

Фосфатные останки нуклеотидов и размеры геномов микрофоссилий эукариотов из микрокварцитов Палеопротерозоя (остров Гогланд, Финский залив)

Беляев А.М.¹, Юхалин П.В.²

действительные члены Палеонтологического общества при РАН

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9, Институт наук о Земле.

Email: paleovirusology@mail.ru; a.beliae@spbu.ru; abel-7-777@yandex.ru

<https://orcid.org/0000-0001-7035-7521>; <http://www.paleovirusology.ru/>

² Paleovirusology group, ООО «Сидосе», С.-Петербург, Email: paleovirusology@mail.ru

Аннотация

Кремнистые горные породы (микрокварциты), обогащенные лёгким изотопом углерода ¹²C биогенного происхождения ($\delta^{13}\text{C}$ до -29.5‰), найдены в вулканогенно-осадочных толщах Палеопротерозоя (1640 Ма) на острове Гогланд в Финском заливе (Балтийское море). В этих породах обнаружены ископаемые останки кремненных и железных микрофоссилий планктонных эукариотов: амёб, диатомей, фораминифер, жгутиконосцев, вирусоподобных структур и многоклеточных организмов. В минерализованной цитоплазме и ядрах микрофоссилий присутствуют зерна апатита, которые могли кристаллизоваться из остатков фосфорной кислоты распавшихся нуклеотидов. Это позволило оценить величину геномов древних эукариотов и вирусоподобных структур, которые превышали геномы современных одноклеточных организмов в десятки тысяч раз. Кроме того, массы геномов ископаемых эукариотов были также оценены в соответствии с принципом геномно-ядерной пропорциональности, согласно которому молекулярные массы геномов пропорциональны размерам ядер. Массы геномов микрофоссилий эукариотов: жгутиконосцев, фораминифер, и вирусоподобных структур, оцененные как по включенным зернам апатита, так и по величине ядер, в среднем составили десятки тысяч пикограмм и, соответственно, могли содержать десятки тысяч миллиардов пар нуклеотидов. Предполагается, что гигантские геномы древних эукариотов были представлены преимущественно некодирующими последовательностями, которые выполняли функцию резерва, обеспечивающего жизнедеятельность клеток при воздействии потоков мутагенов из окружающей среды. Одним из мутагенных факторов могла быть значительная радиоактивность, как фоновая, так и внутриклеточная, вызванная высокими концентрациями радиоактивного изотопа ⁴⁰K, в морской воде (Беляев, 2013; Belyaev, 2018; Беляев, 2019). Благоприятные эколого-геохимические обстановки и обилие биофильных элементов (особенно фосфатов) в водах внутриматерикового водоема – моря Абели, могли сыграть роль своеобразного эволюционного трамплина в истории эволюции биосферы.

Ключевые слова: кремнистые породы, изотопы углерода, микрофоссилии палеопротерозоя, эукариоты, вирусы, геномы.

Phosphate Residues of Nucleotides and Genomes Sizes of the Paleoproterozoic Microfossils Eukaryotes from the Microquartzites of Hogland Island, Gulf of Finland

Anatoly. M. Belyaev¹, Paul V. Yukhalin²

¹ Institute of Earth sciences, St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

paleovirusology@mail.ru; a.beliae@spbu.ru

<https://orcid.org/0000-0001-7035-7521>; <http://www.paleovirusology.ru/>

² Paleovirusology group, Sidose LLC, St. Petersburg, Russia; paleovirusology@mail.ru

Summary

Grains of apatite, which could be crystallized from phosphoric acid residue of decayed nucleotides, were found in the mineralized cytoplasm and nuclei of the planktonic eukaryotes microfossils. The size of genomes of ancient eukaryotes and virus-like structures were expected using the contents of phosphorus in the inclusions of apatite grains and estimated the size of the nuclei. The masses of the eukaryotes genomes, averaged tens of thousands picogram and, consequently, could contain tens of thousands billion pairs of nucleotides.

Keywords: siliceous rocks; carbon isotopes; paleoproterozoic microfossils; eukaryotes; viruses; genomes

Введение

Единство биологического мира заключается в обязательном наличии у всех живых организмов органических соединений – нуклеозидфосфатов АТФ, РНК и ДНК. Подразумевается, что и древние микроорганизмы также должны были содержать нуклеотиды. По мнению некоторых исследователей, геномы эукариотов в процессе эволюции постепенно увеличивались и усложнялись, в том числе и за счет латерального трансгенного переноса вирусами (Canchaya et al., 2003). Однако вещественных свидетельств этому в палеонтологической летописи до сих пор не было обнаружено. Это связано с тем, что бесскелетные одноклеточные организмы после гибели испытывали постмортальные преобразования – лизис (растворение) или коллапс. Однако в некоторых случаях в природе существовали благоприятные условия фоссилизации микроорганизмов, при которых у микрофоссилий эукариот могли сохраниться минеральные псевдоморфозы органелл: ядер, жгутиков, вакуолей, слизистых оболочек и митохондрий. Это было возможно при быстрой минерализации микроорганизмов, которая происходила при их жизни, еще до начала постмортальных преобразований. Лучше всего микроорганизмы без минерального скелета сохраняются в хемогенно-осадочных кремнистых породах, образовавшихся в результате осаждения оксида кремния из горячих, насыщенных кремнекислотой вод. В процессах окремнения происходит замещение органелл микроорганизмов оксидами кремния. Изучение условий окремнения цианобактерий около современных термальных источников и экспериментальные исследования показали, что эти процессы происходили в интервале нескольких часов, практически при жизни микроорганизмов (Laidler, et al., 2010; Westall, et al., 1995). Вместе с тем хемогенно-осадочные кремнистые породы могли формироваться в больших масштабах в процессах подводного вулканизма. Они образовывались при взаимодействии магматических расплавов с морской водой. Такие кремнистые породы (микрокварциты) с микрофоссилиями древнейших эукариотов установлены в вулканогенно-осадочных толщах Хогландской свиты Палеопротерозоя, обнажающихся на острове Гогланд в Финском заливе (Belyaev, 2018)

Геология острова Гогланд

Остров Гогланд расположен в Финском заливе Балтийского моря на южной окраине Балтийского щита и Выборгского массива гранитов рапакиви (Рис. 1.1). Метаморфические и магматические породы свекофеннского фундамента: метаморфические гнейсы и амфиболиты (2000 млн. лет); орогенные габбродиориты (1950-1850 млн. лет); посторогенные граниты и пегматиты (1800-1750 млн. лет), обнажаются в западной части острова, а в восточной части они перекрыты субгоризонтальными толщами Хогландской литостратиграфической формации, представленной кварцевыми конгломератами (0-20 м. мощностью), базальтами (0-40 м) и риолитами (до 110 м) Рис. 1.1.–1.3.

