

УДК 631.46

СВОБОДНОЕ ЖЕЛЕЗО И ЖЕЛЕЗОВОССТАНАВЛИВАЮЩИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ В ПОЧВАХ И МНОГОЛЕТНЕМЕРЗЛЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ СЕВЕРО-ВОСТОКА СИБИРИ

© 2020 г. Е. М. Ривкина^{а, *}, Д. Г. Федоров-Давыдов^а, А. Г. Захарюк^б,
В. А. Щербакова^б, Т. А. Вишнинецкая^{а, с}

^аИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, Пушкино, Московская область, 142290 Россия

^бИнститут биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина,
Институтская, 5, Пушкино, Московская область, 142290 Россия

^сУниверситет штата Теннесси, Ноксвилл, TN 37996-1605, США

*e-mail: rivkina@issp.psn.ru

Поступила в редакцию 04.03.2020 г.

После доработки 21.04.2020 г.

Принята к публикации 27.04.2020 г.

Соответствие между содержанием аморфного (оксалаторастворимого) железа и морфохроматическими признаками глея говорит о протекании современного глееобразования в тундровых почвах Колымской низменности. Надмерзлотный восстановленный глеевый горизонт, вытаявающий из мерзлоты в наиболее теплые годы, мы рассматриваем как реликт более теплого и влажного этапа почвообразования. На основании комплексных анализов содержания подвижного железа и аннотаций метагеномов показано, что в многолетнемерзлых отложениях, сформировавшихся в гидроморфных условиях, и в современной минеральной почве доминируют микроорганизмы, относящиеся к филуму *Proteobacteria*, способные осуществлять восстановление железа. В лабораторных экспериментах процесс микробного восстановления железа проходил активнее при 5°C, чем при 20°C, что указывает на большую активность психрофильной части микробного сообщества. На этом основании можно предположить, что основная часть культивируемых сообществ железовосстанавливающих бактерий адаптирована к низким температурам Арктики. При потеплении климата, увеличении количества атмосферных осадков, повышении температуры мерзлоты, увеличении мощности сезонно-талого слоя и высокого валового содержания железа процессы железоредукции будут играть еще большую роль.

Ключевые слова: железо, метагеном, микроорганизмы, железоредукция

DOI: 10.31857/S0032180X20100160

ВВЕДЕНИЕ

Процессы микробиологического восстановления железа так же, как сульфатредукция и денитрификация, играют важную роль в трансформации органического вещества и создании благоприятных окислительно-восстановительных условий для образования метана – одного из важнейших парниковых газов. Наблюдаемое в последние десятилетия изменение климата привело на территории Субарктики к увеличению мощности сезонно-активного слоя и повышению температуры мерзлоты ниже слоя годовых теплооборотов [9, 10, 14], что, очевидно, повлияет на активизацию биологических процессов.

В почвах и донных осадках двухвалентное железо является донором электронов для железокисляющих микроорганизмов, а Fe(III) может функционировать в качестве конечного акцепто-

ра электронов для железоредукторов [13, 25, 27]. В Субарктике соотношение ионов Fe(III) и Fe(II) часто является маркером условий формирования и криоконсервации отложений. Показано, что в многолетнемерзлых отложениях (ММО) и почвах, образование которых проходило преимущественно в гидроморфных условиях, содержание закисного железа заметно больше, чем окисного [6, 7]. В этих публикациях продемонстрирована зависимость между содержанием Fe(II) и метана в озерных, озерно-аллювиальных и морских отложениях голоценового и плейстоценового возраста. Известно, что микробиологические процессы железоредукции, наряду с денитрификацией и сульфатредукцией, создают благоприятные окислительно-восстановительные условия для прохождения терминального анаэробного процесса – биогенного метанообразования.

Ранее нами показано, что в многолетнемерзлых голоценовых (аласных) отложениях возраста от 7 до 10 тыс. лет сохраняют жизнеспособность бактерии, способные осуществлять восстановление трехвалентного железа Fe(III) до Fe(II) при температуре инкубации 15°C [19]. Численность железоредукторов составляла 2×10^3 кл./г при содержании двухвалентного железа 0.008–0.027 г/100 г почвы. В залегающих ниже плиоцен-нижнеплейстоценовых отложениях олерской свиты возраста более 600 тыс. лет, несмотря на значительно большее содержание Fe(II), от 0.156 до 0.240 г/100 г почвы, жизнеспособные железо-восстанавливающие бактерии не обнаружены. Из криопэггов (гиперсолевых прослоев незамерзших грунтов и линз воды внутри многолетнемерзлых отложений) полуостровов Варандей и Ямал были выделены и описаны психроактивные сульфатредукторы *Desulfovibrio arcticus* [18] и *Desulfovibrio gilichinskyi* [21], восстанавливающие Fe(III). Культуры психрофильных и психроактивных бактерий, способные использовать только трехвалентное железо в качестве источника энергии для роста, в многолетнемерзлых отложениях, не выделены.

Теоретические и экспериментальные данные [12] указывают на то, что в природе прямое, без предварительного растворения Fe(III)-содержащих соединений, восстановление оксидов железа является широко распространенным процессом. В лабораторных условиях железоредукторы в качестве акцептора электрона чаще используют растворенные соединения трехвалентного железа такие, как цитрат Fe(III) и ЭДТА Fe(III). Показано, что представители рода *Shewanella*, *Geobacter*, *Aeromonas* могут осуществлять реакцию восстановления непосредственно на поверхностях железосодержащих минералов, что связано с расположением фермента железоредуктазы во внешней мембране этих бактерий.

В настоящее время из морских осадков Арктики и Антарктиды выделены единичные представители родов *Shewanella*, *Geobacter*, *Desulfuromonas* и *Desulfuromusa* [11, 24], способные восстанавливать железо при температуре около 4°C. Все эти бактерии принадлежат к одному семейству *Geobacteraceae* и восстанавливают Fe(III), окисляя ацетат и другие органические субстраты до диоксида углерода.

Цель исследования — описание процессов, связанных с образованием двухвалентной формы железа в современных тундровых почвах и многолетнемерзлых отложениях. В рамках поставленной цели решали следующие задачи:

- оценка содержания и распределения несиликатного железа, в том числе его подвижной формы, в тундровых почвах и подстилающих ММО;
- представление и обсуждение результатов сравнительного метагеномного анализа совре-

менной тундровой почвы и трех образцов многолетнемерзлых отложений позднеплейстоценового возраста, позволяющего выявить гены белков и ферментов, связанных с циклом железа, а также гены бактерий, участвующих в процессе восстановления железа;

- выявление процесса микробного восстановления железа в лабораторных условиях.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ключевой участок, где проводили почвенные исследования, расположен в западной части Колымской низменности в непосредственной близости от северной границы тайги в районе Олерского неотектонического поднятия (рис. 1, А). На этом участке, расположенном в среднем течении р. Алазеи, мощность пород едомной свиты не превышает 10–20 м. Ниже в разрезе залегают плиоцен-нижнеплейстоценовые озерно-аллювиальные суглинистые отложения олерской свиты, подстилаемые позднеогеновыми эпикриогенными песками томус-ярской свиты. Наличие небольших термоэрозийных цирков на крутых склонах едомных останцов говорит об их непрекращающемся разрушении.

Зональная растительность на водоразделах представлена кустарничково-травянисто-зеленомошными ассоциациями. Бугорковатый микро рельеф и интенсивно протекающее пятнообразование определяют структуру почвенного покрова.

Изучение содержания несиликатного железа проводили в почвах трех катен, включающих крутой (25°–30°) склон северной экспозиции, пологий (7°–15°) склон северной экспозиции и пологий склон южной экспозиции в бассейне р. Алазеи. Помимо этого, исследовали керны из скважин, заложенных в трех географических точках: на ключевом участке в бассейне р. Алазеи (А13-15 и 2-98), на берегу протоки Амболихи (4-07) и в районе устья р. Омолон (2-07). Скважина 4-07, пробуренная в районе протоки Амболихи, вскрыла многолетнемерзлые отложения старичного озера возраста 34 тыс. лет [20], подстилаемые грубыми пескам бегуновской свиты. Отложения, вскрытые скважиной 2-07 в районе устья р. Омолон, были представлены сильнольдистыми суглинками позднеплейстоценового ледового комплекса.

