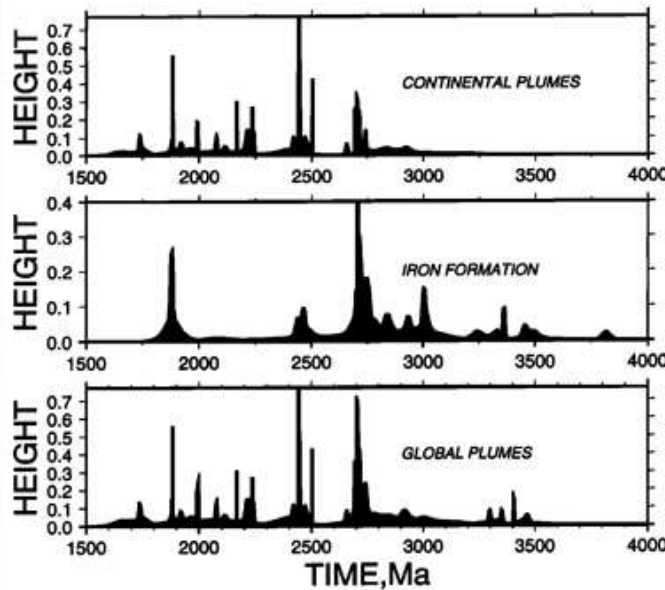


Теория эволюции
(введение в эволюционную
биологию)
Лекция №11

Фотоферротрофы – главные продуценты и создатели полосчатых железных руд (в архее)

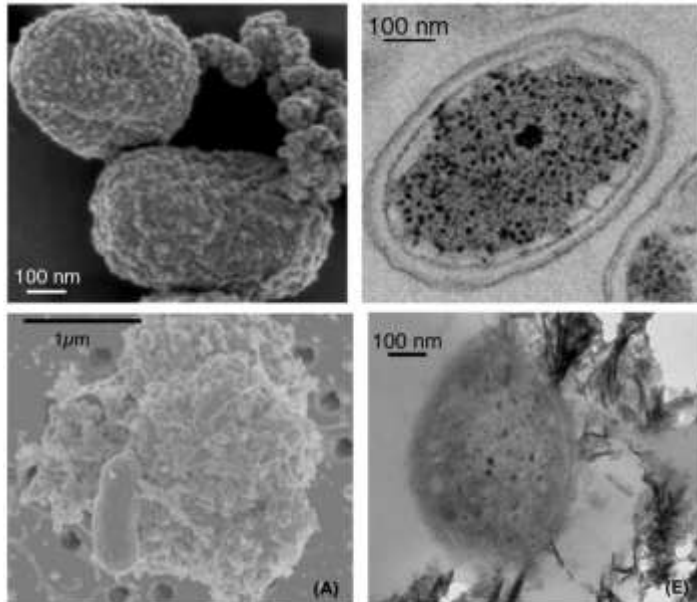
Главным возражением против биогенной гипотезы происхождения ВИФ было низкое содержание в них органики. Эксперименты с единственной известной пелагической фотоферротрофной бактерией *Chlorobium phaeoferrooxidans* из африканского озера Киву разрешили этот парадокс. Оказалось, что в условиях, характерных для докембрийского океана (много кремния в воде), железосодержащие частицы не прилипают к клеткам *C. phaeoferrooxidans* и быстро оседают на дно, не увлекая клетки за собой.

К.Ж. Томпсон и др., 2019.
Photoferrotrophy, deposition of banded iron formations, and methane production in Archean oceans // Science Advances



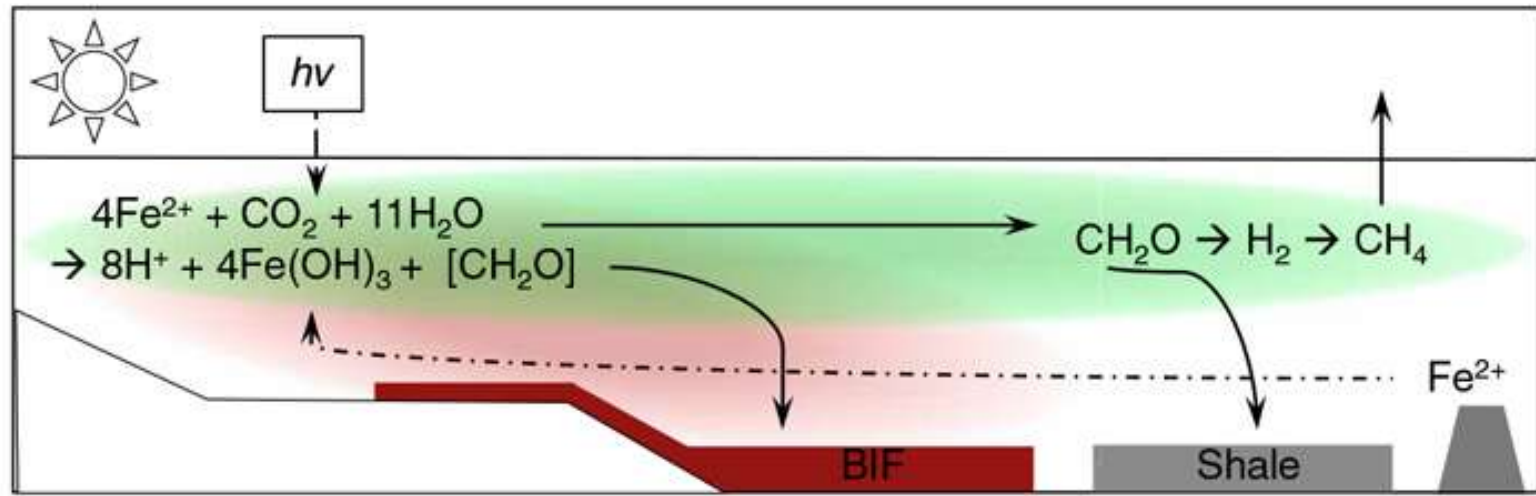
Пелагический *C. phaeoferrooxidans*:
железосодержащие частицы не прилипают к клеткам

Донный *C. ferrooxidans*:
прилипают к клеткам и топят их



«железный» фотосинтез
в зонах апвеллинга

биомасса уносилась течениями, вдали
от залежей Fe^{3+} ее деградация
способствовала метаногенезу ->
теплый климат при тусклом Солнце



BIF под зонами
активного фотосинтеза

В течение всего архея
откладывались богатые
органикой сланцы, не
связанные с BIF

Гидротермальные
источники Fe^{2+}

Структура типичного современного циано-бактериального мата

- **Верхний слой – зеленый.** Цианобактерии: кислородный фотосинтез ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{свет} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} (\text{органика}) + \text{O}_2$). Аэробные гетеротрофы ($\text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{энергия в форме АТФ}$).
- **Средний слой – розовый.** Пурпурные бактерии: бескислородный фотосинтез ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S} + \text{свет} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{S}, \text{SO}_4^{2-}$)
- **Нижний слой – черный** (анаэробный). Гетеротрофы – бродильщики ($\text{CH}_2\text{O} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2 + \text{АТФ}$), автотрофы – сульфат-редукторы ($\text{SO}_4^{2-} + \text{H}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{S} + \text{H}_2\text{O} + \text{АТФ}$), автотрофы – метаногены ($\text{CO}_2 + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O} + \text{АТФ}$)

- Строматолит образуется за счет: 1) структуризации осадка, падающего на мат сверху; 2) отложения минералов (CaCO_3) – «биоминерализация» в результате жизнедеятельности микробов, особенно сульфатредукторов третьего слоя.
- Далеко не всякий мат строит строматолит! Для этого нужны определенные условия.
- Стромалитообразующее микробное сообщество может быть устроено проще (достаточно одного слоя цианобактерий?).