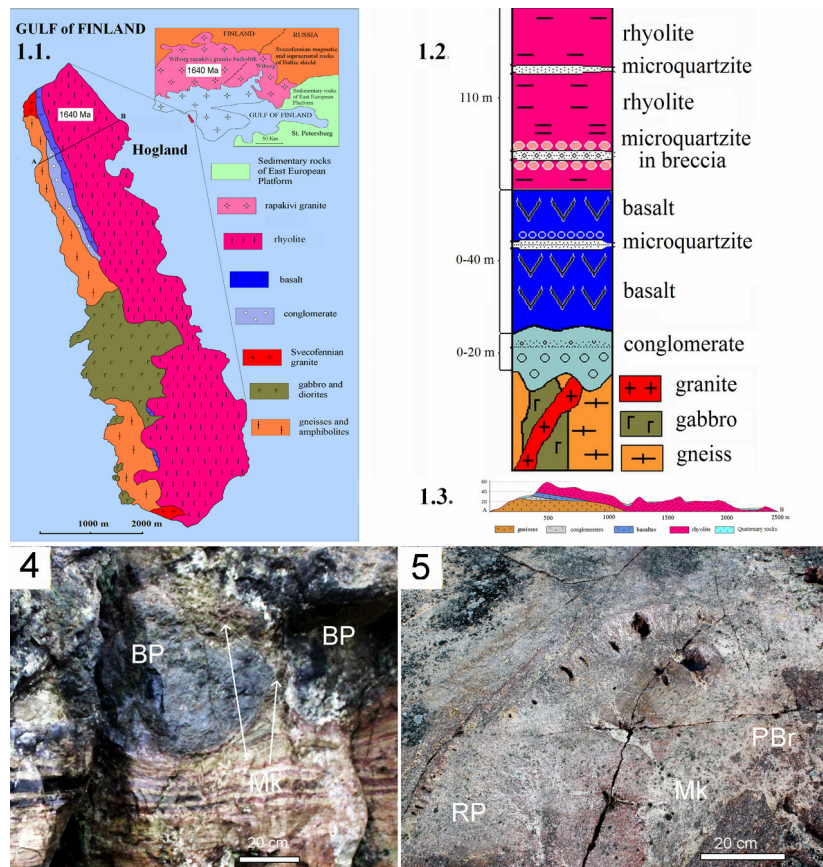


Рис.1. Геологическое строение о. Гогланд:

1.1. Схематическая геологическая карта о. Гогланд;

1.2. Стратиграфическая колонка;

1.3. Геологический разрез по линии А-В;

1.4. Подушки базальтовых лав (BP), залегающие на полосчатых микрокварцитах (Mk).
Обнажение;

1.5. Подушка в риолитовых лавах (RP) пересекается зоной эруптивных брекчий (PBr) сцементированных микрокварцитом (Mk) и серицитовым сланцем (SS). Обнажение.

Изотопно-геохимические данные показывают, что риолиты и базальты Гогланда представляют собой вулканические аналоги гранитов и основных пород Выборгского массива рапакиви с возрастом 1640 миллионов лет (Беляев, 2013). U-Pb изохронное датирование цирконов из риолитов составило 1638 ± 4 и 1640 ± 11 миллионов (Belyaev, et al., 1998) и подтверждает родство риолитов и гранитов рапакиви Выборгского массива. Вулканические породы были сформированы в условиях подводных извержений в континентальном бассейне, о чем свидетельствуют характерные для таких обстановок подушечные структуры в лавах (Belyaev, et al., 1998; Belyaev, 2013). Кроме того, имеются геохимические свидетельства того, что в процессе подводных извержений ювенильные флюиды, отщепленные от щелочной базальтовой и рапакивигранитной магм, существенно обогащали морскую воду калием (Беляев, 2013, 2018).

Кремнистые породы образовались в процессах взаимодействия магматических расплавов с морской водой и были локализованы в лавовых толщах в виде прослоев и линз, а также в цементе эруптивных брекчий среди покровов базальтов и риолитов. Излившиеся раскаленные магмы нагревали придонные воды до высоких температур, и на поверхности потоков происходило интенсивное растворение оксидов кремния. Нагретые лавами минерализованные воды поднимались в верхние горизонты морского бассейна, быстро охлаждались, и возникали частицы аморфного кремнезема. Они осаждались и накапливались в углублениях палеорельефа на застывших лавах. При этом кремнистые породы также часто окаймляли подушечные структуры (рис. 1.4). В риолитовых лавах кремнистые породы присутствуют как в виде маломощных линз, так и в цементе эруптивных брекчий. В результате контактового

метаморфизма они превращены в микрокварциты, которые сформировались, как по разным генерациям кремнистых осадков (Mk), так и в результате окремнения слизистого вещества биопленок (Mk_1) и планктонных микроорганизмов (Mk_0). В микрокварцитах Mk_1 из цемента эруптивных брекчий наблюдается волнисто-струйчатая текстура, выраженная в переплетении различных полос розовых и серых оттенков, часто облекающих микрофоссилии цианобактерий и эукариотов. Так, микрокварциты, образовавшиеся при окремнении биопленок (Mk_1), окружают изогнутую структуру, похожую на трихому цианобактерии Mk_0. (Рис. 2.1.). Микрокварциты тесно ассоциируют с серицитовыми сланцами (Рис. 2.2.), сложенными мелкими субпараллельными чешуйками слюды серицита. Они образовались при метаморфизме гидрослюдов глинистых осадков. Как микрокварцитах, так и в серицитовых сланцах присутствуют инородные включения – округлые глобулы до 0.5 мм в поперечнике, представленные окатанными частичками микрокварцитов и зерен кварца (Рис. 2.3; 2.4).

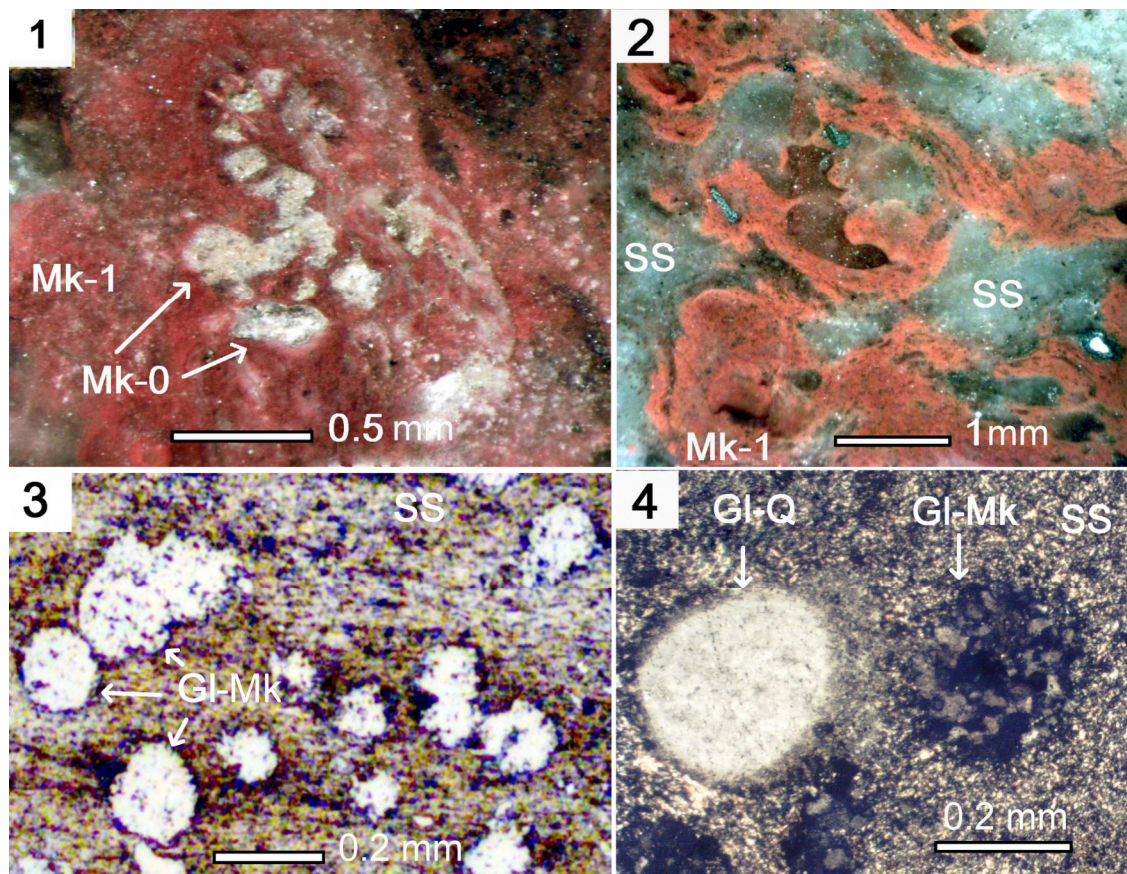


Рис.2. Микрокварциты (Mk_1) и серицитовые сланцы (SS) в цементе пирокластической брекчий в риолитах.

