения дренированной почвы под лесом.

ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПЛЕНОЧНЫХ ПОЧВ НА СКАЛАХ

Полевые исследования проводились на юго-западном склоне хребта Терской Ала-Тоо на высоте 2 500 м в поясе горных еловых лесов, сформированных *Picea schrenkiana*. Под ельниками развиваются темноцветные горно-лесные почвы, близкие к лесным буроземам (Ливеровский, 1974). Годовая сумма осадков на этих высотах около 600 мм, отношение поступления осадков и испарения около 1, что обеспечивает достаточно высокую влажность воздуха в летний период на этих высотах. Влажность воздуха способствует развитию микробной активности на скальных грунтах и ускоряет зоо-микробные сукцессии. Для сравнительных почвенно-зоологических исследований были выбраны скальные поверхности, на которых растительность и почвенные пленки не имели контакта с окружающими интактными участками леса.

М.А. Глазовская выделила четыре сукцессионные стадии формирования пленочных почв, которые различаются по составу растительности: 1) накипных лишайников, 2) зеленых мхов, 3) «ирисово-гераниевых лугов» на камнях и 4) кустарниково-древесной растительности, включая арчу и ель. К началу этого ряда нами добавлена еще одна «прототрофная» стадия появления пионерных организмов на голом камне – одноклеточных зеленых водорослей, цианобактерий, эндолитических лишайников, заселяющих микротрещины, и разрушающих камень своими кислыми выделениями. На табл. 1 показана смена микрофлоры, растительности и почвенных характеристик в ходе почвообразования. Вместе с накипными лишайниками появляются микобактерии (*M. album*, *M. luteum*), использующие выделения лишайников. Их обилие составляет всего сотни клеток на 1 г мелкозема.

На стадии покрова накипных и листовых лишайников активно накапливается мелкозем, повышается численность бактерий, появляются микромицеты, в углублениях поселяются мхи *Grimmia elongata* с обильной водорослевой флорой в дернине. Под мхами развивается микрофлора, включающая различные функциональные группировки. Возрастает на порядок обилие микромицетов. Моховый покров вытесняется разнотравьем с преобладанием ириса, манжетки, герани. Мощность почвы достигает 12–15 см, при этом идет активное накопление гумуса. При появлении кустарниково-древесной растительности в почвенном слое дифференциру-

Таблица 1. Смена растительности, микробного населения, накопление мелкозема и гумуса в первичных почвах на скалах (по: Глазовская, Моор, 1950; Новогрудский, 1950, Моор, 1954).

Стадии сукцессии	Прото-трофная	Лишайни-ковая	Зеленомошная	Луговая	Лесная
Состав организмов	водоросли цианобак- терии микобак- терии	накипные пластинчатые лишайники	мхи, бактерии нитрификаторы аммонификаторы спорообразующие	разно- травье	древесно- кустар- никовая
Численность бактерий (кл./1 г почвы)	10 ²	10 ³ –10 ⁴	10 ⁵ –10 ⁶	10 ⁵ –10 ⁶	10 ⁵ –10 ⁶
Численность микромицетов (кл./1 г почвы)		800	12000	45 000	45 000
Слой мелкозема (см)		0–1	0–3	10–15	15–20
Гумус (%)		3.2	–	17.0	22.0

ются отдельные горизонты, а структура микрофлоры приобретает типичный лесной характер. На островках зеленой растительности на поверхности камней некоторые ели успевают достичь 50-летнего возраста.

Состав и численность беспозвоночных в наскальных растительных сообществах учитывали в стандартных пробных площадках 5×5 см (при мозаичном распределении растительных группировок) и 25×25 см (при сплошном зарастании поверхности скальных грунтов). Животных отбирали вручную и с помощью эксгаустера. Энхитреиды и нематоды учитывались с использованием водных воронок Бермана в пробах 3×3 см.

На прототрофной стадии развития изолированных пятен накипных лишайников животные единичны: там встречались крупные бегающие хищники (пауки), а также личинки типулид. Последние относятся к сапрофагам по характеру питания и при достаточной влажности могут потреблять органический детрит, богатый микрофлорой. В условиях Арктики, где типулиды – одна из наиболее многочисленных групп педобионтов, их личинки питаются почвенными водорослями и цианофитами, развивающимися на пятнах прогреваемого голого грунта (Стриганова, 1978). Очевидно, на зарастающих скалах личинки типулид используют водорослевые компоненты лишайников, которые удерживают и достаточное количество влаги.

Таблица 2. Групповой состав обитателей пленочных почв.

Группы беспозвоночных	Лишайниковая	Мохово-лишайниковая	Зеленомошная	Разнотравная	Древесная
Nematoda		xxx	xxx	xxx	xxx
Enchytraeidae	15	46	28	59	162
Lumbricidae		x	32	167	125
Mermithidae				x	x
Mollusca	x	x	x	x	x
Acari		xxx	xxx	xxx	xxx
Aranei	32	x	x	x	x
Opiliones	x	x			
Symphyla			x		
Diplopoda			x	x	x
Lithobiidae	x	x	54	45	17
Geophilidae			26	x	19
Collembola		xxx	xxx	xxx	xxx
Coleoptera					
Carabidae			x		
Staphylinidae		x	x	x	x
Scarabaeidae-Aphodiinae		x			
Coccinellidae				x	x
Curculionidae			x	x	34
Mecoptera					
Boreidae		17	x		
Lepidoptera		x	x		
Diptera					
Tipulidae	x	50	10	x	3
Diptera проч.		x	x	x	x
Итого N экз./м ²	47	114	150	271	360
H'	1.29	1.75	1.95	1.57	1.66
D=S √ N	1.1	1.5	2	1,5	2
d=N _{max} /N	0.5	0.4	0.3	0.4	0.28

Примечание: x – единичная встречаемость, xxx – многочисленные группы, цифрами обозначена средняя численность экз./м². H' – индекс разнообразия Шеннона, D – индекс Менхиника, d – индекс Бергера-Паркера (Мэггаран, 1991).