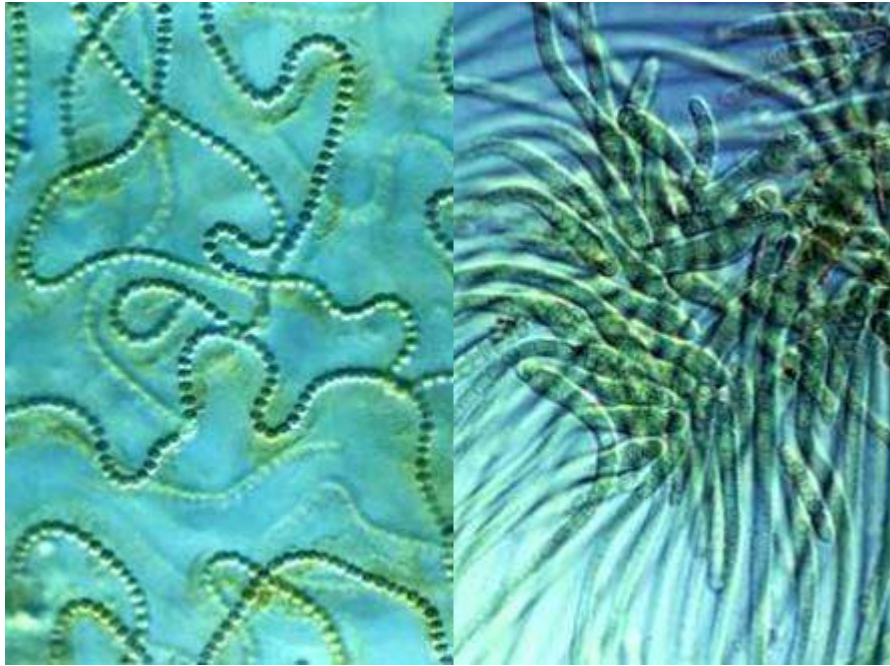


- Все строматолиты образуются при обязательном участии фотосинтезирующих бактерий, обычно – цианобактерий.
- Значит ли это, что цианобактерии (и свободный кислород) появились уже 3.5 или даже 3.7 млрд лет назад?
- Нет, не значит, т.к. строматолиты могут образовываться микробными сообществами без цианобактерий (их место занимают аноксигенные фотосинтезирующие бактерии, например, зеленые бактерии *Chloroflexus*).



Появление цианобактерий и оксигенного фотосинтеза

Весь свободный кислород атмосферы и гидросферы произведен цианобактериями!

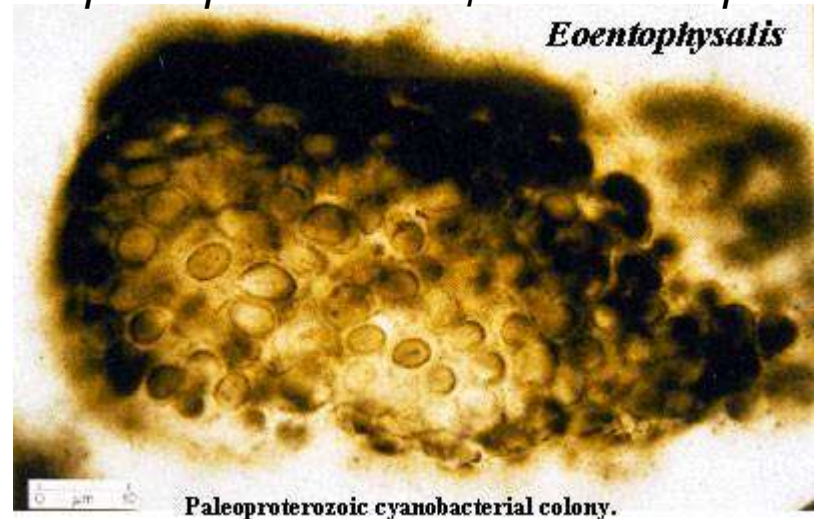


Современные цианобактерии

Цианобактерии – «изобретатели» оксигенного фотосинтеза и единственные организмы, способные его осуществлять (поскольку пластиды растений – это симбиотические цианобактерии)

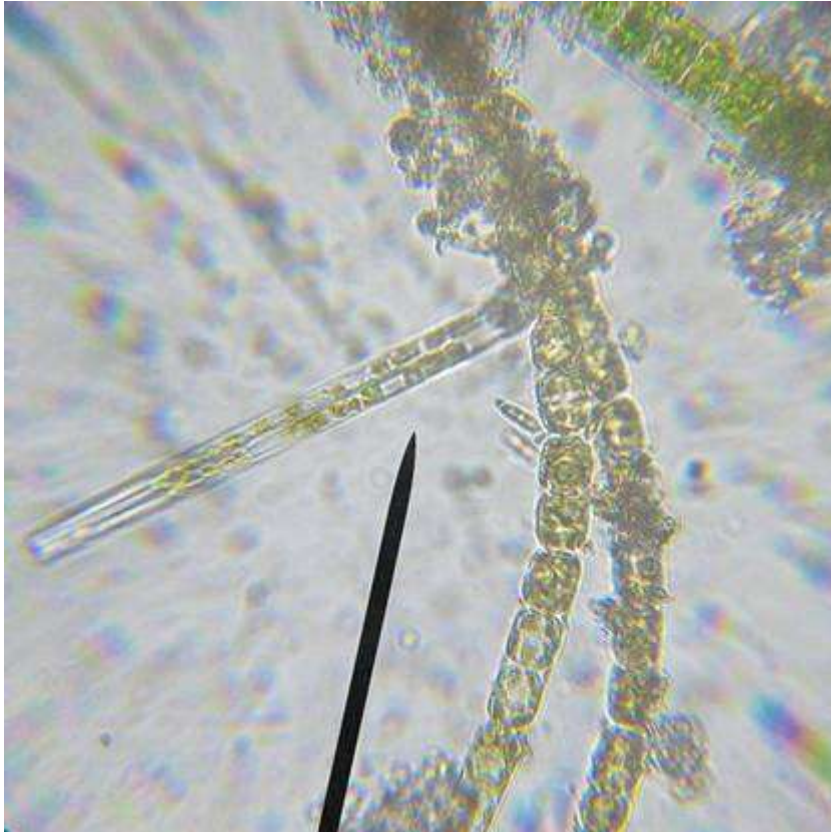


*Ископаемые архейские и протерозойские цианобактерии
*Eoentophysalis**

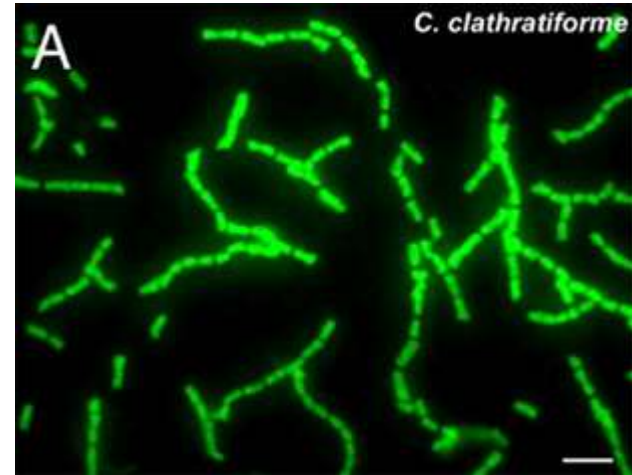


Paleoproterozoic cyanobacterial colony.

Скорее всего, основу архейских микробных сообществ составляли все-таки не цианобактерии, а другие нитчатые фотосинтезирующие бактерии – аноксигенные фотосинтетики.



Chloroflexus – нитчатая фотосинтезирующая зеленая «несерная» бактерия (выделяет не серу, а сульфат)



Chlorobium – еще одна зеленая бактерия, аноксигенный фотосинтетик

На ископаемом материале отличить нитчатую цианобактерию (оксигенного фотосинтетика) от нитчатой зеленой бактерии (аноксигенного фотосинтетика) крайне трудно.

Но молекулярно-генетические данные указывают на существенно более позднее появление цианобактерий по сравнению с аноксигенными фотосинтетиками. Впрочем, это оспаривается.



Время появления цианобактерий остается спорным: оценки варьируют от 3500 до 2500 млн лет назад.

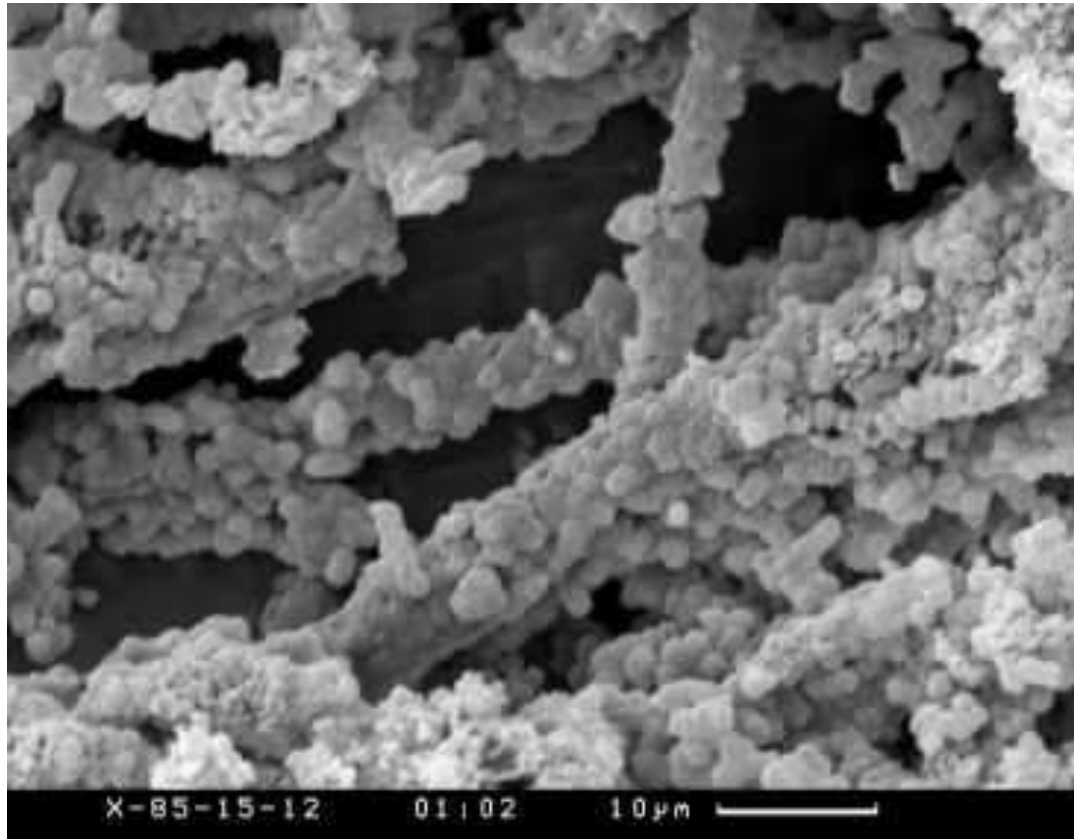
Скорее всего примерно 3000 – 2700 млн лет назад.