2.1. Микрокварциты, образовавшиеся при окремнении биопленок (Mk_1), окружают изогнутую структуру, похожую на трихому цианобактерии Mk_0. Полированный образец;

2.2. Фрагмент микрокварцита (Mk_1) с волнисто-струйчатой текстурой в серицитовых сланцах (SS). Полированный образец;

2.3. Серицитовые сланцы (SS) с включениями округлых глобул-песчинок. Шлиф, с анализатором;

2.4. Серицитовые сланцы (SS) с включениями округлых глобул-песчинок микрокварцитов и кварца. Шлиф, без анализатора.

Скорее всего, глобулы были мелкими окатанными песчинками, которые попали в морские осадки (Belyaev, 2018). Это подтверждает первично осадочную природу серицитовых сланцев и микрокварцитов.

Под воздействием тепла перекрывающих лавовых потоков осадки претерпели контактовый метаморфизм, превратившись в полосчатые микрокварциты, сложенные мелкими кристаллами

кварца, и серицитовые сланцы, состоящие из мелкозернистой калиевой слюды серицита (Belyaev, 2018; Беляев, 2019b).

Результаты и интерпретация

Исследования изотопного состава углерода графита из микрокварцитов показали, что он обогащен легким изотопом углерода ^{12}C ($\delta^{13}\text{C} = -27.1 - -29.5\%$) (Рис.4). Это, очевидно, связано с присутствием в кремнистых породах вещества органических остатков планктонных микроорганизмов (Belyaev, 2018).

Микроскопические исследования микрокварцитов из прослоев в базальтах и риолитах позволили обнаружить многочисленные останки окремненных и ожелезненных микрофоссилий прокариотов и эукариотов, подобных по морфологии современным и ископаемым коккоидным и спиралевидным цианобактериям, амебам, диатомеям, фораминиферам, жгутиконосцам и многоклеточным организмам, которые до сих пор не были известны в породах палеопротерозойского возраста (Belyaev, 2018; Belyaev, 2019).

Следует отметить весьма важное обстоятельство, что обнаруженные микрофоссилии представляют собой псевдоморфозы замещения, образовавшиеся одновременно с вулканическими породами 1640 миллионов лет тому назад. Судя по хорошо сохранившимся контурам, внутренней структуре и взаимному расположению микрофоссилий в микрокварцитах и серицитовых сланцах (SS) их фоссилизация (окремнение и ожелезнение) происходила одновременно с окружающей слизистой субстанцией (био пленкой). Это дает возможность изучать не только хорошо сохранившиеся особенности внутреннего строения древних микроорганизмов, но и их пространственные взаимоотношения в экосистеме планктонных сообществ.

Условия фоссилизации планктонных сообществ микроорганизмов

Формирование хемогенно-осадочных кремнистых пород в условиях подводных извержений сопровождалось процессами фоссилизации планктонных сообществ микроорганизмов. Нагретые лавами воды, насыщенные ионами железа и оксидами кремния, поднимались в приповерхностные горизонты морского бассейна и приводили к быстрой фоссилизации (окремнению и ожелезнению) планктонных сообществ микроорганизмов вместе со слизистой субстанцией, в которой они сосуществовали. Оксиды кремния из минерализованного раствора проникали внутрь микроорганизмов, и замещали цитоплазму и органеллы коллоидным гелем кремнекислоты или опалом, а гидроокислы железа, осаждались на стенках мембран и перегородок, или образовывали коллоидный гель, замещающий цитоплазму. Фрагменты минерализованных бактериальных пленок вместе с микрофоссилиями планктонных микроорганизмов оседали на дно, и погружались в кремнистые и глинистые осадки.

Морфология и минеральный состав микрофоссилий некоторых эукариотов

В цементе эруптивных breccий в риолитах в микрокварцитах и серицитовых сланцах найдены структуры микрофоссилий, по морфологии подобные современным микроорганизмам флагеллат, фораминифер, многоклеточных структур и гигантских вирусов (Belyaev, 2018).

Protoflagellates yukhalina (PY)

Микрофоссилия *Protoflagellates yukhalina* обнаружена в серицитовых сланцах вместе с инородными включениями – округлыми глобулами-песчинками микрокварцитов (Belyaev, 2018) (Рис. 3). У PY наблюдаются псевдоморфозы жгутиков, сложенные цепочками зерен гематита, вместе с которыми она окружена микрокварцитом (с вкрапленниками гематита), сформировавшегося при замещении слизистой оболочки клетки. Цитоплазма клетки замещена кварц-гематитовым агрегатом, имеющим специфическую симплектитовую структуру срастания двух минеральных фаз, образовавшуюся в результате одновременной кристаллизации кремнистого геля и гидроокислов железа (Рис. 3.1; 3.2). Между минерализованной цитоплазмой и кремнистой оболочкой, вероятно, находились пищеварительные вакуоли, замещенные гематитом – Hem (DV). Внутри контуров PY видны округлые образования подобные ядру (N) и сократительной вакуоли – Hem (CV), сложенные гематитом. В кварц-гематитовом агрегате находится зерно апатита.

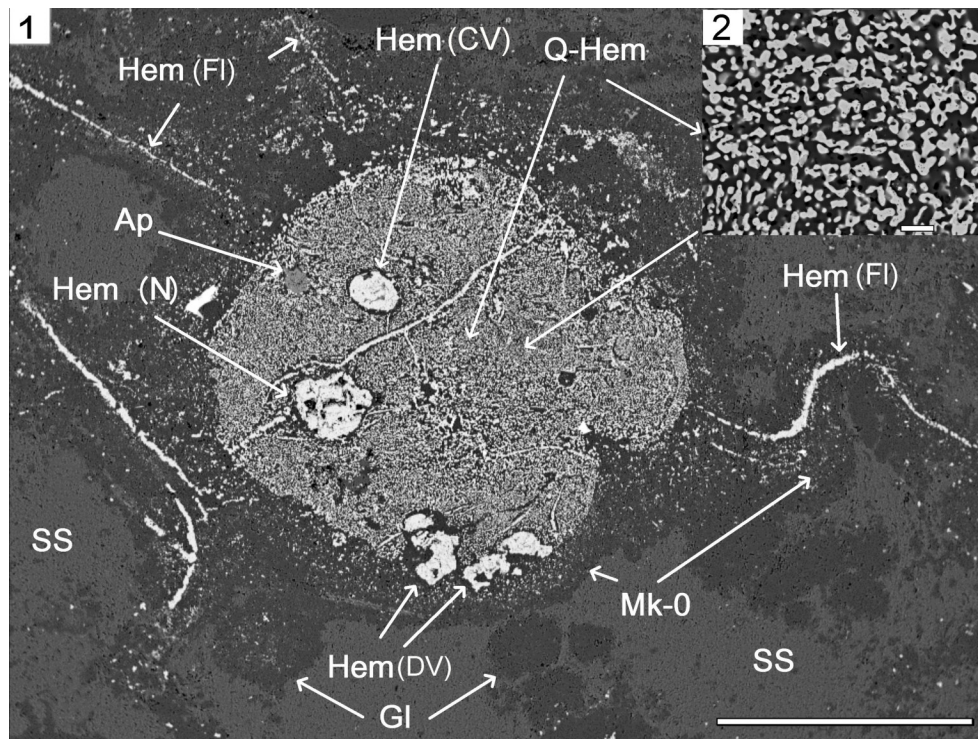


Рис.3. Микрофото структуры жгутиконосца *Protoflagellates yukhalina* в серицитовых сланцах в отраженных электронах на растровом электронном микроскопе JSM-6510LA.