Для выявления генов микроорганизмов и белков, связанных с процессами восстановления железа, получили метагеномы и провели микробиологические исследования.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Колонковое бурение скважин осуществляли установкой УКБ 12/25 без продувки и промывки

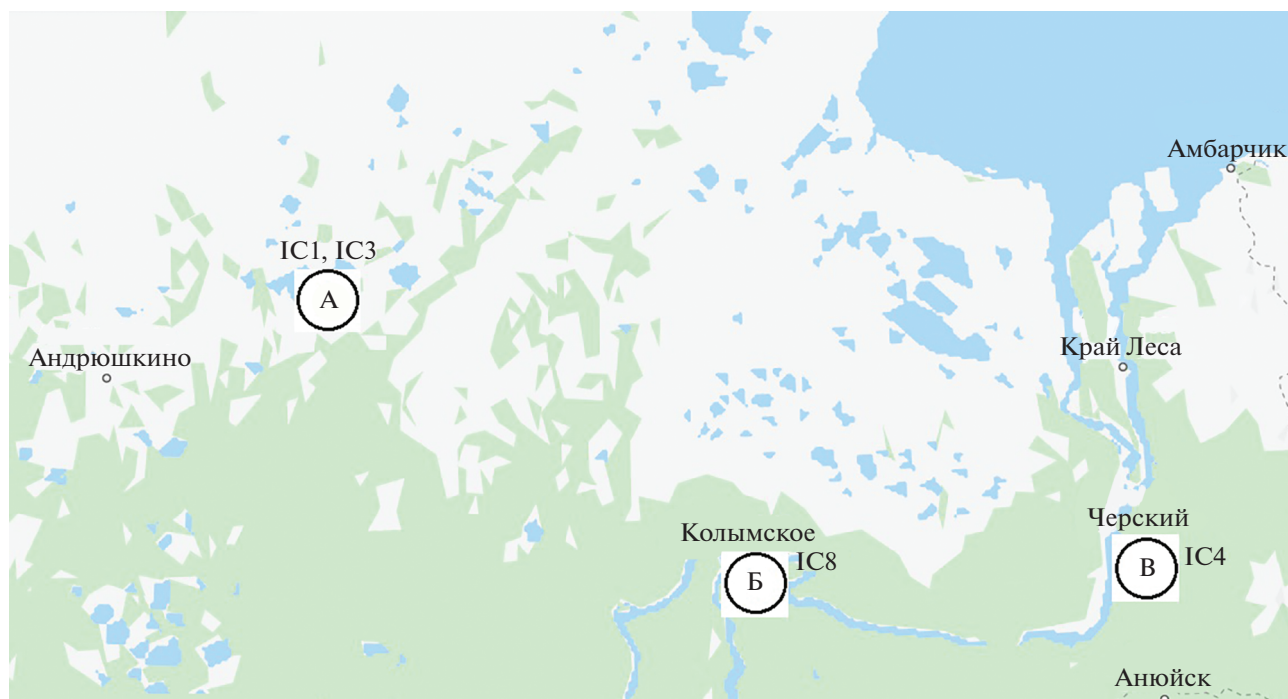


Рис. 1. Районы исследования: А – р. Алазея, Б – устье р. Омолон, В – протока Амболиха (карты Google).

буровыми растворами с соблюдением требований стерильности, как описано ранее [22].

Отбор почвенных образцов для определения несиликатного железа проводили по основным горизонтам из профилей под задернованными бугорками и из мерзлого дна разреза. В случае разреза 518-07 образцы из неоттаявшей толщи отбирали до глубины 15 см от подошвы сезонноталого слоя, глубже которой залегал чистый лед, по-видимому, полигонально-жильной природы.

Определение потери при прокаливании, pH, гидролитической кислотности, содержания обменных оснований и CO₂ карбонатов проводили в химико-аналитическом комплексе ИФХиБПП РАН. Определение валового углерода выполняли в ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН методом сухого сжигания. Содержание органического углерода рассчитывали по разности между валовым его содержанием и содержанием углерода карбонатов, определенным ацидиметрическим методом.

Определение железа. Фракционный состав несиликатного железа определяли по схеме Зонна [3] в лаборатории отдела географии и эволюции почв Института географии РАН. В полевых условиях определяли содержание подвижных форм железа, извлекаемых 0.1 н. серной кислотой из свежих образцов [1]. Аналогичное определение мобильного железа в образцах многолетнемерзлых отложений осуществляли в лаборатории, куда буровые керны

доставляли в мерзлом состоянии. Для определения подвижного железа использовали методику, разработанную для природных вод [5] с раздельным титрованием трех- и двухвалентных форм 0.01 н. трилоном Б. В лабораторных условиях содержание трехвалентного железа определяли путем титрования, а двухвалентного – путем колориметрического определения с 0.5% раствором α-α'-дипиридила по методике Виригиной–Аринушкиной (ГОСТ 27395-87). Для почв крутого северного склона (разрезы 508-07, 509-07 и 510-07), где содержание оксалоторастворимого железа по Тамму и кислототорастворимого железа определяли для одних и тех же профилей, можно точно сказать, какую часть подвижные формы составляют от общего содержания аморфного железа. Для плакоров и пологих склонов, где соответствующие анализы выполняли для почв разных катен, доля подвижного железа может быть оценена только приблизительно.

Молекулярные методы. Для выделения тотальной ДНК из образцов почвы и мерзлой породы использовали набор PowerSoil® (MO BIO Laboratories Inc., USA), очистку и концентрирование полученной ДНК осуществляли с помощью набора Genomic DNA Clean and Concentrator® Kit (Zymo Research Corporation, USA). Секвенирование метагенома выполняли в центре геномных исследований г. Барселоны (Centre for Genomic Regulation, Barcelona, Spain) на платформе Illumina HiSeq 2000™ и в университете Теннесси (США) на платформе Illumina MiSeq. Необработанные

данные секвенирования, около 19.8 Гб, что составляет 143.7–150.0 млн последовательностей со средней длиной 150 пар оснований, загружали на сервер MG-RAST [16] для получения геномных аннотаций. Более 95% последовательностей прошли контроль качества.

Микробиологические методы. Для получения накопительных культур железовосстанавливающих бактерий (ЖВБ) использовали модифицированную среду [29], в которую добавляли (мл/л) раствор микроэлементов [23] – 1.0, раствор витаминов – 10.0 [28] и дрожжевой экстракт “Difco” – 0.002 г/л. В качестве источника углерода и донора электронов использовали ацетат натрия (конечная концентрация 20 мМ), в качестве акцептора электронов – цитрат Fe(III) (конечная концентрация 10 мМ). Приготовление минеральной среды и культивирование микроорганизмов проводили в строго анаэробных условиях под N₂ (100% в газовой фазе), pH среды 7.0–7.2. Инкубировали в темноте при 5 и 20°C в течение 40 сут. В качестве химического контроля использовали минеральную среду без инокуляции. Восстановление Fe(III) определяли колориметрическим методом по образованию стабильного окрашенного комплекса двухвалентного железа с феррозином [26].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Строение и химические свойства изучаемых почв. Почвы ключевого участка в бассейне р. Алазеи (рис. 1, А) имеют средне- или тяжелосуглинистый состав и характеризуются отсутствием элювиально-иллювиальной дифференциации. Под положительными элементами микрорельефа типично наличие гумусовых затеков в верхней части почвенного профиля и криотурбационных включений торфа – в средней и нижней его частях. Наиболее дренированные позиции на вершинах водоразделов и в верхней части пологих склонов занимают криоземы надмерзлотно-глееватые. В средней части пологого склона северной, в нижней части пологого склона южной экспозиции и на крутом склоне из сменяют глееземы криотурбированные. В верхней части профиля склоновых почв обычно присутствуют грубогумусовые (АО) или перегнойные (Н) горизонты. На вершине водоразделов из-за частых циклов пятнообразования подобные горизонты не всегда успевают сформироваться, чаще органо-аккумулятивная часть представлена оторфованными гумусово-слаборазвитыми (Wt) горизонтами. Верхняя и средняя части профиля в криоземах представлены сериями неоглеенных или слабооглеенных горизонтов (Vhi, Vcm, V@ и др.), нижняя – глееватыми горизонтами (Vg). Наконец, в надмерзлотной части профиля, в интервале глубин 50–70 см присутствует глеевый горизонт (Gt), частично вытесняющий из мерзлоты в наиболее теплые летние

сезоны. Ему свойственны сизая или серо-сизая окраска с редкими желтыми или охристыми призмами, высокая влажность, часто тиксотропность, резкий переход от вышележащих глееватых горизонтов, отсутствие структуры, плотное сложение, высокое содержание гумуса, наличие субгоризонтальных торфяных линз и прослоев, часто двух–четырех, залегающих параллельно друг другу. Криоземы и глееземы различаются соотношением неоглеенной и оглеенной частей профиля. Если в криоземах неоглеенные горизонты занимают от двух третей до половины деятельного слоя, то в глееземах их мощность уменьшается, и в вариантах у подножья склона составляет всего 3–6 см.

Верхним горизонтам почв водоразделов свойственна сильноокислая реакция среды (табл. 1), глубже она сменяется среднекислой. Величина гидролитической кислотности снижается по профилю от 6–19 до 2–3 × 10⁻² моль/кг, а степень насыщения почвенного поглощающего комплекса (ППК) возрастает с 25–46 до 68–80%. Почвы пологих склонов отличаются господством сильнокислой среды по всему профилю, кроме глеевого горизонта, где она среднекислая. Насыщенность ППК основаниями повышается по профилю с 25–30 до 52–73%. В составе обменных оснований здесь, как и на плакоре, преобладает кальций. Почвы крутых склонов характеризуются господством среднекислой среды, которая в нижней части профиля может меняться на слабокислую, а в глеевом горизонте – на нейтральную. Степень насыщения ППК основаниями невелика лишь в органогенных горизонтах, а в минеральных составляет 61–96%. В составе обменных оснований преобладают кальций и магний.