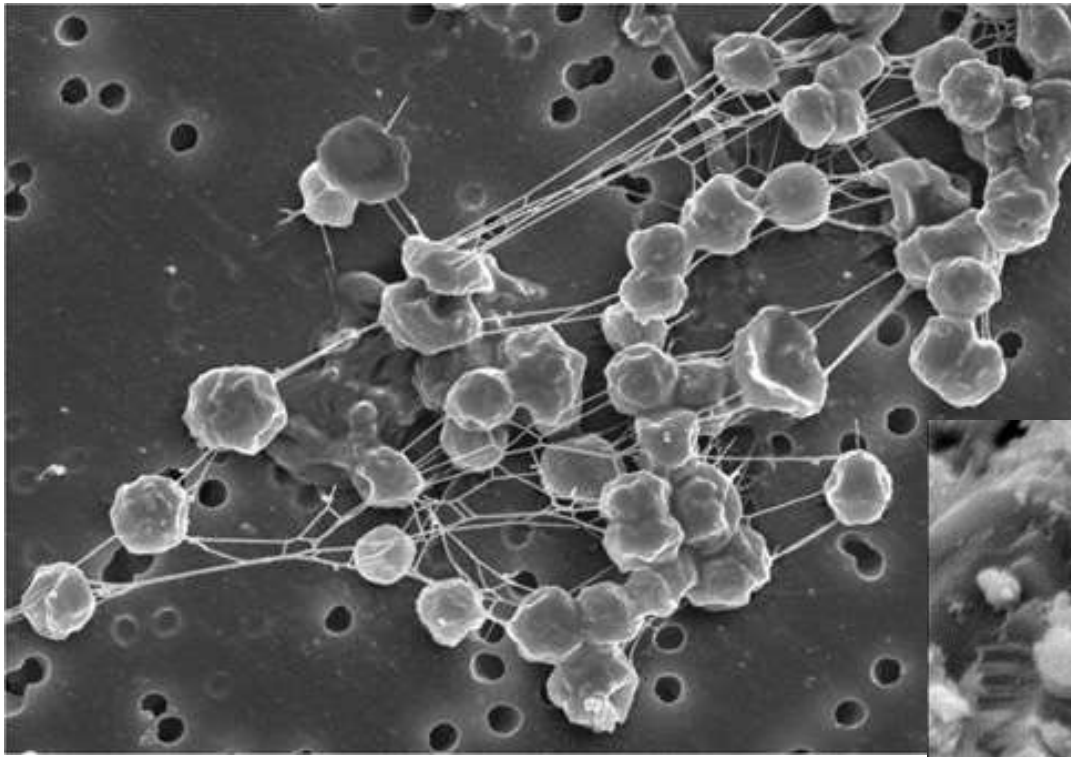
Сергеев Владимир Николаевич
(1959—2019)
2003: Окремненные микрофоссилии докембрия

Первые 1.6 млрд лет: важнейшие даты

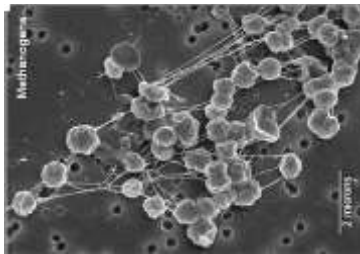
- 4.6 – Земля
- 4.5 – Импакт. Луна.
- 4.4 – цирконы: литосфера, гидросфера?
- 4.25 – изотопы углерода: жизнь???
- 4.1 – 3.8 – поздняя бомбардировка
- 4.0 – условный рубеж катархея и архея
- 3.95 – изотопы углерода в древнейших континентальных породах: жизнь??
- 3.8 – 3.6 – древнейшие осадочные породы. Изотопы углерода: жизнь?
- 3.7 – строматолиты ??? Фотосинтез???
- 3.5 – Бесспорные ископаемые прокариоты и строматолиты. Сульфатредукция?? Аноксигенный фотосинтез.
- 3.0 – кислородный фотосинтез?



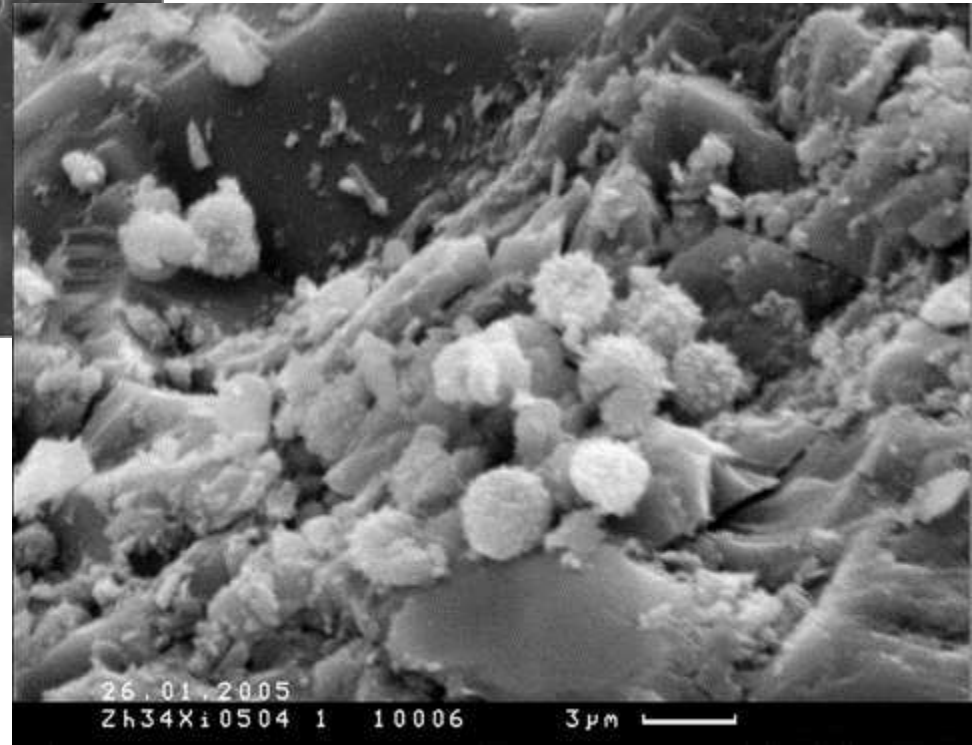
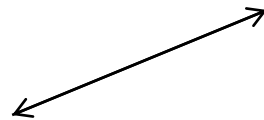
Раннекембрийский (~520-530 млн лет) ископаемый циано-
бактериальный мат (трактуются как нити цианобактерий,
облепленные пурпурными бактериями)



археи-метаногены (современные)



в том же масштабе



Позднеархейские (2700 млн лет)
ископаемые прокариоты

По внешнему виду ископаемого микроба трудно понять, что это за микроб. Один из самых информативных признаков – размер.