Животное население в форме сообществ, связанных трофическими отношениями, появляется лишь на стадии сомкнутого лишайникового покрова. Оно представлено многочисленными нематодами, энхитреидами, мезостигматными клещами (Табл. 2). Здесь уже формируются трехчленные пищевые цепи: микрофлора-микрофаги-хищники, либо водоросли-альгофаги-хищники. Потребители лишайников – моллюски, потребители микрофлоры и органического детрита – энхитреиды, наиболее многочисленные хищники – паукообразные и многоножки-литобииды. Хищники – поверхностно обитающие формы, способные к широким горизонтальным миграциям, использующие лишайниковые сообщества скорее, как кормовые участки, нежели как укрытия.

При появлении зеленых мхов групповое разнообразие и обилие животного населения резко повышаются за счет поселения свободноживущих нематод-микрофагов (потребители почвенных водорослей и микромицетов) и хищных мезостигматных клещей. На мохово-лишайниковой и зеленомошной стадиях растительной сукцессии основу зоомассы составляют личинки типулид. Индикаторами начала развития мохового покрова являются многочисленные коллемболы и личинки скорпионовых мух *Boreidae*, связанные с моховыми сообществами в разных зональных ландшафтах. При появлении сомкнутого покрова сосудистых растений личинки *Boreidae* исчезают. Под сплошным покровом зеленых мхов общая численность педобионтов несколько снижается за счет того, что две группы активных хищников становятся доминантами. Это – многоножки геофилиды (почвенные) и литобииды (подстилочные), которые контролируют обилие педобионтов в дернине и мелкоземе.

На зеленомошной стадии под растительностью формируется стабильный слой мелкозема, обогащенного органо-минеральными копрогенными агрегатами, составляющими более 70 % от общего объема. Этот грунт можно рассматривать уже, как пленочную почву, в которой отсутствует дифференциация на отдельные горизонты, но обладающую такими свойствами почвы, как водо-и воздухопроницаемость, влагоемкость и содержание биогенных элементов в доступной для растений форме. В составе животного населения под моховым покровом в значительном количестве поселяются дождевые черви (*Eisenia nordenskioldi pallida*, *E. acistis*), которые активно сбрасывают коконы под моховую дернину. В пробах встречались единичные многоножки-диплоподы, принадлежащие к первичным разрушителям растительных остатков. Это обитатели подстилки и дернины с многолетними циклами развития, чувствительные к влажности и напряжению кислорода. Появление диплопод можно рассматривать, как признак стабилизации гидротермического режима в моховой дернине. На этой стадии впервые появляются и настоящие почвенные обитатели, мигрирующие между дерниной и минеральным горизонтом. Это хищные многоножки-

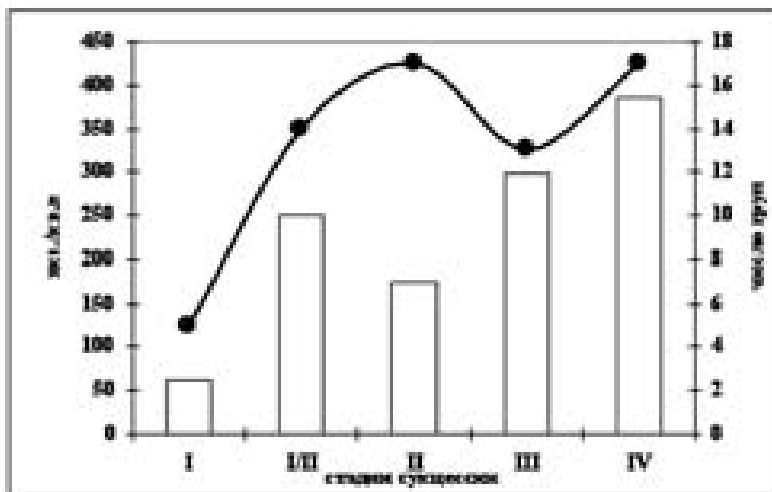


Рис. 1. Сукцессионные изменения численности и группового разнообразия животного населения примитивных почв на скалах. N – численность (экз./м²); S – число групп (семейств) педофауны; стадии сукцессии: I – лишайниковая, I/II – мохово-лишайниковая, II – зеленомошная, III – разнотравная, IV – древесно-кустарниковая.

геофилиды. В горном ландшафте ТяньШаня они встречаются мозаично, предпочитая локалитеты с хорошо развитыми относительно глубоким почвенным профилем. Кроме того, под зелеными мхами поселяются единичные личинки жуков-долгоносиков, облигатные фитофаги, связанные с корнями травянистых растений, способные к вертикальным миграциям вдоль почвенного профиля. Их абсолютное и относительное обилие повышается на последующих стадиях развития, и под древесной растительностью они становятся доминантами локальных сообществ. Следует отметить, что в данном районе личинки видов долгоносиков, связанных с травянистой растительностью, концентрируются в подкروновых пространствах елей, что особенно четко выражено в нижней части лесного пояса, где в почве наблюдается дефицит влаги (Striganova, 1989). Под покровом сосудистых растений, особенно на стадии развития древесной растительности обилие дождевых червей и энхитреид достигает максимальных показателей.