3.1. Структура *Protoflagellates yukhalina* с инородными включениями округлых глобул-песчинок – Gl (темно серое), микрокварцитов – Mk-0 (темно серое), образовавшиеся при замещении слизистой оболочки клетки, кварц-гематитовый агрегат Q-Hem (Q – темно серое, Hem – светло серое) замесивший цитоплазму клетки; жгутики, замещенные гематитом – Hem (FI) (светло серое); ядро, замещенное гематитом – Hem (N); сократительная вакуоля, замещенная гематитом – Hem (CV); пищеварительные вакуоли, замещенные гематитом – Hem (DV); Ap – апатит;

3.2. Кварц-гематитовый агрегат с симплектитовой структурой, замесивший цитоплазму клетки – Q-Hem (Q – темно серое, Hem – светло серое).

Фораминифераподобные структуры (FoS) в микрокварцитах

Микрофоссилии фораминифер были известны ранее только в породах Неопротерозоя и Кембрия. Структуры подобные по морфологии подобные фораминиферам найдены в микрокварцитах из цемента брекчий в риолитах. Розовые микрокварциты (Mk-1) с мозаично струйчатой текстурой были сформированы в процессах окремнения слизистой субстанции, в которой сосуществовали клетки планктонных сообществ микроорганизмов (Belyaev, 2018; Беляев, 2019b). В микрокварцитах Mk-1 присутствуют включения зерен кварца и округлые структуры «пузырей», сложенные микрокварцитом (Mk-0), образовавшимся, возможно, при окремнении цитоплазмы древних прокариотов планктонных микроорганизмов. Структуры подобные по морфологии подобные фораминиферам имеют овально-округлые формы 1х1.5 мм, местами окруженные тонкими каемками микрокварцита Mk-0, сформировавшегося при замещении слизистой оболочки клетки. Микрофоссилии фораминифер сложены серым Mk-0, образовавшимся, возможно, при силификации цитоплазмы. На краю клетки видны цепочки редких зерен гематита, замесившего вещество внешней мембраны клетки (Рис. 4.1–4.4). В центральной части фораминифераподобной структуры, наблюдается округлый зональный объект подобный ядру, сложенный зернами гематита и кварца (Рис. 4.1-4.2), от которого отходят несколько линейных образований, сложенных цепочками зерен гематита, образовавшегося при замещении внутриклеточных мембран. В одной из микрофоссилии фораминифераподобной структуры присутствует удлиненно-призматическое зерно апатита (Рис. 4.3).

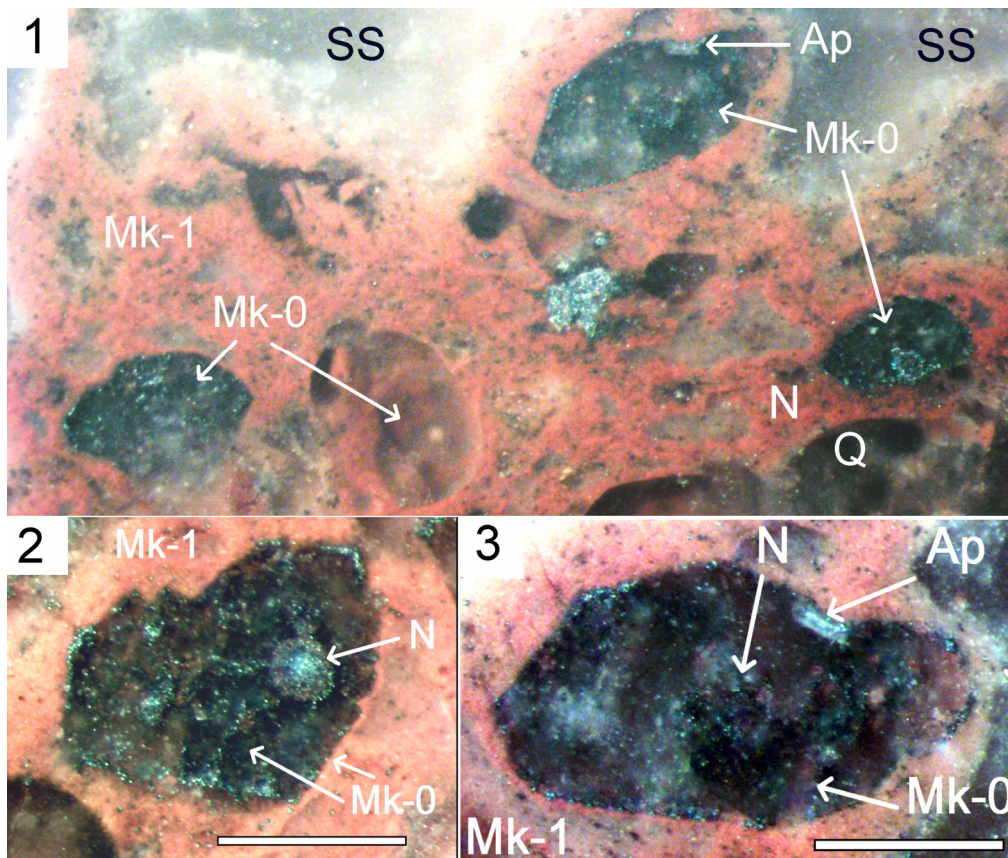


Рис.4. Микрофоссилии фораминифероподобных структур в микрокварцитах. Полированные образцы. Масштабная линейка – 0.5 мм.

4.1. Фораминифероподобные структуры в микрокварцитах (Mk-1). Внешние контуры сложены цепочками зерен гематита, а внутренние части микрокварцитом (Mk-0). в микрокварцитах цемента брекчий в риолитах. Внешние контуры, внутренние перегородки и зональное округлое ядро сложены гематитом, а внутренние части микрокварцитом.

4.1. Фораминифероподобная структура в составе микрокварцита и зерен гематита. Внутри контуров округлая зональная ядроподобная структура состоит из гематита и кварц-Гематитового агрегата (когда). Отходящие от ядра волокнистые образования состоят из цепочек зерен гематита.

4.2. Фораминифероподобная структура в микрокварците (МК-1), состоящем из МК-0 и зерен гематита. Внутри контуров округлая зональная ядроподобная структура состоит из гематита и кварц-Гематитового агрегата (когда).

4.3. Фораминифероподобная структура в микрокварците (МК-1), состоит из МК-0 и зерен гематита. Внутри контуров округлая неясная ядроподобная структура состоит из зерен гематита. На краю есть крупинка Апатита (АП).

Микрофоссилии вирусоподобных структур (VS) в серицитовых сланцах

В микрокварцитах и в серицитовых сланцах вместе с окремненными и ожелезненными микрофоссилиями жгутиконосцев и фораминифер впервые найдены несколько разновидностей шестигранных или пятигранных микрофоссилий вирусоподобных структур, которые различаются размерами, внутренним строением и минеральным составом псевдоморфоз. По морфологии они подобны некоторым видам гигантских вирусов из семейства Mimiviridae с икосаэдрическими капсидами (Belyaev, 2018; 2019b). Фрагменты микрофоссилий (псевдоморфозы по остаткам белковой оболочки) наблюдаются в непосредственном контакте с микрофоссилиями амeboобразных структур или с шестигранными клетками вместе с которыми окружены кремнистыми оболочками (Рис. 5.1).

Однако ископаемые структуры превосходят современные гигантские вирусы в тысячу и более раз по линейным размерам. Кроме того, вирусоподобные микрофоссилии имеют признаки деления, и характерные для эукариотов ядра и вакуоли, замещенные гематитом, тогда как

вирусами, по определению, могут называться образования, не имеющие клеточного строения, и способные к размножению только в клетках живых организмов. Поэтому, найденные микрофоссилии рассматриваются как **вирусоподобные** в составе группы неясного систематического положения (*Incertae sedis*).