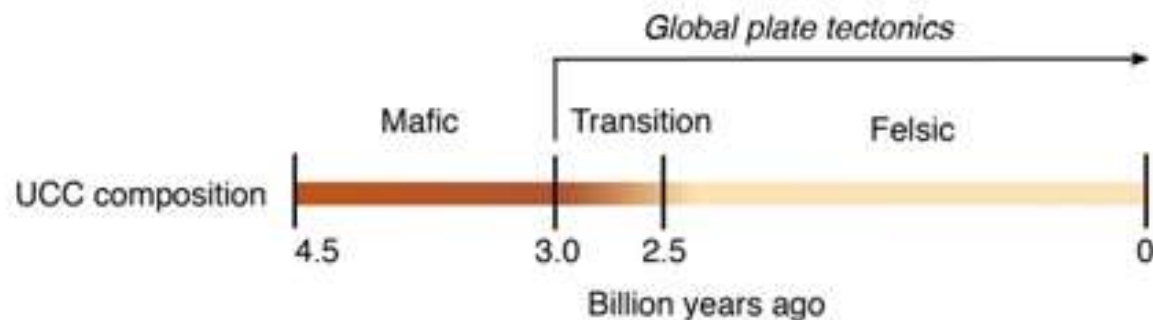
Поздний архей (3000 – 2500 млн лет назад)

- ? Старт тектоники плит
- ? Завершение гравитационной стратификации недр
- Быстрый рост континентов (континентальной коры). В конце архея шло ускоренное формирование континентальной коры (видно по возрасту пород, слагающих континенты)

Early Archean

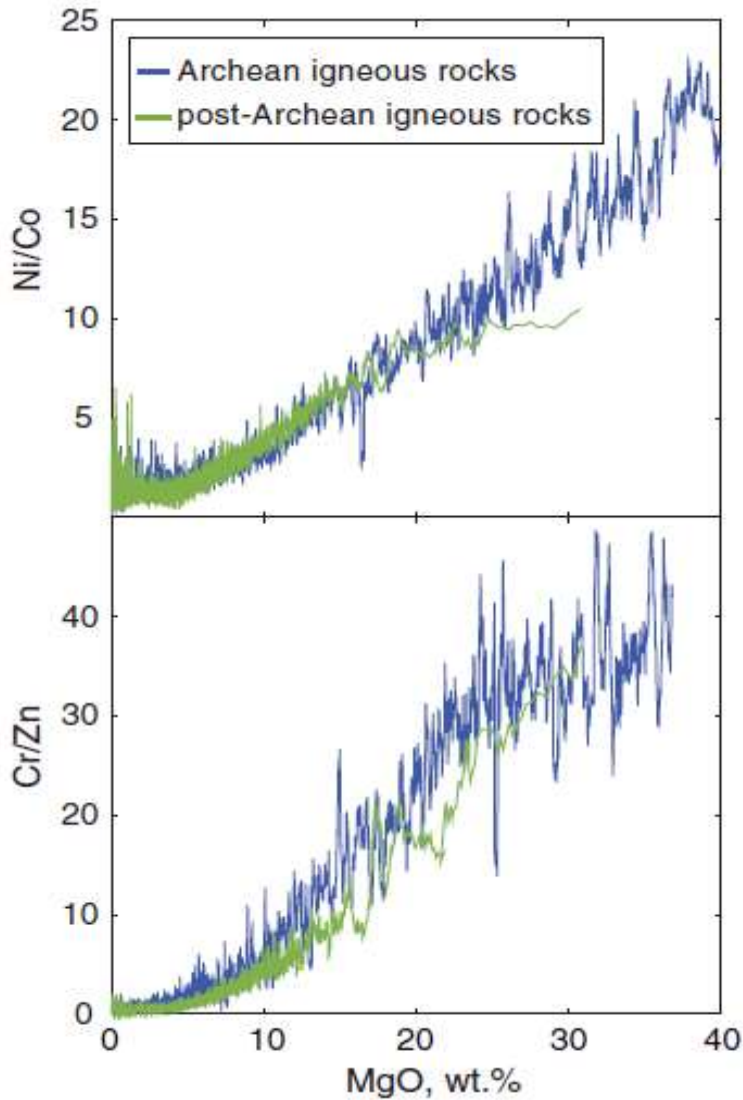


Present day

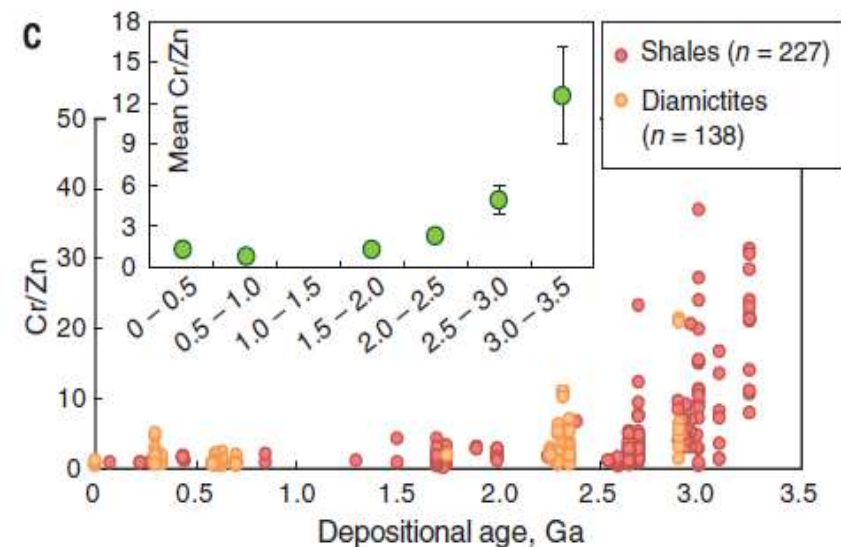
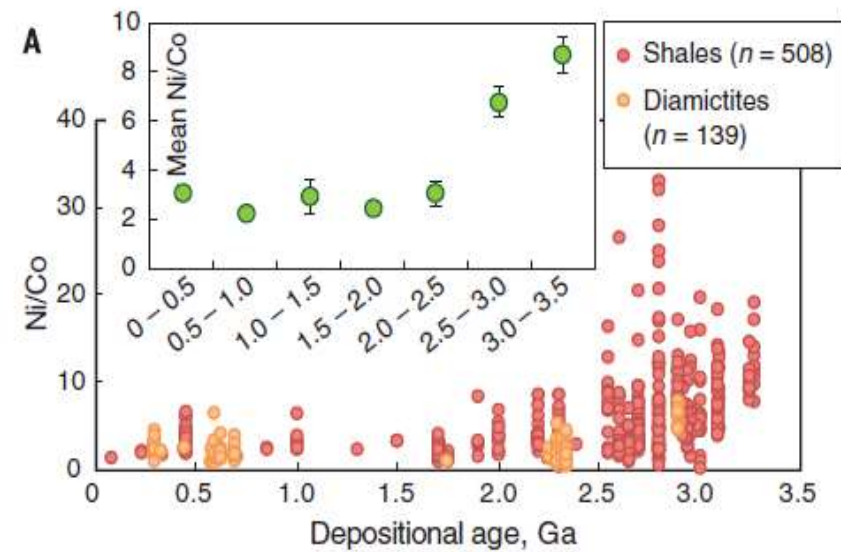


Земля в раннем архее и сегодня. Рыжие пятна – протоконтиненты, сложенные породами, богатыми магнием и железом (mafic – «мафические» породы). Рисунок отражает общую идею о том, что площадь и толщина протоконтинентов были невелики. Зеленый цвет океана символизирует высокую концентрацию двухвалентного железа (Fe^{2+}). UCC composition – состав верхней континентальной коры, Felsic – «фельзические», богатые кремнием и алюминием горные породы.

Tang M., Chen K., Rudnick R.L. Archean upper crust transition from mafic to felsic marks the onset of plate tectonics // Science. 2016. V. 351. P. 372-375.