На рис. 1 показаны изменения численности и таксономического (группового) богатства животного населения в сукцессионной серии формирования скальных почв. Кардинальное повышение разнообразия почвенных обитателей совпадает с моментом появления зеленых мхов. В сукцессионной динамике обилия педобионтов выявляются две стадии, на которых регистрируется существенный рост общей численности: при появлении зеленых мхов среди лишайникового покрова и при их смене покровом сосудистых растений.

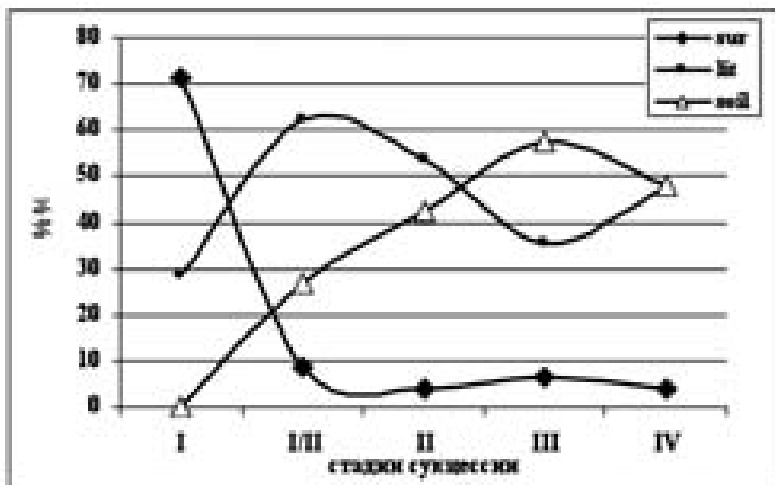


Рис. 2. Изменения вертикальной структуры животного населения (% от общей численности): sur – поверхностно обитающие, lit – подстилочные, soil – почвенные; остальные обозначения см. рис. 1.

Сукцессионные изменения состава животного населения позволяют заключить, что формирование группировки настоящих обитателей почвы происходит на зеленомошной стадии развития растительного покрова, а при вытеснении мхов сосудистыми растениями уже создается сообщество, в котором сочетаются эпи- и эндогейные формы, характерное для настоящей почвы. Изменения вертикальной структуры животного населения показаны на рис. 2. Доля поверхностно обитающих форм резко снижается при появлении сомкнутого мохового покрова. Под моховым покровом основу населения составляют представители подстилочных групп. Под травянистым покровом их относительный вес снижается за счет появления настоящих почвенных форм и затем снова возрастает под покровом древесной растительности, что характерно для лесных сообществ. Почвенные роющие формы появляются только под сомкнутым лишайниковым покровом и их обилие неуклонно увеличивается в ходе сукцессии. Поселение в пленочном слое мелкозема роющих беспозвоночных предшествует дифференцировке почвенного профиля, что еще ранее было отмечено И.В. Стебаевым (1958), исследовавшим первичные почвы на Южном Урале. Именно поселение и активность этих групп, быстро наращивающих свою биомассу, можно связать с процессом структуризации почвенного горизонта, который наблюдается уже на следующей стадии под сосудистой растительностью. Своей роющей активностью животные формируют систему макропор в почве, что способствует росту корней растений.

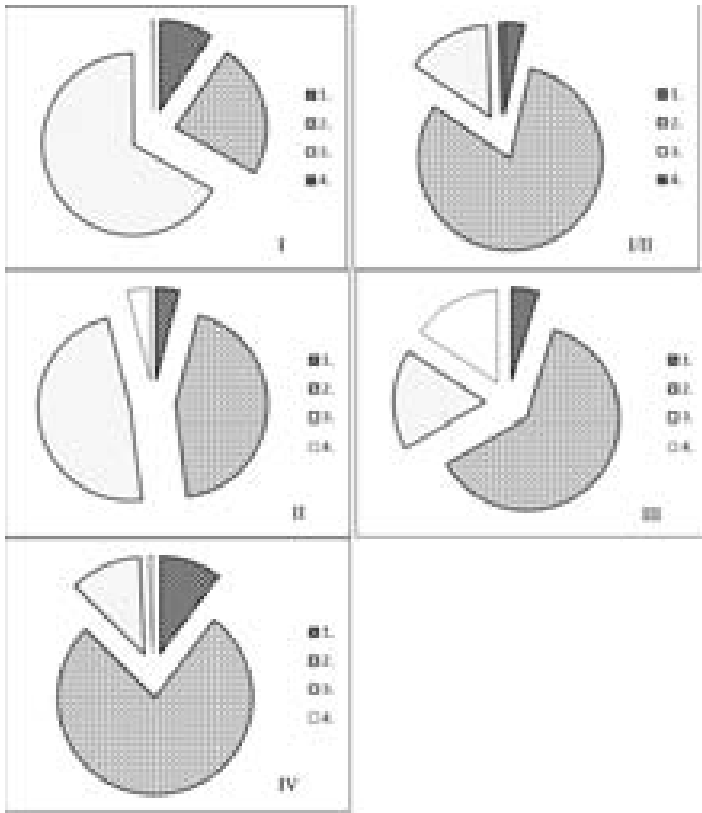


Рис. 3. Изменения трофической структуры животного населения: 1 – фитофаги, 2 – сапрофаги, 3 – хищники, 4 – прочие; остальные обозначения см. рис. 1.