Так, вирусоподобные структуры *Dinovirus hoglandi* (**D.h.**), локализованные в серицитовом сланце, имеют в сечении шестигранные контуры, которые, предположительно, представляют собой минеральные псевдоморфозы сечений белковых оболочек с икосаэдрической симметрией. Они контактируют с микрофоссилиями шестигранных клеток, вместе с которыми окружены кремнистыми оболочками, сформировавшимся при замещении слизистой пленки. Структуры **D.h.** имеют образования подобные хвостам, (Рис. 5.1; 5.3) вместе с которыми они окружены кремнистыми оболочками. Структура D.h.-1 сложена кварц-гематитовым агрегатом, с симплектитовой структурой срастания кварца и гематита, замесившим отчетливо выраженную эндоплазму (End) и эктоплазму (Ect) клетки (Рис. 5.2). В центральной части структуры D.h.-1, имеется округлое образование подобное ядру, замещенные гематитом и кварцем, между которыми находится зерно апатита (Ap).

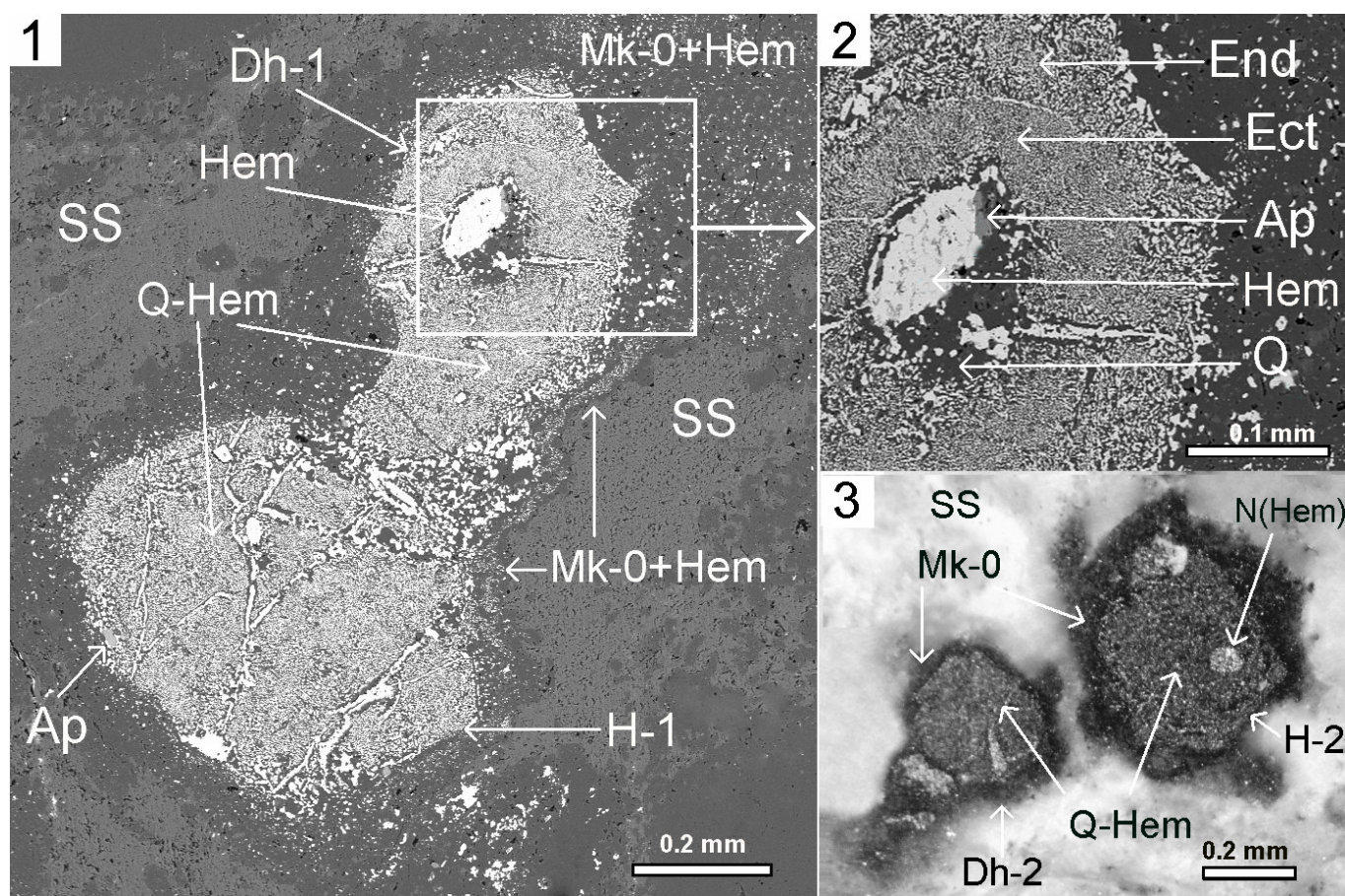


Рис. 5. Микрофоссилии вирусоподобной структуры *Dinovirus hoglandi*, в серицитовых сланцах. Under scanning electron microscope JSM-6510LA with energy-dispersion spectrometer JED-2200.

5.1. Структура *Dinovirus hoglandi* (Dh-1) в «контакте» с шестигранной клеточной структурой (H-1): Обе структуры сложены кварц-гематитовым агрегатом и окружены кремнистой оболочкой. SS (серый) – серицитовый сланец, Gl – глобулы микрокварцита, Mk-0 – микрокварциты, образовавшиеся при замещении слизистой оболочки клетки, Q- Hem – кварц-гематитовый агрегат с симплектитовой структурой, замесивший цитоплазму клетки, Hem (N) – ядро, Hem (CV) – гематит, замесивший сократительные вакуоли, Hem (DV) – замесивший пищеварительные вакуоли, в краю структуры H-1 призматическое зерно апатита (Ap);

5.2. Деталь внутреннего строения вирусоподобной структуры D.h.-1. В центре головки округлое образование, подобное ядру, окружено кварц-гематитовым агрегатом, замесившим

эндоплазму (End) и эктоплазму (Ect). Ядро сложено гематитом и кварцем, между ними зерно апатита (Ap).

5.3. *Dinovirus hoglandi* (D.h.-2) с «хвостом» (Tl), в контакте с шестигранной структурой Н-2. Обе структуры сложены кварц-гематитовым агрегатом (Q-Hem) с симплектитовой структурой, и окружены микрокварцитом с редкими вкрапленниками гематита (Мк+Hem). Структура Н-2 имеет округлое образование, подобное ядру, сложенное гематитом (Hem). Микрофото прозрачно-полированного шлифа.

Микрофоссилии многоклеточных микроорганизмов

Структуры, которые могут быть интерпретированы как микрофоссилии многоклеточных микроорганизмов – МММ, присутствуют в микрокварцитах и серицитовых сланцах. Они выглядят как линейно вытянутые формы размером 1х4 мм, образованные четырьмя клетками (Рис. 6.1.). Вместе со жгутиками (Fl) они окружены общей кремнистой оболочкой, образовавшейся, очевидно, при окремнении слизистой биопленки. Совместно с МММ в серицитовом сланце присутствуют глобулы-песчинки (Gl) микрокварцита. Внутренние части МММ сложены кварц-гематитовым агрегатом с симплектитовой структурой (Рис. 6.1-6.3). Между минерализованной цитоплазмой и кремнистой оболочкой находятся образования подобные пищеварительным вакуолям, замещенные гематитом – Hem (DV). Внутри контуров одной из «клеток» МММ видно округлое образование размером 150х250 микрометров, подобное ядру (N), сложенные гематитом (Рис. 6.1.). Ядро окружают хорошо различимые образования, подобные эндоплазме и эктоплазме клеток, замещенные кварц-гематитовым агрегатом с симплектитовой структурой (Рис. 6.2;6.3).