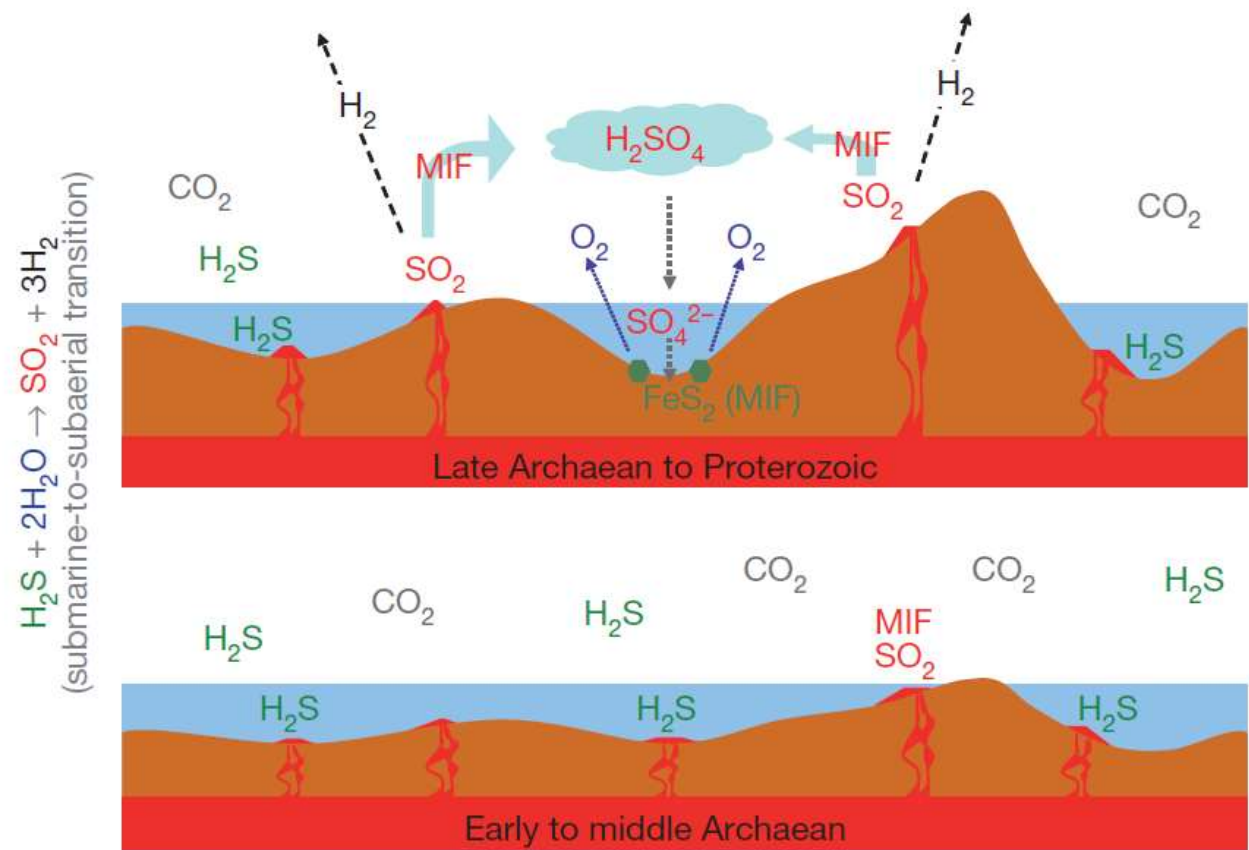


- Океаническая кора Земли, как и поверхностный слой др. планет Земной группы, состоит из богатых магнием тяжелых *мафических* пород (базальты). В верхней континентальной коре преобладают бедные магнием легкие *фельзические* породы (граниты).
- Из чего состояла континентальная кора в древности, определить трудно, т.к. древние магматические породы избирательно разрушены эрозией, а из *осадочных терригенных пород* магний вымывается.
- Эту трудность удалось преодолеть, т.к. оказалось, что об исходном содержании магния можно судить по соотношению никеля, кобальта, хрома и цинка.



- Оказалось, что вплоть до 3 млрд лет назад континенты были сложены породами, богатыми магнием.
- В течение позднего архея (3,0 – 2,5 млрд лет назад) объем континентов быстро рос (и вырос в 5 раз!) за счет формирования гранитов.
- Это свидетельствует о старте тектоники плит 3 млрд лет назад или чуть раньше, потому что для образования гранитов в мантию должно поступать много воды, а это происходит при погружении океанической коры в мантию в зонах субдукции.

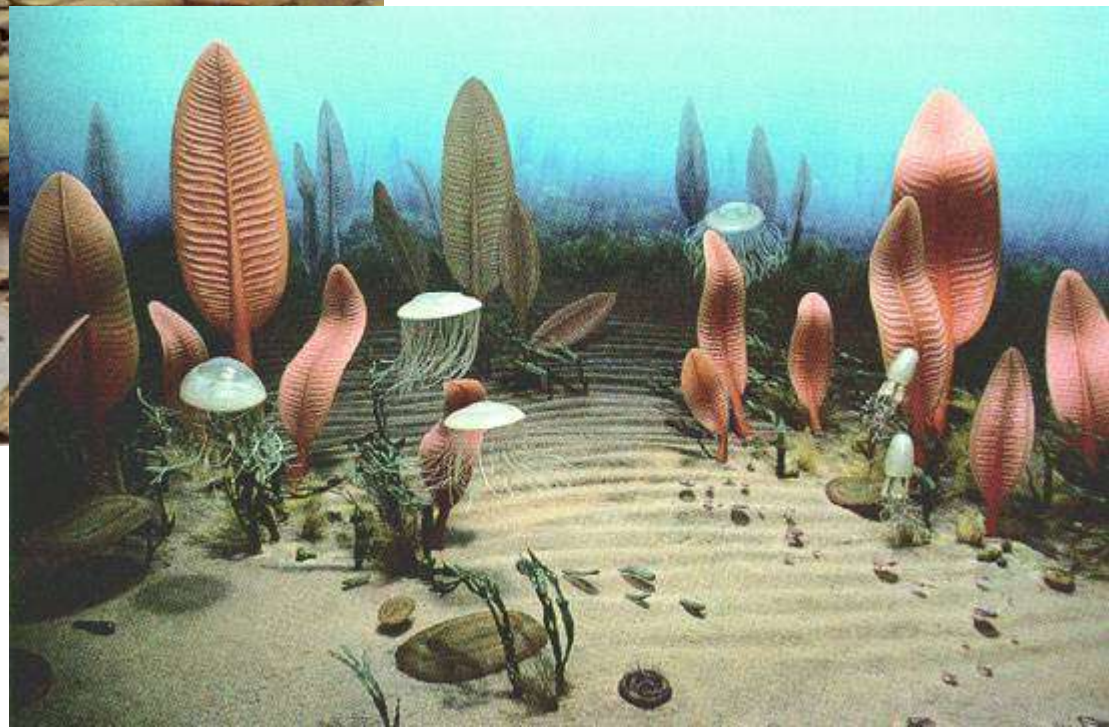
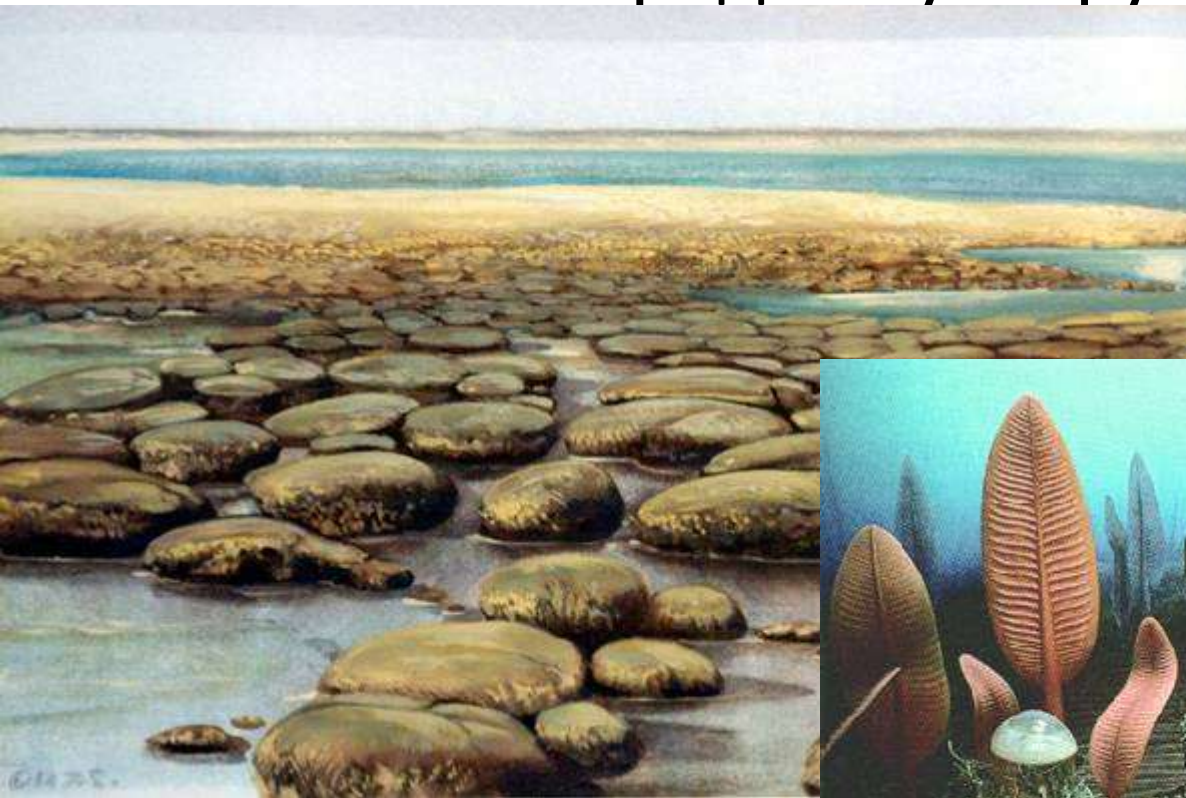
- Формирование континентов → переход от преимущественно подводного к преимущественно наземному вулканизму → в ходе дегазации магмы при наземном вулканизме выделяется больше SO₂ → в атмосферу поступает меньше H₂S и больше SO₂ → в бескислородных усл. происходит фракционирование изотопов серы → SO₄²⁻ растворяется в океане → железо осаждается в форме пирита → кислород, производимый ц-б, перестает расходоваться на окисление железа и начинает накапливаться.