В процессе смены состава животного населения меняется и трофическая структура сообществ педобионтов (рис. 3). Под сомкнутым лишайниковым покровом преобладают хищники-мигранты, питающиеся в основном энхитреидами, нематодами. Группировки сапрофагов и хищников, имеют почти одинаковый относительный вес в сообществе, что говорит о нестабильности пищевой цепи. После появления зеленых мхов трофическая структура сдвигается в сторону преобладания сапроблока, в котором большинство беспозвоночных связано с сапротрофной микрофлорой. В то же время появляются единичные первичные разрушители, питающиеся опадом сосудистых растений – диплоподы. На последних стадиях формирования наскальной почвы трофическая структура животного населения сравнима с сообществами зрелых почв окружающих лесных участков. Основной поток энергии в почвенном сообществе направлен по детритной пищевой цепи, что характерно для лесных почв. Однако большая часть представителей сапрофильного комплекса беспозвоночных относится к

потребителям микрофлоры, регулирующим микробные процессы деструкции, что характерно для почвенных сообществ бореальных лесов.

В заключение следует отметить, что в начальной стадии зарастания скальных пород под лишайниковыми сообществами поселяются группы беспозвоночных, имеющие предков и близких родственников в воде (нематоды, энхитреиды, личинки типулид). Поэтому сообщества беспозвоночных инициальных стадий почвообразования в известной степени представляют аппликацию водных сообществ на суше, которые, однако, способны существовать в экстремально сухих условиях с исключительно атмосферным увлажнением. В этой ситуации беспозвоночные находятся под воздействием всех лимитирующих факторов высокогорий – высокой инсоляции, сильного УФ-излучения, неравномерного выпадения осадков, резких суточных колебаний температуры и пр. Эти факторы возможно действовали и в момент начала колонизации суши, поэтому можно предположить, что первые поселенцы суши имели адаптации к существованию при нестабильной влажности и воздействии прямого солнечного облучения. Современные пионерные формы почвенных поселенцев обладают комплексом адаптаций, позволяющих им существовать в пионерных растительных группировках на скальном грунте и в пленочной почве. Для многих поверхностных обитателей характерен сильный меланизм покровов, сдвиг активности на сумеречный период, тенденция к обитанию в укрытиях на поверхности субстрата (криптобиос), короткие циклы развития.

В ходе сукцессии животного населения в определенный момент происходит смена инициального комплекса беспозвоночных-криптобионтов почвенно-подстилочным комплексом, включающим многоножек, олигохет, почвенных личинок жуков. Эта смена приурочена к стадии формирования сомкнутого покрова мхов и лишайников и совпадает с началом дифференциации пленочного слоя почвы на горизонты, которая очевидно является результатом зоогенной активности.

ЖИВОТНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВ БЕРЕГОВ ЕВТРОФИРОВАННЫХ ВОДОЕМОВ

Почвообразование на границе воды и суши при зарастании озер или болот представляет сложный процесс смены двух биокосных систем, при которой система илов сменяется почвенной системой. В.И. Вернадский рассматривал илы, как подводные почвы, отмечая аналогию этих систем. Однако, обладая высоким запасом энергии, и высоким биотическим потенциалом, эти системы имеют кардинальные структурно-функциональные различия, помимо того, что находятся в разных средах. Почва – трехфазная система, а илы – двухфазная, в которой отсутствует атмосферная составляющая. Среди илов выделяют различные геохимические типы и классы, тем не менее, системы илов более монотонны, т. к. насыщены водой, в то

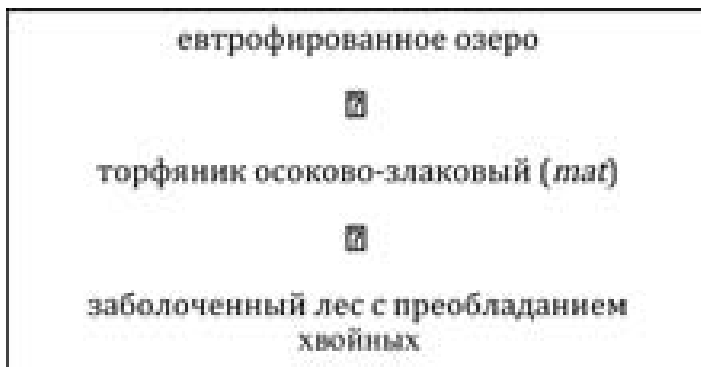


Рис. 4. Стадии превращения евтрофированного озера в наземную экосистему (по Lindeman, 1942).

время как разные варианты почв широко различаются по гидрорежиму.

Почвы и илы различаются и по характеру трофо-динамических процессов. Если в почве основные процессы деструкции сосредоточены в обитаемом органогенном горизонте, то в водных системах деструкция идет и в донных осадках и в воде. Поэтому в почве проходит один цикл деструкционного звена биологического круговорота, а в подводных илах формируется двухцикловое деструкционное звено, один из которых реализуется планктоном («микробная петля») в водной толще, а другой – бентосо – в донных осадках.

Превращение евтрофированного водоема в сухопутные экосистемы было описано в терминах трофодинамики на примере зарастающего озера (Lindeman, 1942). Продолжительность высокой евтрофной продуктивности озера зависит от скорости образования осадков, при его обмелении и старении продуктивность снижается и все больше зависит от климатических и погодных колебаний. В условиях умеренно-бореального климата выделен ряд стадий «сухопутного периода водной сукцессии», заканчивающийся локальным климаксом (рис. 4).