Распределение форм железа по почвенным профилям. В почвах склонов наблюдается преимущественно аккумулятивное распределение содержания общего несиликатного (дитиониторастворимого) железа и во всех случаях – аккумулятивное распределение его окристаллизованной формы. Такая картина определяется, в первую очередь, биогенным накоплением элемента в верхней части профиля и выносом его из нижней части, в особенности из надмерзлотного горизонта, в результате глеевого процесса. Средневзвешенное содержание дитиониторастворимого железа по профилям почв пологого склона изменяется в пределах 1.90–2.10%.

Содержание аморфного (оксалаторастворимого) железа обычно распределено бимодально с минимумом в средней части профиля. В нижних глееватых и, тем более, в глеевом горизонте доля этой фракции в составе несиликатного железа возрастает. Наиболее резкое расширение отношения концентраций оксалато- и дитиониторастворимого железа ([Fe_{ox}]/[Fe_{dt}], коэффициента Швертмана) в пределах минеральной толщи на-

Таблица 1. Химическое состояние тундровых почв бассейна р. Алазеи

Горизонт	Глубина, см	С _{орг} , %	pH		Гидролитическая кислотность, 10 ⁻² моль/кг	Содержание обменных оснований, 10 ⁻² моль/кг				Степень насыщенности ППК, %
			H ₂ O	KCl		Ca	Mg	Na	K	
Разрез 502-07, вершина водораздела										
Wt	0-4	12.52	4.2	3.6	18.80	5.62	4.38	0.35	0.85	24.78
Bhi	4-8	He опр.	4.9	3.8	6.30	4.72	4.28	0.42	0.49	46.19
B	8-17	1.47	5.8	4.7	2.70	6.96	4.90	0.36	0.26	70.83
B@	17-36	1.23	6.0	4.9	2.00	9.66	4.94	0.30	0.30	79.81
Bg1	36-41	1.19	5.9	4.8	2.08	6.88	4.68	0.26	0.37	75.47
Bg2	41-51	1.94	5.7	4.6	2.96	6.94	4.40	0.29	0.46	68.46
Gt	51-64	3.15	5.5	4.4	4.09	6.96	3.90	0.27	0.59	60.58
Разрез 504-07, середина пологого южного склона										
AO	0-4	13.59	4.3	3.5	19.81	6.26	4.12	0.63	0.75	24.90
Vcm	4-7	He опр.	4.7	3.5	6.71	4.50	2.90	0.23	0.33	38.85
B@	7-21	1.61	5.3	4.1	3.89	5.30	4.06	0.22	0.28	57.11
Bg1	23-30	1.21	5.4	4.3	2.93	4.88	3.80	0.25	0.21	62.08
Bg2	30-46	1.76	He опр.	He опр.	2.76	6.56	4.24	0.28	0.29	68.43
Gt	58-64	4.60	5.5	4.6	4.47	9.02	4.14	0.27	0.44	61.97
Разрез 507-07, нижняя часть пологого южного склона										
AO	0-6	14.36	4.2	3.3	19.96	5.48	3.92	0.54	0.77	23.16
Vcm	6-9	1.32	5.2	4.0	3.8	4.78	3.66	0.20	0.30	55.38
Bg2	18-36	1.52	5.3	4.0	3.92	6.10	3.62	0.22	0.20	57.35
Bg3	38-50	2.26	5.3	4.2	5.06	6.18	3.86	0.32	0.25	52.44
Gt	51-59	1.41	5.8	4.9	1.90	6.32	3.06	0.20	0.36	73.40
Разрез 508-07, верхняя часть крутого северного склона										
H	0-2	8.71	5.2	4.5	17.98	7.66	7.42	0.39	1.44	34.28
Vcm	3-6	He опр.	5.5	4.5	2.16	4.58	4.44	0.29	0.42	70.78
B@	6-14	0.96	5.7	4.8	2.05	5.24	4.40	0.31	0.27	72.48
Bg1	14-35	0.79	5.9	4.8	1.74	5.56	4.40	0.23	0.23	75.74
Bg2	22-45	1.66	6.0	5.1	1.95	6.78	3.20	0.22	0.28	73.85
Bg3	45-60	He опр.	6.2	5.3	1.22	5.46	4.06	0.24	0.29	81.20
Gt	60-69	0.27	7.0	6.1	0.20	5.12	3.90	0.23	0.30	96.13

блюдается в почвах крутого склона, для которых значения этого показателя сверху вниз по профилю расширяются от 0.37–0.42 до 0.72–0.93. В почвах пологих склонов значения коэффициента Швертмана в верхних и нижних минеральных горизонтах различаются не столь сильно: 0.34–0.37 и 0.49–0.59 соответственно. Лишь у подножья масштаб увеличения этого показателя по профилю (с 0.47 до 0.83) приближается к таковому в случае почв крутого склона. В органо-аккумулятивных горизонтах значения коэффициента Швертмана сравнительно невелики (0.37–0.61), что может быть связано с низкими температурами в верхней части профиля, способствующими дегидратации и кристаллизации аморфных соединений железа. В нижней части пологого и крутого склонов (разрезы 507-07 и 510-07), где создаются оптимальные условия для снегонакопления, отношение концентраций для органо-аккумулятивных горизонтов (0.51–0.61) заметно шире, чем в почвах других позиций (0.37–0.44). Высокое содержание пирофосфаторастворимого железа по Баскомбу (0.47–0.81%) имеет место в органо-аккумулятивных горизонтах, в пределах минеральной части профиля его значения изменяются в пределах 0.07–0.33%.

В водораздельной почве (разрез 502-07) наблюдается небольшая аккумуляция дитиониторастворимого железа в органо-аккумулятивном горизонте, а в пределах минерального профиля – увеличение содержания сверху вниз с резким уменьшением в надмерзлотной зоне. Средневзвешенное содержание его по профилю составляет 1.89%. Распределение оксалаторастворимого железа повторяет таковое для дитиониторастворимого, но в более сглаженном виде. Аккумуляция в горизонте Wt выглядит не столь отчетливо, снижение содержания в надмерзлотном горизонте здесь не так заметно. Величина коэффициента Швертмана меняется по профилю в узких пределах (от 0.43 до 0.53), а в глеевом горизонте резко увеличивается (до 0.86). Пирофосфаторастворимое железо распределено бимодально, его концентрационные максимумы приурочены к горизонтам с высоким содержанием органического вещества (табл. 1, 2): органо-аккумулятивному и надмерзлотному глеевому. Здесь на долю железа в комплексе с гумусовыми веществами приходится примерно половина от общего содержания его аморфных форм. В минеральной части профиля (рис. 2) содержание пирофосфаторастворимого железа имеет тенденцию к увеличению в глубь по профилю.

В пределах склона наблюдается увеличение содержания оксалаторастворимого железа, прежде всего, для глееватых горизонтов, вниз по катене, то есть в направлении нарастания морфохроматических признаков оглеения. В нижней части склона наблюдается большее содержание пирофосфаторастворимого железа по сравнению с водораздель-

ным профилем из-за увеличения доли органических форм в составе аморфного Fe_2O_3 .

В почвах крутого склона средневзвешенное по профилю содержание несиликатного (дитиониторастворимого) железа составляет 1.57, 1.67 и 1.78% для разрезов 508-07, 509-07 и 510-07 соответственно, что в среднем на 15% меньше, чем в почвах водораздела и пологого склона. В верхней неоглеенной части профиля уменьшение общего содержания несиликатного железа по сравнению с плакорным вариантом происходит за счет аморфной формы, а для горизонтов, затронутых оглеением, – как аморфной, так и окристаллизованной. На фоне общего обезжелезнения почв крутых склонов также наблюдается тенденция к перераспределению вниз по катене несиликатного железа, в первую очередь оксалаторастворимого. Поэтому почвы верхней и средней частей крутых склонов обезжелезнены в наибольшей степени. В нижней же части склона меняется соотношение между аморфным и окристаллизованным железом, коэффициент Швертмана увеличивается до 0.42–0.79.