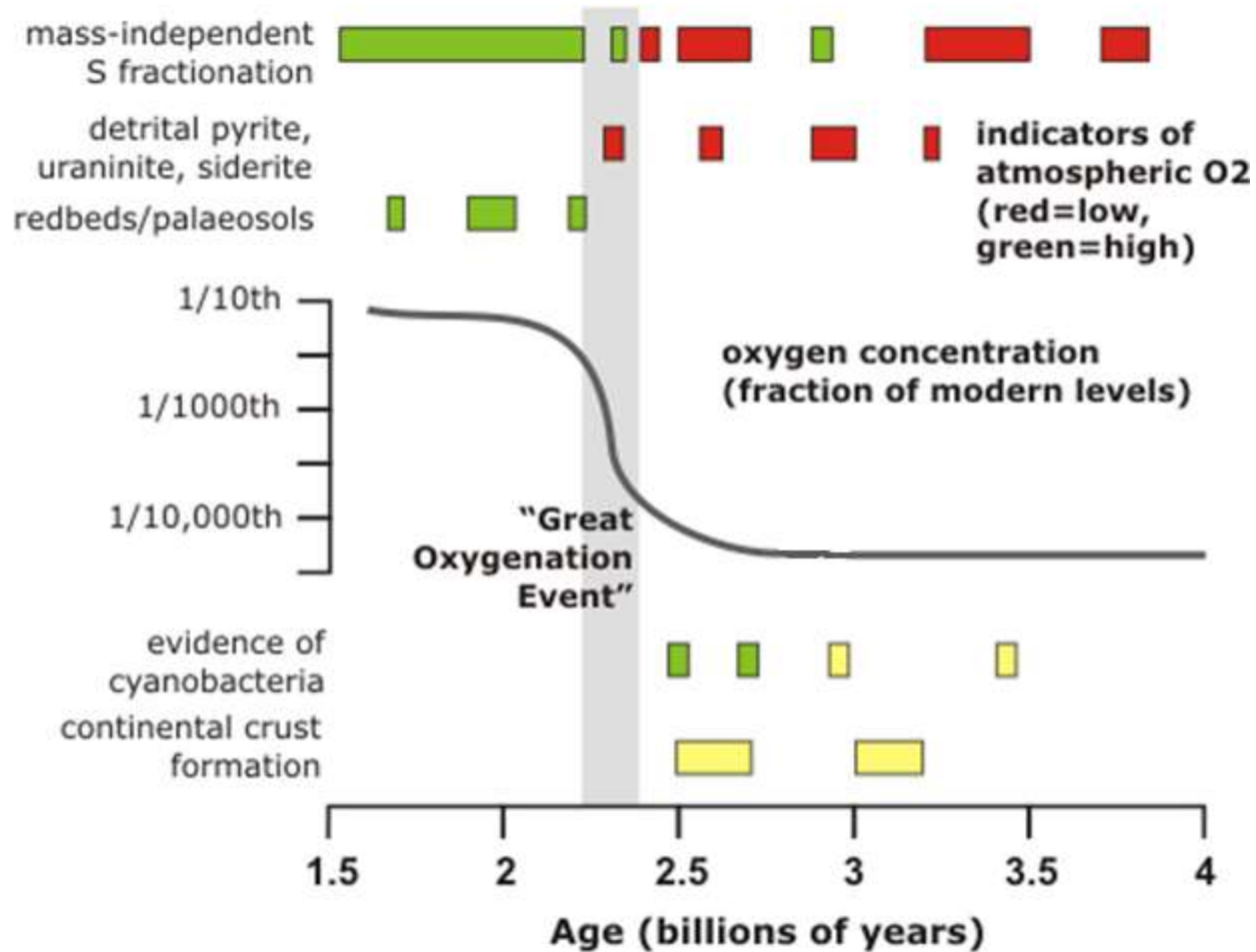
Gaillard et al., 2011. Atmospheric oxygenation caused by a change in volcanic degassing pressure // Nature

Протерозой (2500 – 542)