В Подмоскowie сукцессии почвенных животных были исследованы Л.Б. Рыбаловым (1991) на территории Приокско-Террасного заповедника при зарастании одной из стариц Окской поймы. В серии биотопов по мере зарастания евтрофного болота были выделены 5 стадий растительной сукцессии: евтрофное болото с камышом → ассоциация таволги → заболоченный луг (гравилат) → ольшаник разнотравный → ельник разнотравный. Согласно Линдеману, ельник в данном случае представляет «евтрофный климакс». В этом ряду уровень грунтовых вод направленно снижается от 0 в евтрофном болоте до глубины 50–60 см на лугу и в ольшанике и до 80–90 см в ельнике. Смена гидрорежима сопровождалась сменой почвенных типов: болотно-глеевая → перегнойная (поверхностно-глеевая) → перегнойно-подзолистая (грунтово-глеевая) → дерново-перегнойная. В по-

Таблица 3. Групповой состав животного населения в сукцессионном ряду зарастания евтрофированного болота (экз./м²).

Группы беспозвоночных	Растительные ассоциации				
	камышовое болото	заболоченные луга		ольшаник	ельник
		таволго- вый	разно- травный		
Mermethidae	2	11	11	5	
Lumbricidae	98	258	240	180	26
Mollusca	46	40	62	43	6
Opiliones	2	7	6	6	5
Aranei	22	39	35	54	69
Isopoda		26	1	2	
Diplopoda	1	2	23	131	2
Geophilidae		7	8	19	4
Lithobiidae		10	16	63	43
Hemiptera	3	6		13	1
Carabidae	16	11	12	6	21
Staphylinidae	22	41	55	59	72
Cantharidae	6	5		3	2
Elateridae		4	16	37	80
Curculionidae	4	9	10	7	10
Tipulidae	2	3	3	6	5
Limoniidae	2	7	4		
Bibionidae	1	1	14	65	45
Rhagionidae	1	6	19	24	7
Tabanidae	4	9		1	
Therevidae				5	
Empididae			6	5	1
Dolychopodidae	1	2	4	3	
Anthomyidae		2	1		3
Итого N экз./м ²	233	506	546	737	402
H'	1.861	1.929	2.014	2.313	2.168
D=S √ N	1.114	0.9373	0.8253	0.7937	0.893
d=N _{max} /N	0.4206	0.5099	0.4396	0.2442	0.1995

Примечание: H' – индекс разнообразия Шеннона, D – индекс Менхиника, d – индекс Бергера-Паркера (Мэгарран, 1991).

чве лесных биотопов сохраняются лишь следы оглеения в глубоких горизонтах, уже не влияющего на распределение и активность биоты.

Результаты сравнения состава и обилия животного населения в этих участках показаны на табл. 3. Общая численность мезофауны повышает-

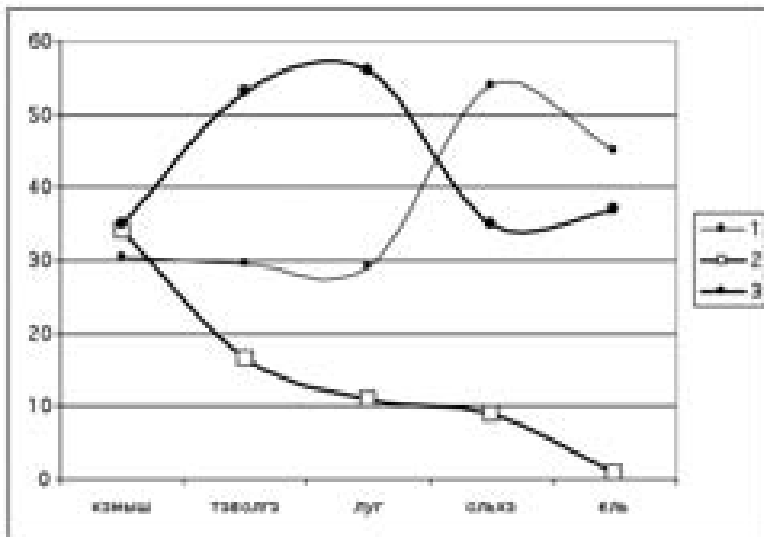


Рис. 5. Изменения вертикальной структуры комплексов педобионтов; группы: 1 – подстилочные, 2 – амфибионты, 3 – почвенные.

ся по мере увеличения дренированности почвы и достигает максимума в ольшанике, а затем снижается в ельнике. Но в ельнике отмечена высокое обилие микроартропод, плотность которых достигает в травяных ельниках до 0.5 млн. особей в 1 м². Снижение обилия крупных педобионтов, в том числе калькофильных групп (диплоподы, мокрицы, моллюски, дождевые черви), связано с аккумуляцией хвойного опада и закислением почвы. Интегральные индексы разнообразия демонстрируют определенные тенденции: разнообразие повышается, достигая максимума в ольшанике и затем снижается в ельнике. Снижаются показатели таксономической насыщенности и выравненности за счет повышения доминирования отдельных видов (индексы Менхиника и Бергера-Паркера). Но основные изменения происходят в структуре локальных сообществ.

В вертикальной структуре направленно снижается абсолютное и относительное обилие амфибиотических форм (мокрицы, моллюски *Limnea*, амфибиотические черви), доля почвенных форм растет, но в лесных местообитаниях снижается за счет расширения относительного обилия подстилочных обитателей (рис. 5).