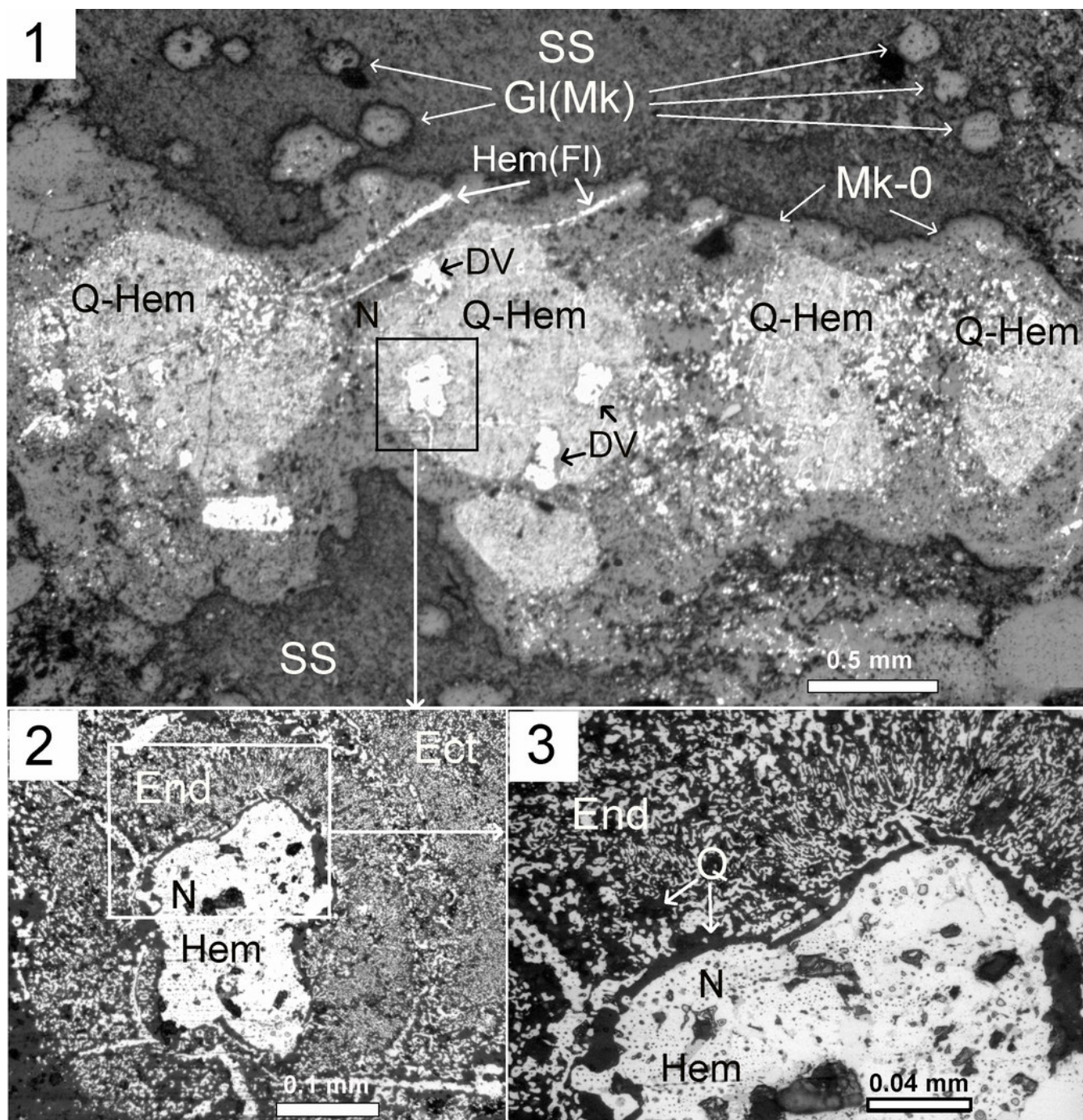


Рис. 6. Микрофоссилии многоклеточных микроорганизмов в серицитовом сланце. Прозрачно-полированный шлиф, отраженный свет, с анализатором.

6.1. Микрофоссилия многоклеточного микроорганизма (MMM), вместе со жгутиками, окруженная микрокварцитом (МК-0);

6.2. Ядро MMM (N), и фрагменты эндоплазмы End и эктоплазмы Ect, замещенные кварц-гематитовым агрегатом с симплектитовой структурой; **6.3.** Фрагмент MMM ядра (N), и фрагменты эндоплазмы End

Минеральные остатки нуклеозидфосфатов

В минерализованной цитоплазме и ядрах некоторых микрофоссилий эукариотов встречаются зерна апатита, которые могли образоваться в процессах fossilization из остатков фосфорной кислоты распавшихся нуклеотидов АТФ, РНК и ДНК. При силификации биопленок при температурах выше ста градусов Цельсия органическое вещество планктонных микроорганизмов – протоплазма, оболочки и мембраны разлагались на воду, оксиды углерода и азота, которые переходили в газовую фазу и удалялись из области fossilization, замещаясь кремнеземом. При распаде нуклеозидфосфатов АТФ, РНК и ДНК фосфатные остатки, входившие

в их состав, оставались практически на месте окремнения (в пределах объема микрофоссилий) в виде фосфат-ионов, и связывались с ионом кальция, образуя апатит. Для кристаллизации апатита необходимо пересыщение минералообразующей среды ионами фосфатов и кальция в локальном объеме. Таким образом, если при кристаллизации апатита использовался фосфор, освободившийся при распаде нуклеозидфосфатов, то, зная размеры зерен апатита, находящихся в ядрах и минерализованной цитоплазме микрофоссилий эукариотов, можно решить обратную задачу и, впервые, приблизительно рассчитать массу первичного источника фосфора – древних нуклеозидфосфатов АТФ, РНК и ДНК (Belyaev, Yukhalin, 2018, 2020). У современных эукариотов 18.5% фосфора заключено в АТФ, которое, в среднем, составляет 0,04% от сырой массы клетки, а молекулы нуклеиновых кислоты содержат около 10% фосфора (Laura; et al., 2008). Факт одинакового строения нуклеозидфосфатов у всех живых существ разных царств, позволяет считать, что у древних организмов был такой же, как и у современных, состав молекул АТФ, РНК, ДНК и содержание в них фосфора.

Апатиты в минерализованной цитоплазме и ядрах некоторых микрофоссилий эукариотов

В минерализованной цитоплазме и ядрах микрофоссилий эукариотов определены зерна апатита, которые, очевидно, образовались из остатков фосфорной кислоты распавшихся нуклеотидов АТФ, РНК и ДНК. Так, в минерализованной цитоплазме (в кварц-гематитовом агрегате) микрофоссилии жгутиконосца **PY** при помощи сканирующего электронного микроскопа JSM-6510LA с энергодисперсионным спектрометром JED-2200 (JEOL установлено зерно апатита (Рис. 3.1.). При плотности апатита – 3.2 г/см^3 его масса была оценена приблизительно около 335100 пикограмм ($1 \text{ пг} = 10^{-12} \text{ г}$). Апатит содержит 19% фосфора, и, следовательно, в этом зерне может быть заключено около 64000 пг фосфора. Его источником могли быть фосфатные остатки нуклеозидфосфатов АТФ, РНК и ДНК, высвободившиеся в локальном объеме при фоссилизации клетки. Но у современных эукариотов АТФ содержится в цитоплазме клеток, а РНК и ДНК заключены в ядрах. Если допустить, что у древних эукариотов содержания нуклеозидфосфатов в ядрах и в цитоплазме клеток были подобны современным, то можно приблизительно оценить, какая часть фосфора в минерализованной цитоплазме **PY** могла принадлежать АТФ, а какая часть принадлежала РНК и ДНК ядру.