от бескислородного мира прокариот – к
кислородному миру эукариот

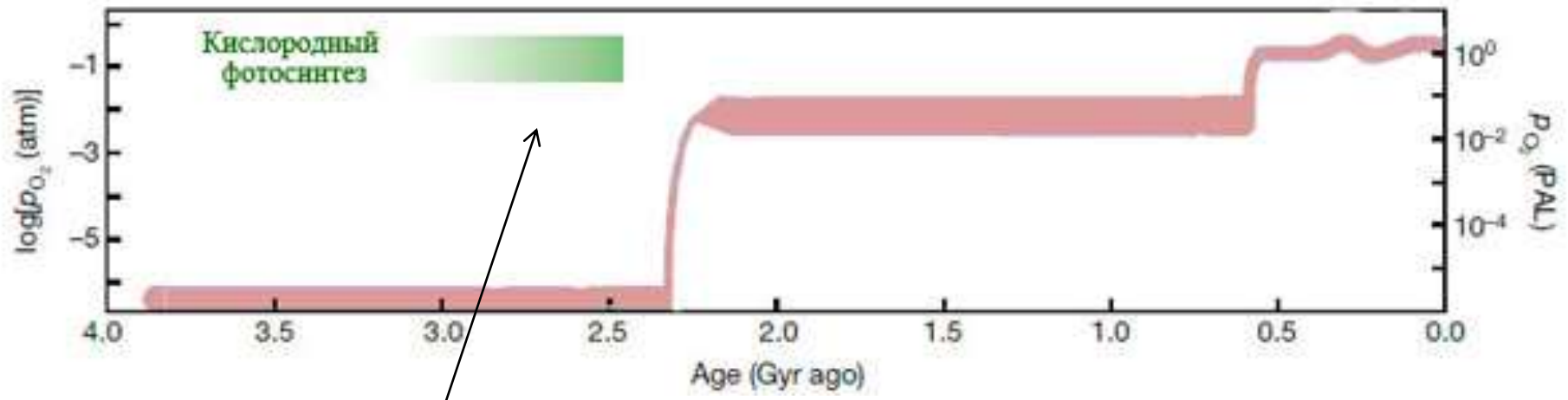


Оксигенизация атмосферы

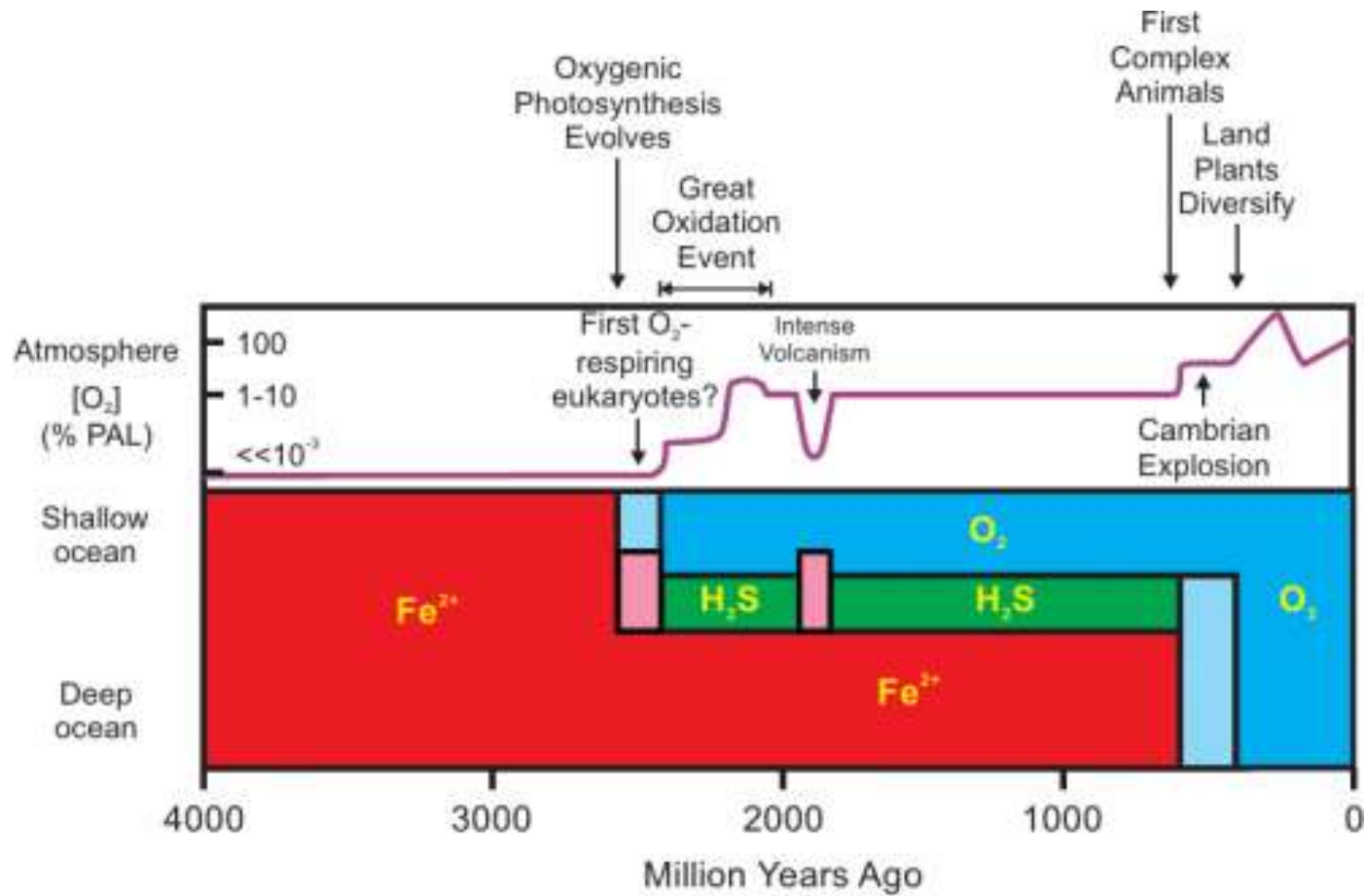


Great oxygenation event – начиная с 2.45 млрд. Возм. причины: распространение цианобактерий, истощение запасов растворенного железа в океане, изменение состава вулканических газов, подъем континентов и поступление оксидов серы в атмосферу.

Динамика содержания кислорода в атмосфере

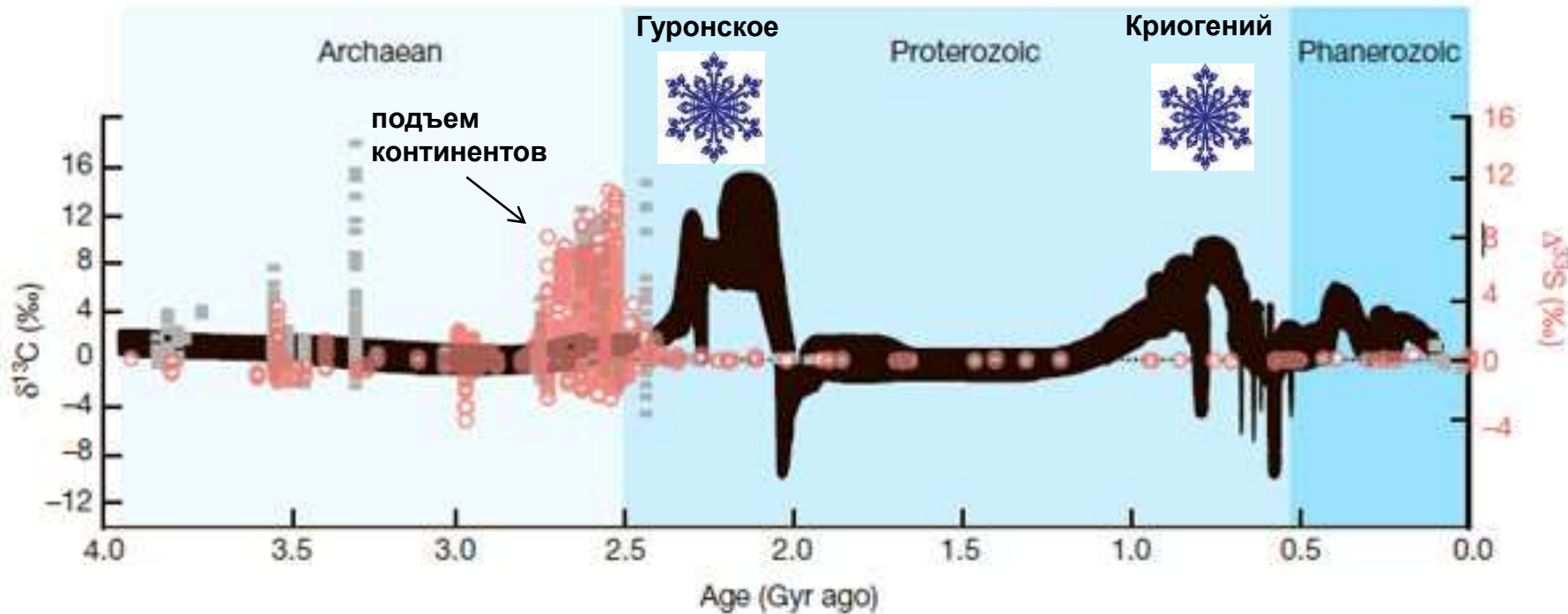


кислород уже
производится ц-б,
но тратится на
окисление железа

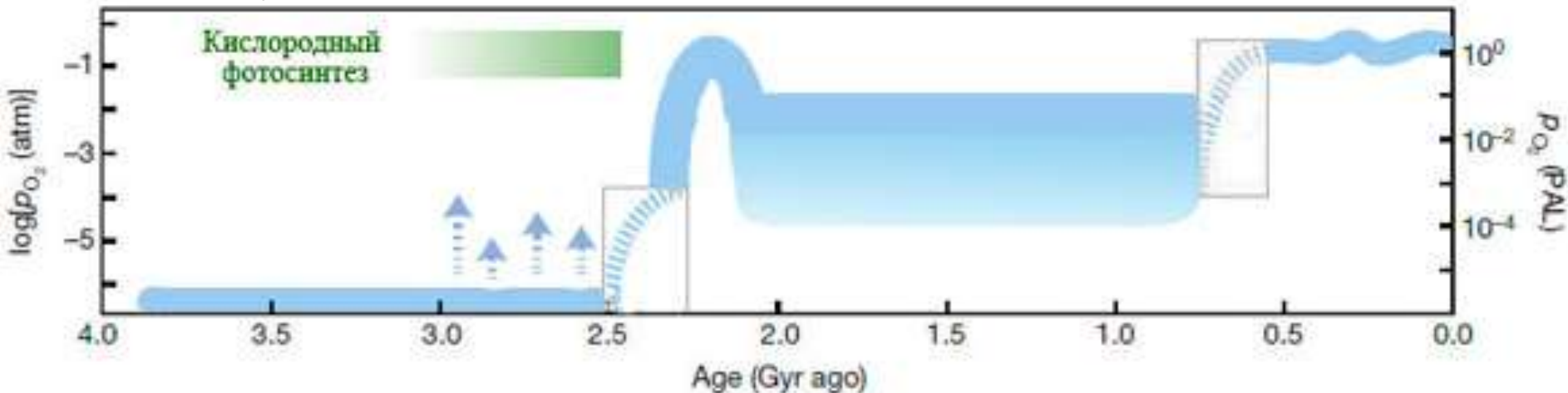


The upper panel shows atmospheric oxygen abundances in % relative to present atmospheric levels (PAL). The lower panel shows the relative distribution of oxygen- (O₂), sulfide- (H₂S), and iron-rich (Fe²⁺) waters in the shallow and deep oceans. Lighter blue shading indicates lower dissolved O₂ levels. Lighter pink shading means less H₂S and more Fe²⁺.

(c) Brian Kendall, 2013. <https://uwaterloo.ca/wat-on-earth/news/earths-oxygen-revolution>