В трофической структуре всех сообществ доминирует сапроблок, но его состав направленно меняется по мере увеличения дренированности почвы (рис. 6). В болоте под камышом встречаются детритофаги, представленные амфибиотическими дождевыми червями и моллюсками. Среди хищников и фитофагов доминируют поверхностно-обитающие формы, последние топически связаны с зелеными частями растений, и их ресурсом

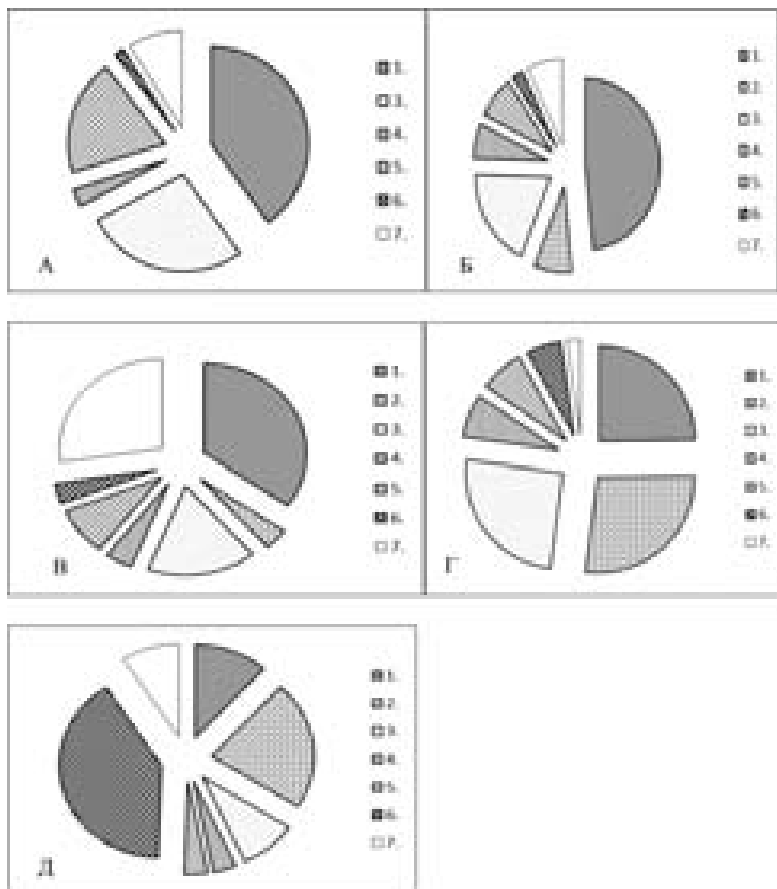


Рис. 6. Изменения трофической структуры животного населения разных стадий гидросерии почвообразования; биотопы: А – камышовое болото, Б – заболоченный луг с таволгой, В – луг разнотравный, Г – ольшаник, Д – ельник; трофические группы: 1 – детритофаги, 2 – сапрофаги, 3 – поверхностные хищники, 4 – почвенные хищники, 5 – поверхностные фитофаги, 6 – почвенные фитофаги, 7 – смешанное питание.

являются скорее не почвенные (болотные) формы, а вредители растений. На следующей стадии под таволгой в составе мезофауны появляются сапрофаги – первичные разрушители (диплоподы и мокрицы), а также почвенные фитофаги – корнегрызущие личинки жуков-щелкунов и долгоносиков. На разнотравном лугу расширяется группировка сапрофагов-первичных разрушителей и почвенных фитофагов, а также обилие почвенных хищников. Здесь трофическая структура сообщества мезофауны приобретает форму, типичную для лугово-травянистых местообитаний на дренированной почве. В ольшанике происходит смена типа структуры комплекса педобионтов населения педобионтов с травянистого на лесной.

вектор снижения влажности

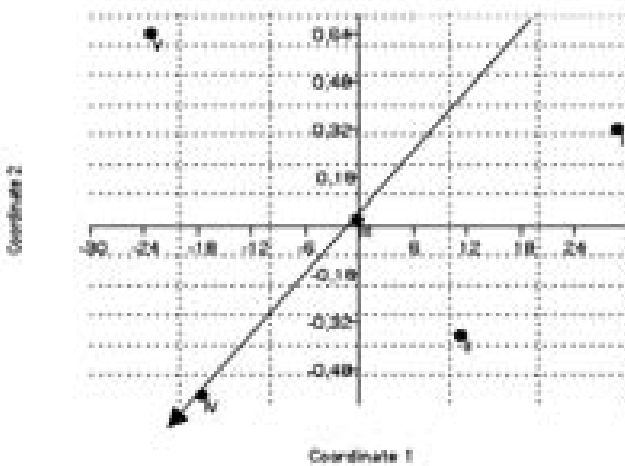


Рис. 7. Распределение комплексов педобионтов разных сукцессионных стадий гидросерии почвообразования в шкале главных координат: I – камышовое болото, II – заболоченный луг с гравилатом, III – луг разнотравный, IV – ольшаник, V – ельник.

На фоне высокого абсолютного и относительного обилия подстилочных форм здесь многочисленны разрушители листового опада, их хищники, и одновременно уменьшается значение фитофагов – и почвенных и подстилочных. В ельнике наблюдается снова кардинальная смена трофической структуры, определяемая влиянием хвойного опада и закислением почвы. В детритной пищевой цепи первичное разложение растительных остатков осуществляют в основном почвенные микромицеты, следующие уровни составляют их потребители- микроартроподы и промежуточные хищники из состава мезофауны.

В ходе евтрофной серии преобразования органико-минеральной илистой системы в почву, изначально имеется большой запас аккумулярованных ранее осадков с высоким содержанием органики, в том числе, остатков макрофитов, медленно разрушаемых в водной или полуводной среде. При снижении уровня грунтовой воды смена растительности идет на фоне ускорения минерализации органики. От водной серии евтрофикации в илистом грунте остается значительное число амфибионтов. При переходе сукцессии к «наземной фазе» резко увеличивается относительное обилие почвенных обитателей. Роющие формы своей локомоторной активностью оптимизируют аэрацию почвы. Здесь для них имеется достаточная ресурсная база в виде органики, диспергированной в минеральном грунте, живых корней (для фитофагов) и их остатков. И лишь на последних «лесных» стадиях возрастает число подстилочных групп.