Содержание подвижного железа, экстрагируемого 0.1 н. H_2SO_4 вытяжкой из свежих образцов, по профилю склоновых почв распределено бимодально (рис. 2). Верхний максимум приурочен к перегнойным или грубогумусовым горизонтам (71–148 мг Fe/100 г), а в профиле 508-07 – к горизонту поверхностного оглеения (197 мг Fe/100 г). Нижний, гораздо более значительный, максимум (417–659 мг Fe/100 г) соответствует надмерзлотным глеевым горизонтам. Помимо этого, экстрагируемость железа существенно меняется при переходе от верхних минеральных Bhi, Bcm, B@ и др. к глееватым горизонтам Bg и резко изменяется при переходе от них к глеевым горизонтам Gt, где все или почти все экстрагируемое железо представлено двухвалентной формой. Увеличение содержания кислоторастворимого железа вниз по профилю хорошо согласуется с нарастанием проявления морфохроматических признаков подвижности этого элемента. Отношение $[Fe(II)]/[Fe(III)]$ в верхней части профиля может быть несколько расширено, что отчасти определяется двухвалентной формой содержания железа в неразложившихся растительных тканях. Наибольших значений (>1.00) оно достигает в горизонте поверхностного оглеения (разрез 508-07), в грубогумусовом горизонте АО (разрез 514-07) и перегнойном горизонте Н (разрез 515-07). В минеральной толще оно изменяется в широких пределах (0.08–0.90), а в надмерзлотном горизонте Gt – стремится к бесконечности.

Доля кислоторастворимого железа от оксалаторастворимого в пределах минеральных горизонтов несколько увеличивается вниз по профилю и резко увеличивается при переходе к глеевому горизонту. Для органо-аккумулятивных горизонтов она примерно может быть оценена в 17–29%, для горизон-

Таблица 2. Фракционный состав несиликатного железа в тундровых почвах бассейна р. Алазеи (рассчитано на прокаленную почву), %

Горизонты	Глубина, см	Содержание Fe						Коэффициент Швертмана
		дитионит-растворимого	окристаллизованного	аморфного общего (оксалат-растворимого)	аморфного железоорганического (пирофосфат-растворимого)	аморфного минерального	подвижного кислото-растворимого	
Разрез 502-07, вершина водораздела								
W _T	0–4	1.33	0.65	0.68	0.34	0.34	He опр.	0.51
B	8–17	1.13	0.53	0.60	0.11	0.49	»	0.53
B@	17–36	1.56	0.88	0.68	0.11	0.57	»	0.43
Bg ₁	36–41	1.70	0.92	0.78	0.12	0.66	»	0.46
Bg ₂	41–51	1.84	0.88	0.98	0.17	0.81	»	0.53
G _T	51–64	0.80	0.11	0.69	0.36	0.33	»	0.86
Разрез 504-07, середина пологого южного склона								
AO	0–4	1.90	1.20	0.70	He опр.	He опр.	He опр.	0.37
B@	7–21	1.41	0.89	0.52	»	»	»	0.37
Bg ₁	23–30	1.29	0.83	0.46	»	»	»	0.36
Bg ₂	30–46	1.34	0.73	0.61	»	»	»	0.46
G _T	58–64	1.36	0.69	0.67	»	»	»	0.49
Разрез 505-07, нижняя часть пологого южного склона								
W _T	0–3	1.51	0.90	0.61	He опр.	He опр.	He опр.	0.40
B	5–15	1.59	1.05	0.54	»	»	»	0.34
Bg ₂	15–20	1.49	0.92	0.57	»	»	»	0.38
Bg ₃	21–47	1.61	0.95	0.66	»	»	»	0.41
G _T	47–57	1.07	0.44	0.63	»	»	»	0.59
Разрез 507-07, нижняя часть пологого южного склона								
AO	0–6	1.74	0.86	0.88	0.56	0.32	He опр.	0.51
B _{сrm}	6–9	1.32	0.70	0.62	0.17	0.45	»	0.47
Bg ₂	18–36	1.47	0.75	0.72	0.18	0.54	»	0.49
Bg ₃	38–50	1.23	0.54	0.69	0.23	0.46	»	0.56
G _T	51–59	0.76	0.13	0.63	0.22	0.41	»	0.83
Разрез 508-07, верхняя часть крутого северного склона								
AO	0–5	1.36	0.85	0.51	He опр.	He опр.	He опр.	0.37
G	2–14	1.77	0.99	0.78	»	»	0.335	0.44
B@	6–14	1.10	0.73	0.37	»	»	0.031	0.34
Bg ₁	14–35	0.95	0.57	0.38	»	»	0.043	0.40
Bg ₂	22–47	1.14	0.63	0.51	»	»	0.027	0.45
G _T	55–69	0.69	0.05	0.64	»	»	0.043	0.93
Разрез 509-07, середина крутого северного склона								
AO	0–5	1.54	0.96	0.58	He опр.	He опр.	HO	0.37
B@	9–14	1.28	0.75	0.53	»	»	0.015	0.41
Bg ₁	14–35	1.12	0.70	0.42	»	»	0.047	0.38
Bg ₂	35–57	1.17	0.70	0.47	»	»	0.045	0.40
G _T	62–74	0.93	0.24	0.69	»	»	0.712	0.74
Разрез 510-07, нижняя часть крутого северного склона								
AO	2–6	1.67	0.66	1.01	He опр.	He опр.	0.242	0.61
B@	11–28	1.21	0.70	0.51	»	»	0.048	0.42
Bg	32–41	1.24	0.27	0.97	»	»	0.228	0.79
G _T	41–53	1.07	0.29	0.78	»	»	0.553	0.72

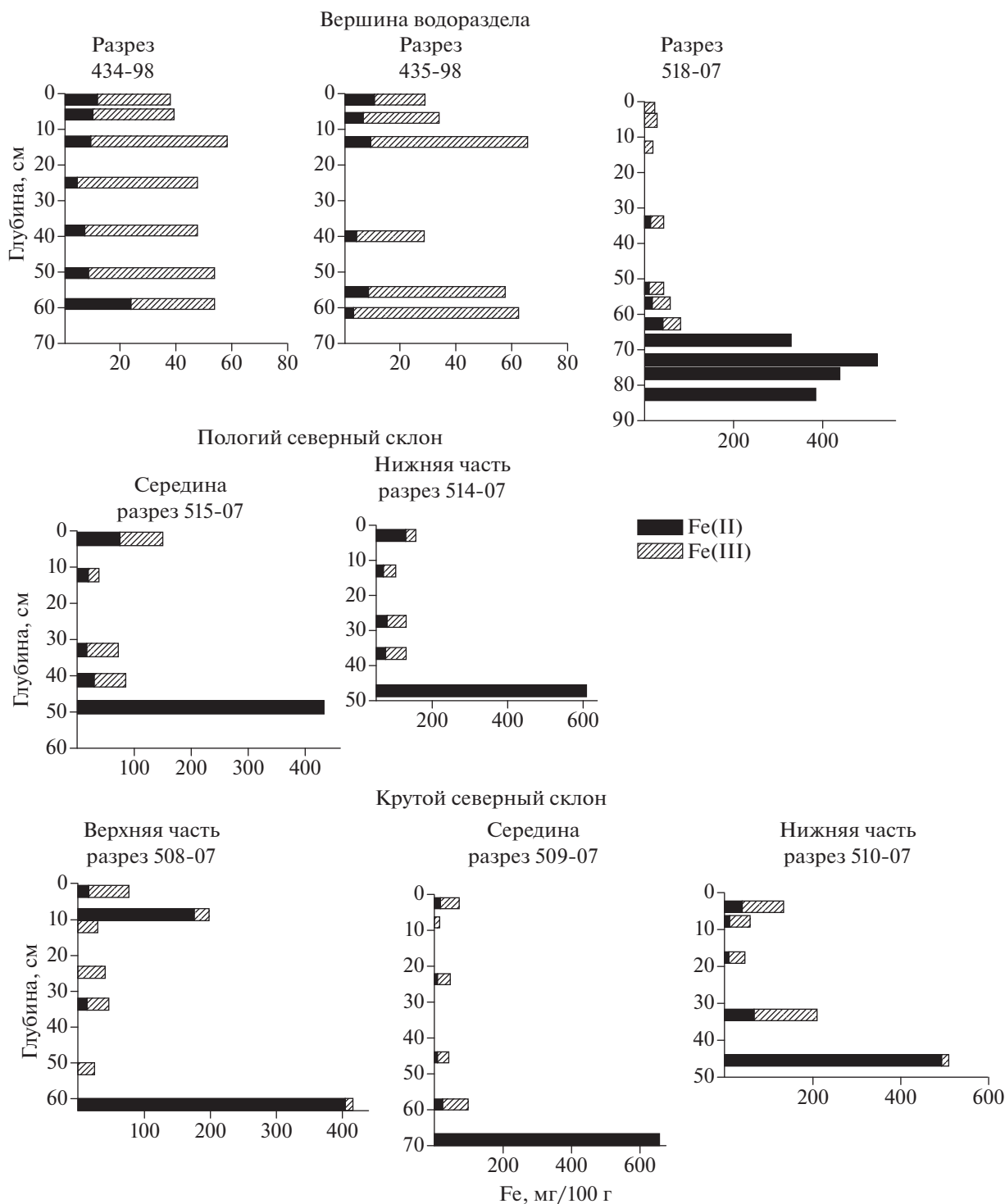


Рис. 2. Подвижное железо в тундровых почвах.