Protoflagellates yukhalina скорее всего, имела форму сплюснутого эллипсоида. Его объем, вычисленный по формуле $V=4/3\pi abc$, составляет 376991000 мкм^3 . Плотность цитоплазмы клеток немногим более плотности воды (1 г/см^3), а масса 1 мкм^3 воды составляет 1 пг пикограмм pictogram (). Таким образом, сырая масса **PY** могла составлять около 376991000 пг. Если допустить, что древняя АТФ заключала в себе 18.5% фосфора, и составляла 0,04% от сырой массы клетки, то в протофлагеллате могло находиться 150 800 пг АТФ, заключавшего, соответственно, 28000 пг фосфора. Однако масса фосфора в зерне апатита значительно больше, и составляет около 64000 пг и, следовательно, оставшиеся 35 670 пг, ранее могли входить в состав генома ядра. Масса молекулы ДНК в 1 пг содержит около 1 миллиарда пар нуклеотидов. Таким образом, в геноме ядра **PY** могло содержаться 35 670 миллиардов пар нуклеотидов.

В «ядре» вирусоподобного эукариота *Dinovirus hoglandi* – **D.h-1** зерно апатита имеет размеры приблизительно $30 \times 30 \times 6 \text{ мкм}$, объемом 5400 мкм^3 , и содержит 3200 пг фосфора. Однако источником для этого фосфора могли служить не только РНК и ДНК распавшегося генома, но и нуклеозидфосфат АТФ. Если предположить, что «головка» структуры D.h-1 имела симметрию икосаэдра, то объем ее цитоплазмы составлял приблизительно 16 миллионов мкм^3 (исключая объем «ядра» 1 млн мкм^3), и имел массу около 16 миллионов пг. При концентрации АТФ 0,04% от сырой массы клетки, в цитоплазме клетки-вируса могло содержаться 1 184 пг фосфора, заключенного в этом нуклеозидфосфате. Но зерно апатита содержит 3200 пг фосфора, и, следовательно, остальные 2 020 пг могли принадлежать ДНК и РНК генома клетки. Таким образом, если апатит кристаллизовался из остатков фосфорной кислоты распавшегося генома ДНК и РНК, содержащих около 10% фосфора, то масса последнего могла составить 20200 пг, и содержать около 20200 Gb миллиардов пар оснований.

Зерно апатита в шестигранной клетке Н-2 с видимыми размерами: $13 \times 25 \text{ мкм}$, скорее всего, является продольным сечением кристалла гексагональной призмы. Следует учитывать, что наблюдаемое сечение кристалла представляет собой частный случай и реальный размер

зерна апатита может быть еще больше. Предполагаемый объем зерна апатита мог составлять около 10000 мкм^3 , иметь массу 32000 пг , и содержать, соответственно, 6080 пг фосфора. Источником этого фосфора могли служить, как распавшиеся нуклеозидфосфаты АТФ, так и ДНК и РНК генома. Чтобы расчетным путем приблизительно оценить, сколько фосфора могло приходиться на АТФ и геном, содержащий ДНК и РНК, необходимо знать объем клетки Н-2. Если шестигранный контур клетки Н-2 представляет собой сечение икосаэдра, то его объем составил бы около $60 \text{ миллионов мкм}^3$, с массой 60 миллионов пг . При содержаниях АТФ $0,04\%$ весовых процента, его масса составила бы 24000 пг , и, соответственно, заключала бы 4500 пг фосфора. Но зерно апатита содержит 6080 пг фосфора, и, следовательно, остальные 1580 пг могли принадлежать ДНК и РНК генома клетки. Если при кристаллизации апатита в него входил фосфор из остатков фосфорной кислоты распавшихся ДНК и РНК, содержащих около 10% фосфора, то масса генома могла составить 15800 пг , или около 15800 Gb (1 Gb – $1 \text{ миллиард пар оснований}$).

Даже с учетом значительных погрешностей при вычислениях объема клеток и зерен апатита, величины геномов протофлагеллаты, вирусоподобной структуры D.h.-1 и шестигранной клетки Н-1, кажутся непомерно огромными. Для сравнения геном человека содержит $3.2 \text{ миллиарда (Gb)}$ пар оснований, а самый большой из известных живых организмов в настоящий момент геном амёбы *Amoeba dubia* $C=670 \text{ Gb}$ (в 200 раз больше, чем геном человека). Тем более что, по мнению некоторых исследователей, геномы эукариотов в процессе эволюции увеличивались и усложнялись за счет латерального трансгенного переноса вирусами (Sanchaya et al., 2003). Вместе с тем, величину геномов эукариотов можно оценить другим независимым способом.

Принцип геномно-ядерной пропорциональности

В соответствии с моделью скелетной ДНК (Cavalier-Smith, 2005), объем ядер современных эукариотов определяется массой ДНК и РНК, заключенных в ядре: чем больше величина (молекулярная масса) генома, тем больший размер ядра ему требуется. Т.е., зная объем ядра V^N микрофоссилий эукариотов можно решить обратную задачу и косвенно определить величину (массу) генома C по формуле: $C=V^N/K_c$, где K_c коэффициент пропорциональности. Если предположить, что пропорциональность отношений между объемом ядра и величиной генома унаследована одноклеточными эукариотами с самых ранних стадий их эволюции, то коэффициент пропорциональности можно вычислить по соотношению объемов ядер и масс геномов современных одноклеточных эукариотов. Так, по литературным данным, для эукариотов с различной массой геномов: *Amoeba proteus* ($C=290 \text{ пг}$), *Amoeba dubia* ($C=680 \text{ пг}$) и дрожжей сахаромикетов *Saccharomyces cerevisiae* ($C=1.2 \text{ пг}$) коэффициент пропорциональности K_c (отношение V^N/C) в среднем составляет около 50 .

Если для оценки величины генома протофлагеллаты **РУ** использовать принцип геномно-ядерной пропорциональности, то при объеме ядра V^N около $2120\,000 \text{ мкм}^3$ (при $K_c=50$) масса генома **РУ** составила бы 42000 пг , что весьма близко к значению $35\,670 \text{ пг}$, вычисленного по размерам зерна апатита. Таким образом, массы геномов ядра **РУ**, оцененные разными независимыми способами, вполне сопоставимы.

Массы геномов микрофоссилий эукариотов протофораминифер, оцененные как по включенным зернам апатита, так и по величине ядер, также составили десятки тысяч пикограмм. Так масса генома протофораминиферы 2, рассчитанная по зерну апатита (Рис. 4) составила 83440 пг , а рассчитанная по величине не ясно выраженного ядра $C=83800 \text{ пг}$. Величина генома протофораминиферы 4, рассчитанная по величине ядра составила 52000 пг (Рис. 3.1), а для протофораминиферы 3 – 35400 пг (Figure 4).

Величина генома D.h.-1, оцененная с использованием принципа геномно-ядерной пропорциональности, для объема ядра 1000000 мкм^3 , при $K_c=50$, составила бы $20\,000 \text{ пг}$, или $20\,000 \text{ Gb}$ миллиардов пар оснований, что практически совпадает с величиной 20200 Gb , полученной при расчетах по апатиту.

Образование, подобное ядру (N), сложенное гематитом, внутри контуров одной из «клеток» МММ, (Figure 6.1-6.3) имеет размеры $150 \times 250 \text{ микрометров}$, и, возможно, весьма значительную массу генома. Однако, симметричная форма образования, позволяет

предположить, что размеры ядра в клетке есть результат начавшегося деления в момент фоссилизация МММ.