Таким образом, животное население отдельных сукцессионных стадий почвообразования евтрофицированного озера кардинально различается по структурным параметрам. На графике (рис. 7) показано распределение пробных участков в шкале главных координат. Они составляют ряд по вектору снижения переувлажненности почвы, причем, ельник резко уклоняется от остальных сукцессионных стадий по особенностям почвенных характеристик. Здесь снижается рН до 5.2, снижается запас гумуса, расширяется C/N в результате накопления хвойного опада и замедления процесса минерализации подстилки. На стадии локального климакса снижается также обилие и разнообразие, что характерно для всех климаксовых сообществ.

ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При формировании почвы на скальном грунте и на донных отложениях у кромки воды заселение ее животными реализуется из разных источников. Пионерные формы, заселяющие на скальные почвы – типичные г-стратегии, использующие капельную влагу осадков для реализации коротких жизненных циклов, устойчивые к прямому солнечному облучению. Это относится как к субмикроскопическим формам с пассивным распространением, так и к крупным беспозвоночным (многоножки, бегающие жуки и пр.), способным к широким горизонтальным миграциям. При почвообразовании у кромки воды большое участие в заселении почв на первых стадиях «наземной» сукцессии принимают участие амфибиотические формы исходно водного происхождения.

Население почвы можно разделить на ряд групп по степени связи с водной и наземной средами: 1) водные с отдельными представителями во влажной почве; 2) наземные группы с водными предками и близкородственными формами; 3) наземные группы исходно водного происхождения; 4) группы наземного происхождения.

1. Среди типично водных форм, имеющих в почве представителей отдельных родов следует отметить плоских червей (представители отрядов *Neorhabdocoela* и *Catenulida*), немуртин (некоторые виды *Geonemertes*, члустных пиявок (отр. *Gnathobdellida*), прямокишечных ресничных червей (отр. *Rhabdocoela*), полихет (представители тропических видов *Lycastis*, *Lycastopsis*), коловраток (*Bdellida*). **Наибольшее число наземных видов, обитателей мха и подстилки, известно среди планарий (*Triclada*).** Наземные формы в тропиках могут закапываться в почву (южно-американские геобии *Geobia subterranea*), либо подниматься на деревья, где локализуются в пазухах листьев, в которых накапливается капельная влага. Очевидно, подобные формы принимали активное участие в заселении мокрых почв, формирующихся у берегов водоемов.

2. Ко второй группе можно отнести олигохет и мокриц, которые являются ключевым компонентом почвенной фауны. Среди них имеются спе-

циализированные обитатели глубоких почвенных горизонтов (дождевые черви, пустынные мокрицы), адаптации которых к созданию и поддержанию системы почвенных ходов и питанию органическим детритом унаследованы от бентосных водных форм.

3. Важную роль в составе животного населения почвы играют хелицеровые, группа, исходно водного происхождения, освоившая широкий спектр наземных местообитаний, в том числе, растительный, подстилочный и почвенный ярусы.

4. К группам наземного происхождения можно отнести многоножек, энтогнат и насекомых. Среди крылатых насекомых большая часть групп связана с почвой только на преимагинальных стадиях.

Согласно М.С. Гилярову (1949), заселение суши шло из воды, и почва рассматривалась им, как транзитный ярус в связи с высокой обеспеченностью свободной влагой. Из многочисленных групп беспозвоночных только паукообразные и насекомые смогли полностью адаптироваться к жизни в открытой атмосфере, а остальные не имеют механизмов, защиты от потери влаги при испарении. В процессе освоения животными наземной среды обитания он намечал однонаправленный тренд «вода → почва → наземный ярус». Эта проблема рассматривалась в ракурсе водного обмена и развития эволюционных приспособлений животных к сохранению воды в организме (Гиляров, 1970).

Однако приспособление к жизни в плотной среде, каковой является почва, требует от животных, особенно от крупных форм, решения ряда проблем, связанных с передвижением в плотном субстрате, дыханием, поисками пищевых ресурсов, полового партнера. Реализация этих функций жизнеобеспечения решалась в процессе эволюции развитием комплекса морфо-физиологических и поведенческих адаптаций. Это хорошо просматривается при анализе сукцессий животного населения первичных почв. В наскальных пленочных почвах и почвах, формирующихся на илах, на первых стадиях сукцессии наземные беспозвоночные представлены в основном поверхностно-обитающими формами, что характерно для разных трофических групп. Только на продвинутых стадиях появляются корнегрызущие и хищные педобионты, обитающие в минеральном горизонте, которые в зрелых почвах составляют значительную часть животного населения. Эти формы представлены группами, приспособленными к обитанию в минеральном грунте. И именно появление таких групп совпадает с дифференцировкой почвенного слоя на горизонты, что связано с их роющей деятельностью.