та поверхностного оглеения — в 43%, для неоглее-ных минеральных горизонтов — в 3–10%, для глее-ватых — в 5–24%, а для глеевых — в 67–100%. В последнем случае все аморфное железо надмерз-лотной части некоторых профилей находится в ви-де подвижных соединений Fe(II). Распределение

кислоторастворимого железа по профилю плакор-ных почв отличается от такового в склоновых вари-антах отсутствием верхнего максимума, что связа-но с особенностями органико-аккумулятивной ча-стью профиля на водоразделах, представленной здесь в большинстве случаев гумусово-слаборазви-

тыми горизонтами. Возрастание содержания вниз по профилю по сравнению со склоновыми почвами выглядит более сглажено. В неоттаявшей части глеевого горизонта содержание подвижного железа еще выше, чем в оттаявшей. Отношение $[Fe(II)]/[Fe(III)]$ в неоглеенных горизонтах изменяется в пределах 0.10–0.60, а в глееватых – в пределах 0.18–1.13. Доля суммарного кислоторастворимого железа от оксалаторастворимого в пределах профиля может быть оценена в 4–12%, а в глеевом горизонте – 52–83%.

Для почв, как пологих, так и крутых склонов, сверху вниз по мезорельефу имеет место увеличение содержания суммарного кислоторастворимого железа, согласующееся с усилением морфологических признаков глея. Различия по этому показателю между профилями внутри катен определяются как двухвалентной, так и трехвалентной формой элемента, но роль двухвалентной формы существенно выше, что особенно заметно в случае пологого склона. Наиболее существенные различия здесь наблюдаются для надмерзлотных глеевых горизонтов, где все подвижное железо двухвалентно.

Соответствие между увеличением содержания кислоторастворимого железа вниз по профилю почв так же, как и вниз по катенам, и нарастанием морфохроматических признаков подвижности железа, на наш взгляд, говорит в пользу того, что последние отвечают протекающим в современных условиях процессам глееобразования. Несмотря на преобладание окислительных условий на дренированных плакорах, оглеение входит в комплекс почвообразовательных процессов, формирующих профиль.

В нижней части пологих склонов в связи с их большим увлажнением глеевый процесс становится господствующим. Сверху вниз по мезорельефу в почвах происходит увеличение содержания оксалаторастворимого и кислоторастворимого железа, а также доли двухвалентной формы в составе последнего. В этом же направлении уменьшаются значения рН, возрастает потенциальная кислотность, снижается насыщенность ППК основаниями.

Почвы крутых склонов развиваются в условиях непрекращающейся плоскостной эрозии, определяющей их молодость. Им свойственны более холодные тона фоновой окраски и меньшая кислотность, которую в данном случае можно рассматривать в качестве показателя степени педогенной трансформации исходной породы. В нижних горизонтах реакция среды может быть близкой к нейтральной или нейтральной. Их обезжелезнение – снижение содержания дитиониторастворимого железа по сравнению с почвами плакоров и пологих склонов, – по нашим представлениям, связана с вымыванием в условиях свободного дренажа значительной части подвижного железа, в больших количествах содержащегося в едомных и тем более

олерских отложениях. В пределах склона, особенно нижней его части также происходит перераспределение оксалато- и кислоторастворимого железа. Эти почвы испытывают постоянный приток влаги из-за вытаивания неглубоко расположенных ледяных жил, поэтому на наиболее крутых склонах создаются условия наибольшего переувлажнения и развиваются наиболее оглеенные разности. Схожий тип катен ранее описан нами на мысу Медвежьем [8].

Наиболее интересным и сложным для интерпретации объектом является глеевый горизонт в надмерзлотной части большинства описанных почв. Помимо морфологического своеобразия этот горизонт отличают обезжелезнение (потеря общего несиликатного и окристаллизованного железа); господство аморфного железа над окристаллизованным; высокое содержание комплексных железоорганических соединений; преобладание, иногда полное, мобильных форм в составе аморфного Fe_2O_3 ; почти всегда исключительно двухвалентный состав подвижного железа, указывающий на постоянство восстановительных условий; большое содержание водорастворимого и обменного $Fe(II)$, дающего интенсивную качественную реакцию в природных условиях.

Несоответствие наличия восстановленного глеевого горизонта мезофильной тундровой растительности, особенно на дренированных водоразделах и в верхней части пологих склонов; резкий переход к горизонту G_t от вышележащей глееватой толщи; законсервированность нижней его части в многолетней мерзлоте позволяют предполагать реликтовую природу этого горизонта. Однако повсеместное распространение указывает на то, что возраст его не старше возраста современного мезорельефа. Есть основания считать, что горизонт G_t генетически связан с органогенным надмерзлотно-аккумулятивным горизонтом, описанным в тундровой зоне Колымской низменности [2, 4]. Последний включен в этот глеевый горизонт, и мы склонны рассматривать их как единое целое.

Как показывают наши наблюдения в бассейне р. Алазеи (с 1998 г.) и на территории Колымской низменности вообще (с 1984 г.) глеевый горизонт может годами, возможно десятилетиями, существовать в замерзшем состоянии, за пределами слоя сезонного протаивания и сферы действия современных процессов почвообразования. Нерегулярные и кратковременные вхождения G_t в состав деятельного слоя вызывают некоторую трансформацию верхней его части, выражающуюся в частичном изменении окраски, в появлении желто-охристых примазок, в формировании даже окисно-глеевого горизонта (G_{ox}) над ним (профили 434-98 и 435-98), а также в несколько пониженном содержании кислоторастворимого железа в протаивающей части горизонта G_t по

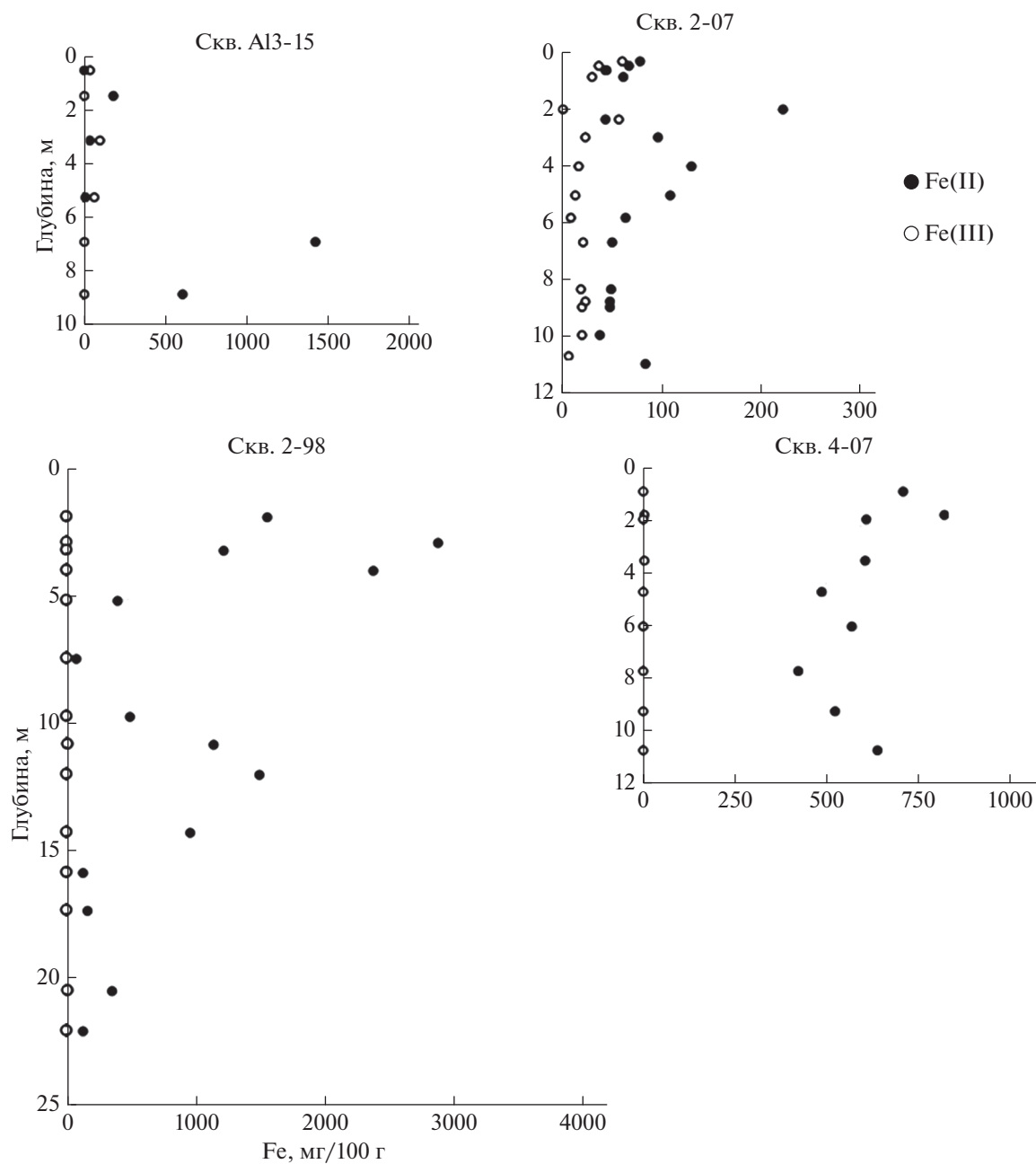


Рис. 3. Подвижное железо в скважинах.