Обсуждение результатов

Величины геномов микрофоссилий эукариотов: жгутиконосцев, амeboобразных и вирусоподобных структур, фораминифер, и многоклеточных микроорганизмов, оцененные как по включенным зернам апатита, так и по величине ядер, в среднем составили десятки тысяч пиктограмм и, соответственно, десятки тысяч миллиардов пар нуклеотидов. При этом массы геномов эукариотов могут быть еще больше, даже с учетом значительной погрешности, при оценках размеров зерен апатитов, объемов и ядер клеток. Во-первых, истинные размеры зерен апатита могут быть больше размеров, оцененных по наблюдаемым сечениям кристаллов, и, во-вторых, в минералообразующей среде (ограниченной объемом клетки), может присутствовать некоторое количество рассеянного фосфора, который остался после окончания кристаллизации минерала.

У современных эукариотов с большими геномами значительная часть нуклеотидных последовательностей не транскрибируется вообще, и называется молчащая ДНК. Например, некодирующие части генов в геноме человека массой около 3 пг (три миллиарда пар нуклеотидов) составляют 97% от массы генома (Lander et al., 2001). Согласно модели Минкевича и Патрушева (Минкевич, Патрушев 2007), некодирующие последовательности геномов эукариот выполняют защитную (резервную) функцию от повреждаемых мутагенами нуклеотидов кодирующей части. Таким образом, огромные геномы древних эукариотов, скорее всего, также содержали в основном некодирующие последовательности генов, которые могли играть роль резерва, защищающего жизнедеятельность клеток от воздействия потока мутагенов из окружающей среды. Одним из мутагенных факторов являлась высокая фоновая радиоактивность окружающей среды, вызванная высокими концентрациями радиоактивного изотопа ^{40}K , как в морской воде, так и внутри клеток микроорганизмов (Belyaev, 2018; 2019).

Для возникновения и эволюции огромных геномов древних эукариотов планктонных микроорганизмов были необходимы благоприятные эколого-геохимические обстановки и изобилие биофильных элементов. Химический состав морских вод в Палеопротерозое, как и в современных морях и океанах, характеризовался низкими концентрациями калия и фосфора, которые ограничивают количественное и качественное развитие жизни. Содержание фосфат иона в морской воде является главным фактором, лимитирующим рост и размножение микроорганизмов (Delaney, et al. 1998; Diaz, 2008; Paytan, et al., 2007). (Delaney, 1998; Paytan, McLaughlin, 2007). Без фосфора невозможен синтез нуклеозидфосфатов и белков, т.е. жизнь вообще! В Палеопротерозое фосфор поступал в воду морских бассейнов преимущественно из широко распространенных на дне океанов толентовых, существенно натриевых базальтов, но в континентальных высококалийных базальтах Гогланда содержание фосфора было выше более чем в три раза (Беляев, 2013; Belyaev, 2018). Поэтому в Хогладскую эпоху вода внутриконтинентального бассейна могла быть существенно обогащена фосфат ионом.

Заключение

Зерна апатита, обнаруженные в минерализованной цитоплазме и ядрах микрофоссилий, могли кристаллизироваться из остатков фосфорной кислоты распавшихся нуклеотидов. Это позволило впервые оценить величину геномов древних эукариотов и вирусоподобных структур, которые оказались больше геномов современных одноклеточных организмов в десятки тысяч раз. Массы геномов микрофоссилий эукариотов: жгутиконосцев, фораминифер, и вирусоподобных структур, оцененные как по включенным зернам апатита, так и по величине ядер, рассчитанные в соответствии с принципом геномно-ядерной пропорциональности, также оказались огромными, и, в среднем, составили десятки тысяч пиктограмм и, соответственно, могли содержать десятки тысяч миллиардов пар нуклеотидов.

Предполагается, что гигантские геномы древних эукариотов были представлены преимущественно некодирующими последовательностями, которые выполняли функцию резерва, обеспечивающего жизнедеятельность клеток при воздействии потоков мутагенов из окружающей среды. Одним из мутагенных факторов могла быть значительная радиоактивность, как фоновая, так и внутриклеточная, вызванная высокими концентрациями радиоактивного изотопа ^{40}K , в морской воде (Belyaev, 2018; 2019). Благоприятные эколого-геохимические

обстановки, существовавшие в Палеопротерозое в условиях подводного извержения высоко калиевых пород, и обилия биофильных элементов (особенно фосфатов) в водах континентального бассейна (моря Абея), могли сыграть роль своеобразного эволюционного трамплина в истории эволюции биосферы.

Материалы исследований важны не только для пополнения палеонтологической летописи, но также позволяют расширить базу знаний и представлений о формировании и эволюции геномов эукариотов, массы которых, пропорционально с размерами ядер могли уменьшаться в процессе эволюции, с одновременным увеличением части транскрибируемых нуклеотидных последовательностей.

Благодарности

Мы выражаем благодарность за техническую поддержку исследований: проф. Кривовичеву В. Г., проф. Прасолову Е. М., Галанкиной О. Л., Путинцевой Л. В., Кобылкоу С. В. и его коллегам.

Литература

1. Беляев А. М. Петрология вулканитов формации рапакиви (о. Гогланд), //Региональная геология и металлогения, №55, 2013, с. 28-36.

1. Беляев А.М. Перспективы изучения микрофоссилий в вулканогенно-осадочных кремнистых породах Палеопротерозоя //Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества, Изд. ПИН РАН, Москва, 2019, т.2. с. 28-43.

2. Минкевич, Л. И., Патрушев Л.И. Некодирующие последовательности генома и размер ядра эукариотической клетки как существенные факторы защиты генов от химических мутагенов //Биоорганическая химия, 2007, том 33, № 4, с. 474-477.

3. Belyaev A. M., Bogdanov Y.B., Levchenkov O.A. Petrogenesis of the bimodal rapakivi-related volcanites of the Island of Hogland, 1.64 Ga Wiborg batholith, Russia // International Field Conference: Proterozoic Granite System of the Penokean Terrane in Wisconsin, Madison, Wisconsin, USA, 1998, pp.139-140.

4. Belyaev A.M. Paleoproterozoic Underwater Volcanism and Microfossil-Like Structures in the Metasedimentary Siliceous Rocks (Hogland Island, Russia) // Journal of Earth Science, 2018; Vol. 29, No. 6, pp. 1431–1442, doi.org/10.1007/s12583-018-0883-4.

5. Belyaev A.M., Yukhalin P.V. Sizes of Genomes of Paleoproterozoic Microfossil Eukaryotes. Int. J. Paleobiol&Paleontol 2021, 4(1): 000121.

6. Canchaya C., Fournous G., Chibani-Chennoufi S., et al. Phage as agents of lateral gene transfer. Curr. Opin. Microbiol, 2003, 6 (4): pp. 417–24. DOI:10.1016/S1369-5274(03)00086-9.

7. Cavalier-Smith, T. Economy, speed and size matter: evolutionary forces driving nuclear genome miniaturization and expansion. Ann. Bot. (Lond.) 2005, 95, pp. 147-175.

8. Delaney ML (1998) Phosphorus accumulation in marine sediments and the oceanic phosphorus cycle. Global Biogeochemical Cycles 12(4): 563-572.

9. Diaz J., Ellery I., Nelson C. B. (2008) Marine Polyphosphate: A Key Player in Geologic Phosphorus Sequestration. Science V. 320, p. 652-655. [DOI: 10.1126/science.1151751]

10. Laidler, J. R., & Stedman, K. M. Virus silicification under simulated hot spring conditions. Astrobiology, 2010; (6), pp. 569-576.

11. Paytan A.; McLaughlin K. (2007) The Oceanic phosphorus cycle. Chemical Reviews 107(2), p. 563-576.

12. Westall F., Boni L., Guerzoni E., 1995. The experimental silicification of microorganisms //J. Paleontol. V. 38(3), p. 495–528.