В процессе эволюции уход в глубокие слои почвы с выравненным благоприятным гидротермическим режимом для аэробиионтов встречает прежде всего проблему дыхания в плотном насыщенном водой субстрате. Постоянные обитатели минерального горизонта почвы обитают в почвенных ходах или камерах или подземных гнездах, обеспечивающих аэрацию, ко-

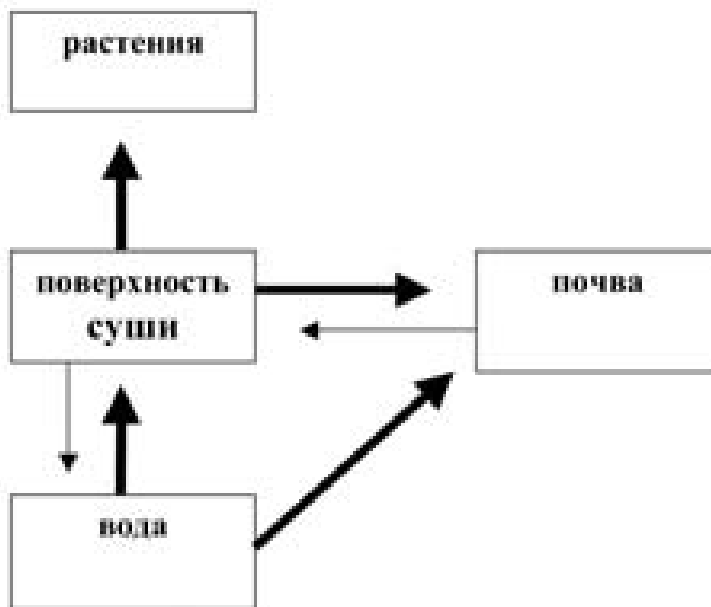


Рис. 8. Основные эволюционные тренды освоения животными разных ярусов наземных экосистем.

которые они создают в процессе своей жизнедеятельности. Формирование подземных гнезд или систем воздушных ходов требует развития специальных морфологических структур для рыхления почвы, транслокации минеральной массы на поверхность, укрепления стенок ходов. В свою очередь, роющая активность требует многократного повышения интенсивности активного энергообмена. Потребности в кислороде у педобионтов сопоставимы с таковыми у наземных форм, что было показано на примере дождевых червей (Бызова, 1967). Адаптации к активной локомоции в плотном субстрате, повышение интенсивности обмена и освоение глубоких почвенных горизонтов развивалось по принципу формирования положительных обратных связей (Стриганова, 1996, 2000).

Таким образом, освоение почвы животными, как яруса обитания, шло, очевидно разными путями (рис. 8): 1) непосредственным переходом из интерстициальных местообитаний прибрежной зоны в микрополости почвы, заполненные водой (эумикрофауна, представленная физиологически водными животными) и 2) заселением глубоких горизонтов с поверхности почвы аэробиионтными формами. Основной стратегией освоения минеральной почвы было создание системы зоогенных аэрированных макрополостей (мезофауна). В процессе эволюции беспозвоночные по существу сформировали обитаемый слой почвы, создав условия и для развития корневых систем растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бызова Ю.Б.* 1967. О влиянии напряжения кислорода на интенсивность дыхания дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta) // Журн. эвол. биохим. физиол. Т. 3. № 1. С. 74–75.
- Гиляров М.С.* 1949. Особенности почвы, как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых. М.: Изд-во АН СССР. 279 с.
- Гиляров М.С.* 1970. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.: Наука. 275 с.
- Глазовская М.А., Моор Н.Г.* 1950. Некоторые данные о микроландшафтах и первичных почвах горно-лесного пояса Терской АлаТоо // Труды ин-та географии АН СССР. Вып. 45. С. 101–124.
- Ливеровский Ю.А.* 1974. Почвы СССР. М.: Изд-во МГУ. 451 с.
- Новогрудский Д.М.* 1950. Микрофлора выветривающихся и примитивных почв Терской-АлаТоо // Труды ин-та географии АН СССР. Вып. 45. С. 125–143.
- Полынов Б.Б.* 1945. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах // Почвоведение. № 7. С. 7–28.
- Рыбалов Л.Б.* 1991. Сравнительная характеристика населения почвенной мезофауны в евтрофных болотах и заболоченных лесах Приокско-Террасного заповедника // Изучение экосистем Приокско-Террасного госзаповедника. Пушино: Пушкинский научный центр АН СССР. С. 88–119.
- Стебаев И.В.* 1958. Изменение животного населения почв в ходе их развития на скалах и рыхлых продуктах выветривания в лесо-луговых ландшафтах южного Урала // Pedobiologia. Bd. 2. N. 4. S. 25–309.
- Стриганова Б.Р.* 1978. Анализ пищевых режимов личинок типулид в разных типах местообитаний // Проблемы почвенной зоологии. Минск: Наука и техника. С. 231–233.
- Стриганова Б.Р.* 1996. Адаптивные стратегии освоения животными почвенного яруса // Почвоведение, № 6. С. 714–721.
- Стриганова Б.Р.* 2000. Локомоторная и трофическая активность почвообитающих беспозвоночных как фактор формирования почвенной структуры // Почвоведение, № 10. С. 1247–1254.
- Lindeman R.* 1941. The developmental history of Cedar Creek Bog. Minnesota // Amer. Midl. Nat. V. 25. № 1. P. 101–112.
- Lindeman R.* 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology // Ecology, V. 23. № 4. P. 399–418.
- Striganova B.* 1989. Peculiarities of the animal population in mountain forest soils of the Northern Tianshan // Abstracta Botanica (Hungary). № 12. P. 39–47.

Научное издание

Ранняя колонизация суши

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

ПИН РАН, 2012 г.

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

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

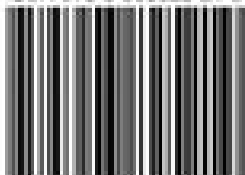
Издание подготовлено при поддержке программы Президиума РАН
«Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем»
и научно-образовательных центров
Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН
(руководитель академик Г.А. Заварзин)
и Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
(руководитель А.Ю. Розанов)

Подписано в печать 18 июля 2012 г.
Формат 60x90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 12. Усл. п. л. 14. Тираж 300 экз.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в типографии «Лакшери Принт»
Москва, ул. архитектора Власова, д. 21, к. 3

Заказ №

ISBN 978-5-903625-21-9



9 785903 825219