сравнению с непротаивающей. Однако полной окислительной деградации его не происходит. В качестве одной из причин столь высокой окислительно-восстановительной буферности глеевого горизонта, скорее всего, выступают как раз включения больших объемов торфяного материала турбационной природы.

Сопоставление экстрагируемости железа 0.1 н. H_2SO_4 , определенной в холодном 1998 и теплом 2007 гг. на соседних плакорах, показало, что увеличение мощности деятельного слоя и вытаивание глеевого горизонта изменяют конфигурацию

профильного распределения подвижного железа, резко увеличивают его запас в почвенном профиле и смещают соотношение двух- и трехвалентной форм (рис. 2).

Распределение форм железа в многолетнемерзлых отложениях. На ключевом участке бассейна р. Алазеи содержание подвижного железа в верхней части геологического разреза, представленной ММО едомной свиты (скважина А1 3-15), изменяется в широких пределах. Серые и сизо-серые горизонты, весьма богатые железом (185–1432 мг Fe/100 г), представленном почти исключительно

двухвалентной формой, чередуются здесь с неоднородными по окраске горизонтами со сравнительно невысоким его содержанием (39–138 мг Fe/100 г), где преобладает трехвалентная форма – отношение $[Fe(II)]/[Fe(III)]$ составляет 0.08–0.38. В большинстве случаев значения этого показателя больше, чем в минеральных горизонтах современных почв, исключая надмерзлотный глеевый. Подстилающие отложения аллювиальной олерской свиты, вскрытые скважиной 2-98, характеризуются весьма высокой экстрагируемостью железа (до 2366–2865 мг Fe/100 г) и практически полным отсутствием трехвалентной формы в его составе, что указывает на господство восстановительных условий по всей изученной толще.

Определение содержания двух- и трехвалентного железа в мерзлых отложениях скважин 2-07 и 4-07 выявило, что в обеих Fe(II) превалирует над Fe(III), причем в отложениях голоценовой поймы и позднплейстоценового старичного озера (скважина 4-07) трехвалентное железо полностью отсутствовало, а в породах едомной свиты (ледового комплекса) (скважина 2-07) присутствовало в небольших количествах (рис. 3). В этой же скважине во всех исследованных образцах фиксировался биогенный метан, тогда как в скважине 2-07 его не обнаружено [20]. Преобладание двухвалентной формы подвижного железа над трехвалентной в большинстве изученных образцов ММО указывает на превалирование процесса редукции железа и позволяет предполагать наличие ЖВБ в составе микробных сообществ многолетней мерзлоты и специфических белков, связанных с их жизнедеятельностью.

Анализ метагеномов. Одним из наиболее информативных методов оценки разнообразия природных микробных сообществ являются метагеномные исследования. Этот же подход позволяет оценить функциональные гены белков, ответственных за основные биогеохимические процессы. Анализ аннотированных метагеномов выявил, что в них наиболее широко представлены микроорганизмы 9 бактериальных и одного архейного филума: *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Firmicutes*, *Chloroflexi*, *Bacteroidetes*, *Acidobacteria*, *Cyanobacteria*, *Verrucomicrobia*, *Planctomycetes* и *Euryarchaeota* (рис. 4). Количество микроорганизмов, относящихся к другим филумам, было менее 1%. Гены микроорганизмов, относящихся к филуму *Proteobacteria*, доминируют в образцах старичного озера (IC4) и глееватом горизонте Vg (глубина 50–60 см) водораздельного криозема надмерзлотно-глееватого тяжелосуглинистого (IC1), *Actinobacteria* более широко представлены в отложениях позднплейстоценового ледового комплекса из скважин 2-07 и А13-15 (образцы IC8 и IC3)). Известно, что большинство ЖВБ относится к филуму *Proteobacteria* [15]. Нами показано, что в образце IC4 присутствует больше микроорганизмов, связанных с метановым цик-

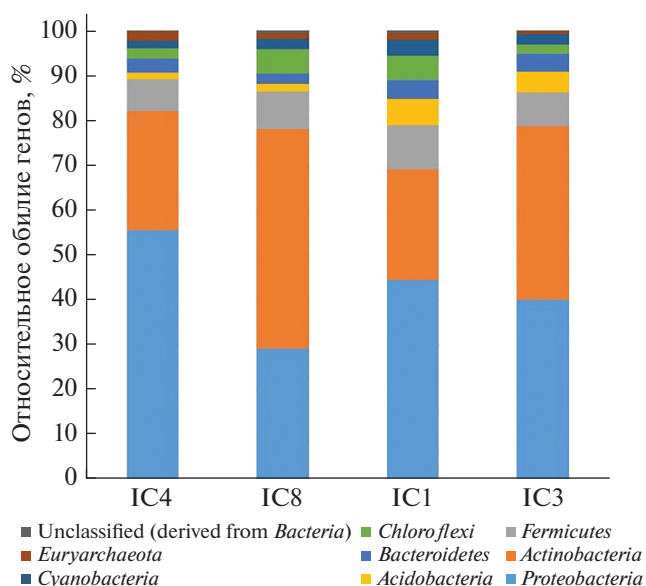


Рис. 4. Анализ метагеномов на уровне филума (данные нормализованы). Показаны только филумы, содержание которых превышало 1%.

лом, чем в образце из ледового комплекса (IC8) [20]. Анализ четырех метагеномов позволил выявить и сравнить количество последовательностей генов 16S рРНК, принадлежащих трем основным родам железовосстанавливающих бактерий: *Shewanella*, *Geobacter* и *Desulfuromonas* (рис. 5, А). В отложениях старичного озера (IC4) и глееватом горизонте современной тундровой почвы (IC1) эти микроорганизмы были представлены большим количеством генов 16S рРНК, чем в отложениях ледового комплекса (IC8 и IC3).

Как известно, железо необходимо для всех живых организмов, включая бактерии. Этот элемент входит в состав белков, осуществляющих важнейшие метаболические функции. В составе исследованных метагеномов выявлены гены, кодирующие белки, участвующие в ассимиляционных и диссимиляционных процессах восстановления и окисления железа (табл. 4). Видно, что в IC1 (глееватый горизонт современной тундровой почвы) по сравнению с образцом IC3 из подстилающих ММО превалируют белки, ответственные за процессы цикла железа, включая транспорт этого элемента в микробную клетку. Сравнивая белки в образцах IC4 и IC8, можно заметить, что набор белков, необходимых для восстановления железа, представлен большим количеством копий в IC4, чем в IC8, тогда как белки ассимиляционной железоредукции представлены большим количеством генов в IC8, чем в IC4. Эти данные являются еще одним подтверждением потенциал задающей роли биогеохимических реакций, осуществляемых микроорганизмами в процессе формирования почв и осадочных отложений.

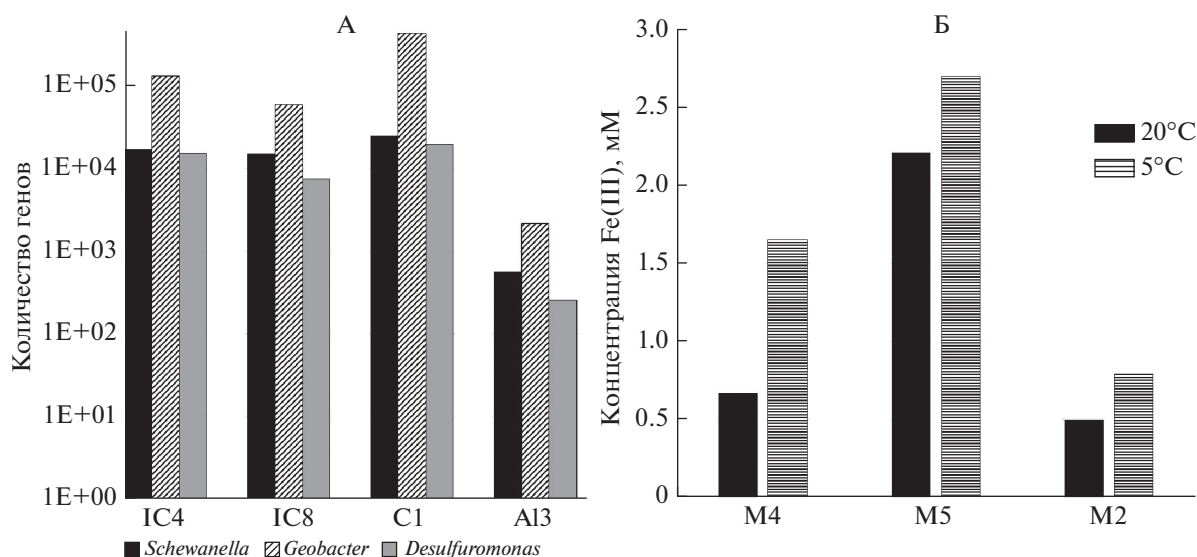


Рис. 5. Количество 16S рНК генов железовосстанавливающих микроорганизмов в метагеномах (А); образование двухвалентного железа в накопительных культурах при разных температурах (Б). Образцы, представленные на рис. 5, Б, отобраны из скв. 4-07, протока Амболихи (рис. 1, В, табл. 3): М2 с глубины 1.4 м, М4 с 17 м и М5 с 22 м.

Микробиологические исследования. Из образцов скважины 4-07, отобранных в районе протоки Амболихи, были получены накопительные культуры, в которых при разных температурах культивирования зафиксирован процесс восстановления трехвалентного железа. В накопительных культурах, инкубируемых при температуре 20°C (рис. 5, Б), количество восстановленного железа варьировало в пределах 0.5–2.21 мМ. Максимальное количество ионов Fe(II) (2.21 мМ) отмечено в накопительной культуре М5, полученной из образца ММО Колымской низменности, отобранного с глубины 22.2–22.3 м, а минимальное в культуре М2 с глубины 1.4 м, где содержание новообразованного двухвалентного железа не превышало 0.5 мМ. В на-

копительной культуре М4, полученной из образца той же скважины, но с глубины 17.5–17.6 м, концентрация ионов Fe(II) составила 0.67 мМ.

В накопительных культурах, инкубируемых в течение 40 сут при 5°C, концентрация ионов Fe(II) изменялась от 0.79 до 2.70 мМ. Микробные сообщества трех накопительных культур в процессе роста восстанавливали цитрат Fe(III) с образованием наибольшего количества Fe(II). Максимальная концентрация Fe(II) (2.70 мМ) обнаружена в накопительной культуре М5, полученной из образца ММО Колымской низменности. В накопительной культуре М4, полученной из образца арктических отложений, взятых из той же

Таблица 3. Места отбора образцов на микробиологические и метагеномные исследования

Образец	Район исследования	Место расположения и скважины	Глубина, м	Описание
IC1	А (69.338869° N, 154.996948° E)	р. Алазея	0.5–0.6	Современная почва (криозем надмерзлотно-глееватый тяжелосуглинистый, горизонт Bg)
IC3		р. Алазея, скв. А13-15	3.5	Оторфованный горизонт в позднеплейстоценовом ледовом комплексе
IC8	Б (68.693947° N, 158.710142° E)	р. Омолон, скв. 2-2007	16	Ледовый комплекс, поздний плейстоцен, суглинок
IC4	В (68.711290° N, 161.434493° E)	Протока Амболиха, скв. 4-2007	1.4 17.5 22.0	Старичное озеро, поздний плейстоцен, суглинок

Примечание. Районы А, Б и В – представлены на рис. 1.

Таблица 4. Функциональные белки, связанные с циклом железа (число белок-кодирующих генов в метагеномах современной почвы и образца многолетнемерзлой породы)

Номен- клатура	Функциональные белки	Р. Алазя		Р. Амболиха и Омолон	
		IC1	IC3 (A13-15)	IC4 (4-07)	IC8 (2-07)
	Fe-содержащие белки				
EC 1.2.7.1	Pyruvate: ferredoxin oxidoreductase	27291	155	9588	1858
EC 1.2.7.8	Indolepyruvate oxidoreductase	15875	159	18473	2051
EC 1.2.7.4*	Carbon monoxide dehydrogenase	195098	1479	51839	51725
EC 1.17.1.9*	Formate dehydrogenase—O, iron—sulfur	2066	11	798	278
EC 1.18.1.3	Naphthalene 1,2-dioxygenase system ferredoxin—NAD(+) reductase	17	1	16	68
EC	4Fe—4S ferredoxin, iron—sulfur binding	12623	7	10511	7212
EC 1.7.7.1	Ferredoxin—nitrite reductase	2874	22	584	108
EC 1.18.1.2	Ferredoxin—NADP(+) reductase	3118	1	1531	310
EC 1.8.7.1	Ferredoxin—sulfite reductase (assimilatory)	6842	35	919	858
	Белки ассимиляционной железоредукции				
EC 1.5.1.30	Flavin reductase	588	21	958	420
EC 7.1.1.8*	Ubiquinol—cytochrome c reductase	26319	858	20376	23046
EC	Ferredoxin, 2Fe—2S	26660	142	2667	4219
	Белки диссимиляционной железоредукции				
	Periplasmic decaheme cytochrome c, MtrA,D	1567	5	75	40
EC 1.18.6.1	Nitrogenase (molybdenum—iron)	2810	19	1380	22
EC 1.18.6.1	Nitrogenase (vanadium—iron)	4	9	7	0
	Белки транспорта Fe(III) и Fe(II)				
EC 4.99.1.1	Ferrocyclase, protoheme ferro—lyase	32978	690	15682	13913
	Ferrous iron transport protein B	56840	380	14643	2605
	Белки, регулирующие транспорт Fe(III) и Fe(II)				
	Ferric uptake regulation protein FUR	19736	120	2526	975

скважины с глубины 17.5–17.6 м, количество восстановленного железа составило 1.65 мМ.

В результате экспериментов показано, что сформировавшиеся микробные сообщества ЖВБ, полученные из разных природных образцов и культивируемые при 5°C, восстанавливали трехвалентное железо более активно в отличие от сообществ, полученных из этих же образцов, но выращенных при 20°C. Зарубежными коллегами в 2017 г. было обнаружено [17], что скорость восстановления железа накопительными культурами, полученными из подледниковых отложений, отобранных в различных географически отдаленных друг от друга ледниках, была выше при 4°C по сравнению с 15°C.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получены данные, указывающие на возможность протекания глеевого процесса в водораздельных и склоновых почвах, формирующихся в условиях континентального климата тундровой зоны Колымской низменности. В почвах нижней части пологих склонов и крутых склонов этот процесс является преобладающим.

Периодически вытравивший из мерзлоты в наиболее теплые годы глеевый горизонт (Gt) характеризуется преобладанием двухвалентной формы подвижного железа в составе несиликатного, что способствует обезжелезнению этого горизонта. По всей видимости, он представляет собой реликт более теплого и влажного этапа почвообразования. Несмотря на некоторые изменения в верхней части глеевого горизонта, полной окислительной деградации при его протаивании не происходит, в том числе из-за буферной роли содержащихся в Gt торфяных прослоев и линз.

На основании анализа аннотаций метагеномов выявлены гены микроорганизмов, ответственных за железоредукцию. Показано, что в отложениях, сформировавшихся в более гидроморфных условиях и глееватом горизонте современной водораздельной почвы, доминирует филум *Proteobacteria*, к которым относятся железовосстанавливающие микроорганизмы. Три выбранных нами рода: *Shewanella*, относящийся к классу *Gammaproteobacteria*, *Geobacter* и *Desulfuromonas* (класс *Deltaproteobacteria*) — были широко представлены в этих образцах.

Выявлен процесс микробного восстановления железа в образцах (IC4) старичного озера, причем большая активность наблюдалась при температуре инкубирования 5°C, чем при 20°C. Можно предположить, что основная часть культивируемых сообществ ЖВБ адаптирована к низким температурам многолетнемерзлых отложений Арктики. Такие психрофильные сообщества играют важную роль в цикле железа и деструкции органического вещества в холодных экосистемах.

Показано, что железоредукция и осуществляющие ее микроорганизмы являются важным фактором формирования окислительно-восстановительных условий в позднем плейстоцене и современных почвах. Можно предположить, что при потеплении климата, увеличении количества атмосферных осадков, повышении температуры мерзлоты и мощности сезонного (активного) слоя все биогеохимические процессы, включая железоредукцию будут играть еще большую роль.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.В. Лупачеву за помощь при проведении почвенных исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А18-118013190181-6 и поддержана грантами РФФИ: 19-29-05003-мк и 19-04-00831, частично поддержана грантом NSF DEB-1442262.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 488 с.
2. *Губин С.В., Лупачев А.В.* Надмерзлотные горизонты аккумуляции грубого органического вещества в криоземах тундр Северной Якутии // Почвоведение. 2018. № 7. С. 815–825.
3. *Зонн С.В.* Железо в почвах (генетические и географические аспекты). М.: Наука, 1982. 209 с.
4. *Лупачев А.В., Губин С.В.* Органогенные надмерзлотно-аккумулятивные горизонты криоземов тундр Севера Якутии // Почвоведение. 2012. № 1. С. 57–68.
5. *Муликовская Е.П., Резников А.А., Соколов И.Ю.* Методы анализа природных вод. М.: Недра, 1970. 488 с.
6. *Ривкина Е.М., Краев Г.Н., Кривушин К.В., Лауринвичус К.С., Федоров-Давыдов Д.Г., Холодов А.Л., Щербакова В.А. Гиличинский Д.А.* Метан в вечномерзлых отложениях северо-восточного сектора Арктики // Криосфера Земли. 2006. Т. 10. № 3. С. 23–41.
7. *Федоров-Давыдов Д.Г., Губин С.В., Макеев О.В.* Содержание подвижного железа и возможность оглеения в почвах Колымской низменности // Почвоведение. 2004. № 2. С. 159–170.
8. *Федоров-Давыдов Д.Г., Мергелов Н.С., Морозов М.М.* Почвенный покров приморских едом Колымской низменности // Мат-лы Междунар. конф. “Криогенные ресурсы полярных регионов” (г. Салехард, июнь 2007 г.). Т. 2. С. 113–116.
9. *Федоров-Давыдов Д.Г., Давыдов С.П., Давыдова А.И., Остроумов В.Е., Холодов А.Л., Сороковиков В.А., Шмелев Д.Г.* Температурный режим почв северной Якутии // Криосфера Земли. 2018. Т. 22. № 4. С. 15–24.
10. *Abramov A., Davydov S., Ivashchenko A., Karelin D., Kholodov A., Kraev G., Lupachev A. et al.* Two decades of active layer thickness monitoring in northeastern Asia // Polar Geography. 2019. P. 1–17. <https://doi.org/10.1080/1088937X.2019.1648581>
11. *Bowman J.P., McCammon, S.A., Nichols D.S., Skerratt J.H., Rea S.M., Nichols P.D., McMeekin T.A.* *Shewanella gelidimarina* sp. nov., *Shewanella frigidimarina* sp. nov., novel Antarctic species with the ability to produce eicosapentaenoic acid (20:5 ω 3) and grow anaerobically by dissimilatory Fe (III) reduction // Int. J. System. Evolut. Microbiol. 2005. V. 47. P. 1040–1047.
12. *Canfield D., Kristensen E., Thamdrup B.* Aquatic Geomicrobiology 1st Edition. 2005. V. 48. 656 p. ISBN: 9780080575407
13. *Cowart R.E.* Reduction of iron by extracellular iron reductases: implications for microbial iron acquisition // Archives Biochem. Biophys. 2002. V. 2. P. 273–281. [https://doi.org/10.1016/S0003-9861\(02\)00012-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9861(02)00012-7)
14. *Fyodorov-Davydov D.G., Kholodov A.L., Ostroumov V.E., Kraev G.N., Sorokovikov V.A., Davydov S.P., Merekalova A.A.* Seasonal thaw of soils in the North Yakutian ecosystems // Proceedings of the Ninth International conference on permafrost (June 29–July 3, 2008, University of Alaska, Fairbanks). Fairbanks, 2008. V. 1. P. 481–486.
15. *Hedrich S., Schlömann M., Johnson D.B.* The iron-oxidizing proteobacteria // Microbiology. 2011. V. 157(6). P. 1551–1564. <https://doi.org/10.1099/mic.0.045344-0>
16. *Meyer F., Paarmann D., D'Souza M., Olson R., Glass E.M., Kubal M., Paczian T., Rodriguez A., Stevens R., Wilke A., Wilkening J.* The metagenomics RAST server—a public resource for the automatic phylogenetic and functional analysis of metagenomes // BMC Bioinformatics. V. 9. P. 386. <https://bmcbioinformatics.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2105-9-386>
17. *Nixon S.L., Telling J.P., Wadham J.L., Cockel C.S.* Viable cold-tolerant iron-reducing microorganisms in geographically diverse subglacial environments // Biogeosciences. 2017. V. 14(6). P. 1445–1455. <https://doi.org/10.5194/bg-14-1445-2017>
18. *Pecheritsyn S.A., Rivkina E.M., Akimov V.N., Shcherbakova V.A.* *Desulfovibrio arcticus* sp. nov., a psychrotolerant sulphate-reducing bacterium from a cryopeg // Int.

- J. System. Evol. Microbiol. 2012. V. 62(1). P. 33–37.
<https://doi.org/10.1099/ijs.0.021451-0>
19. Rivkina E., Gilichinsky D., Wagener S., Tiedje J., McGrath J. Biogeochemical activity of anaerobic microorganisms from buried permafrost sediments // *Geomicrobiology J.* 1998. V. 15(3). P. 187–193.
<https://doi.org/10.1080/01490459809378075>
20. Rivkina E., Petrovskaya L., Vishnivetskaya T., Krivushin K., Shmakova L., Tutukina M., Meyers A., Kondrashov F. Metagenomic analyses of the late Pleistocene permafrost-additional tools for reconstruction of environmental conditions // *Biogeosciences.* 2016. V. 13(7). P. 2207–2219.
<https://doi.org/10.5194/bg-13-2207-2016>
21. Ryzhmanova Y., Abashina T., Petrova D., Shcherbakova V. *Desulfovibrio gilichinskyi* sp. nov., a cold-adapted sulfate-reducing bacterium from a Yamal Peninsula cryopeg // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2019. V. 69(4). P. 1081–1086.
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.003272>
22. Shi T., Reeves R.H., Gilichinsky D.A., Friedmann E.I. Characterization of viable bacteria from Siberian permafrost by 16S rDNA sequencing // *Microbial Ecology.* 1997. V. 33(3). P. 169–179.
23. Slobodkin A.I., Wiegel J. Fe(III) as an electron acceptor for H₂ oxidation in thermophilic anaerobic enrichment cultures from geothermal areas. *Extremophiles.* 1997. V. 1(2). P. 106–109.
24. Vandieken V., Mussmann M., Niemann H., Jørgensen B.B. *Desulfuromonas svalbardensis* sp. nov., *Desulfuromusa ferrireducens* sp. nov., psychrophilic, Fe(III)–reducing bacteria isolated from Arctic sediments, Svalbard // *Int. J. System. Evol. Microbiol.* 2006. V. 56(5). P. 1133–1139.
<https://doi.org/10.1099/ijs.0.63639-0>
25. Ventura B.A., González F., Ballester A., Blázquez M.L., Muñoz J.A. Bioreduction of iron compounds by *Aeromonas hydrophila* // *Int. Biodeter. Biodegrad.* 2015. V. 103. P. 69–76.
<https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2015.03.034>
26. Viollier E., Inglett P.W., Hunter K., Roychoudhury A.N., Van Cappellen P. The ferrozine method revisited: Fe(II)/Fe(III) determination in natural waters // *Appl. Geochem.* 2000. V. 15(6). P. 785–790.
[https://doi.org/10.1016/S0883-2927\(99\)00097-9](https://doi.org/10.1016/S0883-2927(99)00097-9)
27. Weber K.A., Achenbach L.A., Coates J.D. Microorganisms pumping iron: anaerobic microbial iron oxidation and reduction // *Nature Rev. Microbiol.* 2006. V. 4(10). P. 752–764.
<https://doi.org/10.1038/nrmicro1490>
28. Wolin E.A., Wolin M., Wolfe R.S. Formation of methane by bacterial extracts // *J. Biological Chemistry.* 1963. V. 238(8). P. 2882–2886.
29. Zhang C., Stapleton R.D., Zhou J., Palumbo A.V., Phelps T.J. Iron reduction by psychrotrophic enrichment cultures // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1999. V. 30(4). P. 367–371.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1999.tb00664.x>

Free Iron and Iron-Reducing Microorganisms in Permafrost and Permafrost Affected Soils of Northeastern Siberia

E. M. Rivkina^{1,*}, D. G. Fedorov-Davydov¹, A. G. Zakharyuk²,
V. A. Shcherbakova², and T. A. Vishnivetskaya^{1,3}

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia*

²*Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia*

³*University of Tennessee, 1416 Circle Drive, Knoxville, TN 37996-1605 USA*

*e-mail: rivkina@issp.psn.ru

An agreement between the content of amorphous (oxalate-extractable) iron, mainly its mobile (acid-soluble) part, and morphochromatic characteristics of gley attests to the modern activity of gleyzation processes in tundra soils of the Kolyma Lowland, especially in lower parts of gentle slopes and on steep slopes. A suprapermafrost reduced gley horizon thawing out of the permafrost in the warmest years is considered a relic of the warmer and wetter stage of soil formation. An integrated analysis of data on the contents of mobile iron and annotated metagenomes indicates that microorganisms affiliated with the Proteobacteria phylum capable of iron reduction predominate in sediments formed under hydromorphic conditions and in modern mineral soil. In laboratory experiments, the process of microbial iron reduction was more active at 5°C than at 20°C. Therefore, it can be assumed that the majority of cultivated communities of iron-reducing bacteria is adapted to low Arctic temperatures. Under conditions of climate warming and an increase in precipitation, the permafrost temperature, the thickness of the seasonally thawed layer, and the high bulk iron content, iron reduction processes will play an even greater role, creating favorable redox conditions for the formation of methane, one of the most important greenhouse gases.

Keywords: iron, metagenome, microorganisms, iron reduction