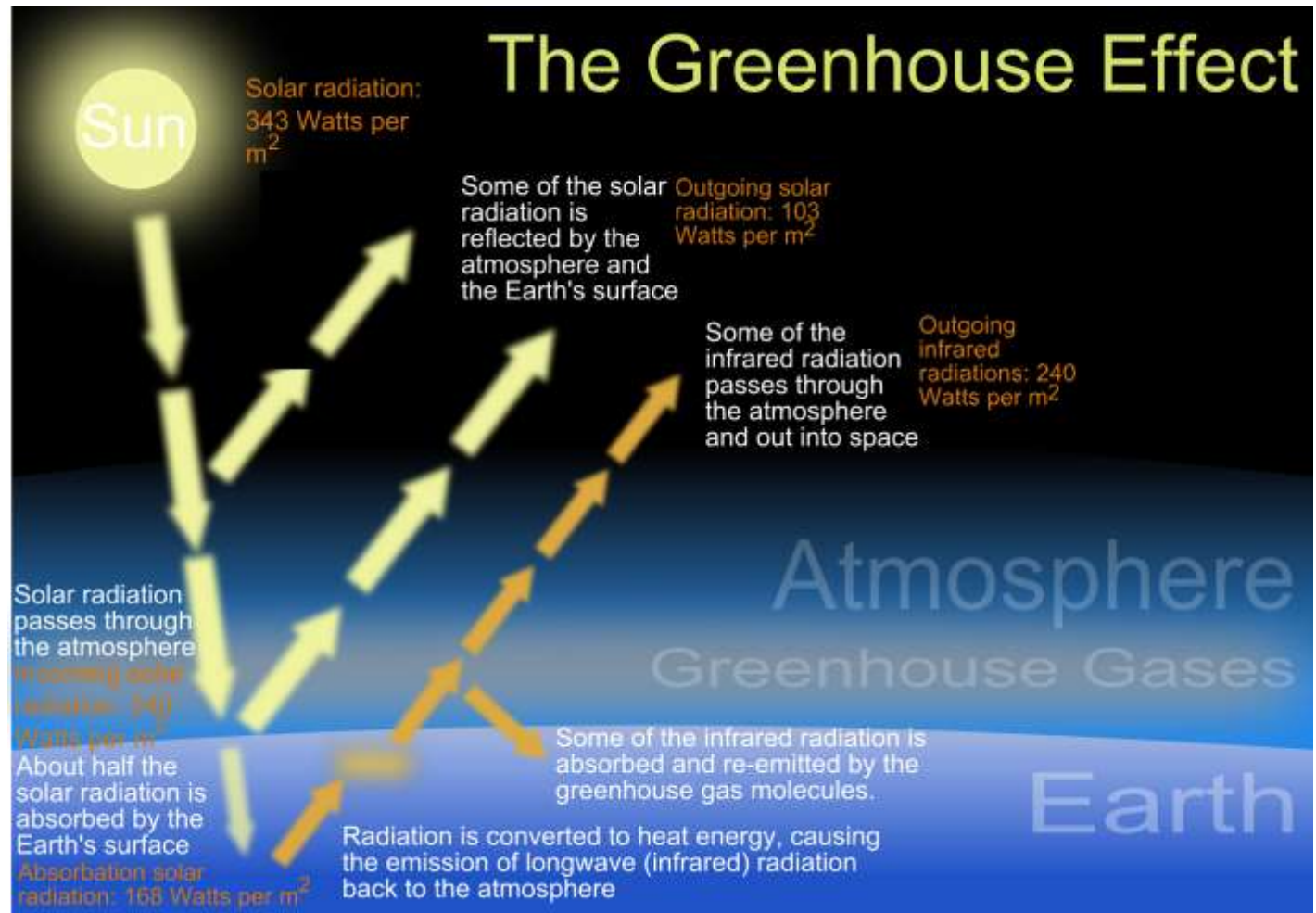


Изотопные кривые углерода-13 (черная; подъемы, возможно, соответствуют периодам бурного роста продуктивности и биомассы автотрофов) и серы-33 (розовые и серые точки; подъемы свидетельствуют о бескислородной атмосфере)



Современные представления об истории кислорода на Земле.

Климат

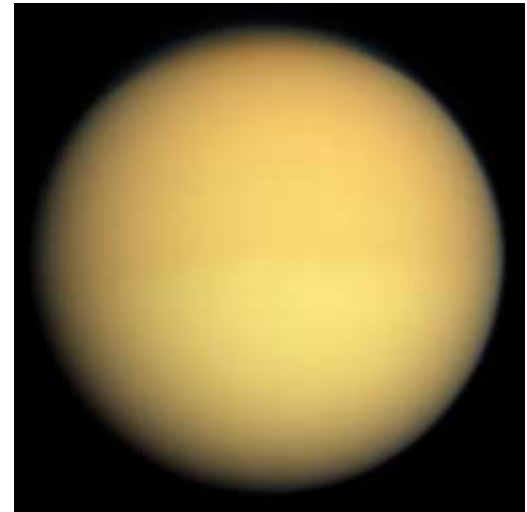


парниковый эффект:

- Главный источник тепла в атмосфере и гидросфере – солнечное излучение.
- Приходит в основном в видимом диапазоне, отражается и уходит – в инфракрасном.
- Газы, пропускающие видимый свет, но задерживающий инфракрасный – парниковые (греют).

Важнейшие парниковые газы

- Водяной пар (но тучи – охлаждаются, т.к. не пропускают свет)
- Метан (если его мало; если много – под действием УФ образуются непрозрачные для света углеводороды, как на Титане)
- CO_2



Цикл углерода

Процессы, в результате которых **CO₂** поступает в атмосферу:

- 1) Вулканизм. При дегазации магмы выделяется много CO₂. Запасы углерода в мантии пополняются за счет субдукции.
- 2) Окисление органики гетеротрофами (дыхание: $C_{\text{орг}} + O_2 = CO_2$).
- 3) Дополнительный фактор парникового эффекта: метаногенез, в том числе в кишечнике травоядных.



Цикл углерода

Процессы, в результате которых CO_2 изымается из атмосферы:

- 1) **Выветривание**. В континентальной коре много силиката кальция. CaSiO_3 реагирует с CO_2 с образованием CaCO_3 , значительная часть которого затем смывается в океаны и там захоранивается.



- Выветривание усиливается при горообразовании (подъем Гималаев, начавшийся в эоцене ок. 50 млн лет назад в результате движения австралийско-индийской плиты на север, считается одной из причин нынешнего ледникового периода).



Цикл углерода

- Выветривание усиливается при потеплении и повышенной влажности; CO_2 изымается из атмосферы, парниковый эффект слабеет, температура снижается.
- Оледенение блокирует доступ CO_2 к горным породам, выветривание слабеет, CO_2 накапливается в атмосфере, усиливается парниковый эффект, льды тают.



это отрицательная обратная связь, стабилизирующая климат

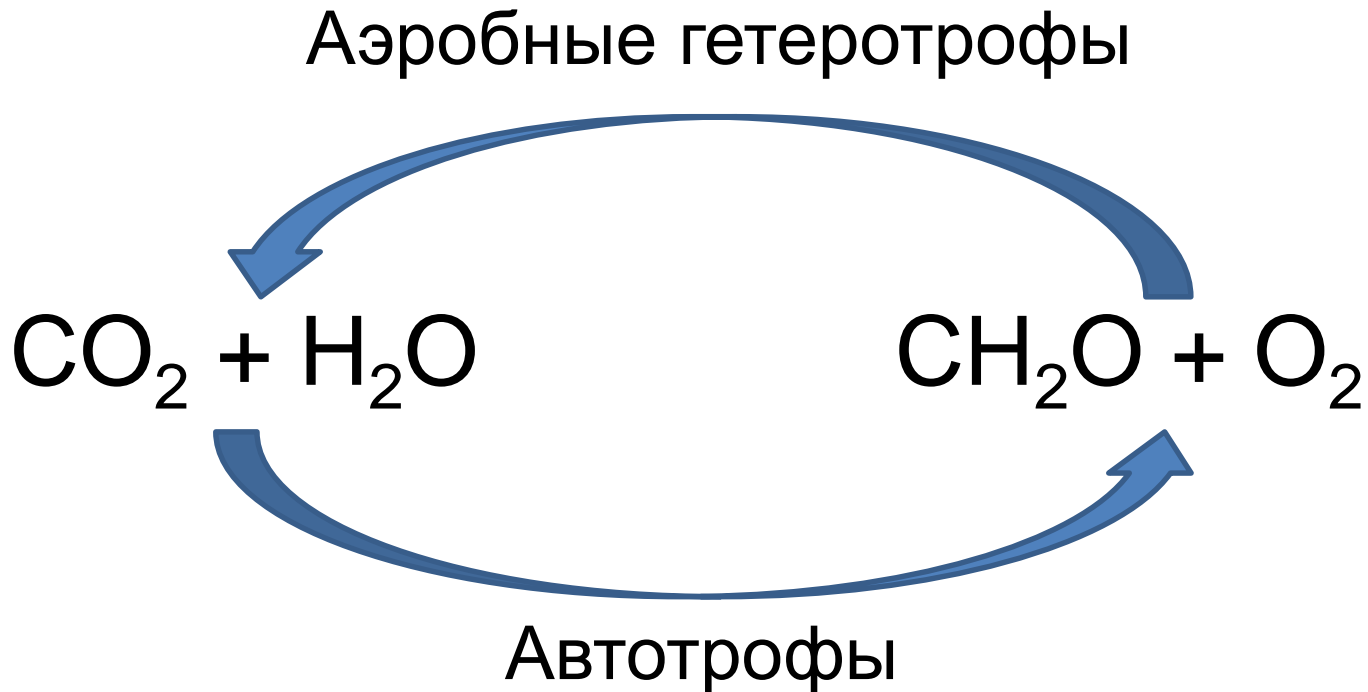
Цикл углерода

Процессы, в результате которых CO_2 изымается из атмосферы:

- 2) Фиксация CO_2 автотрофами** (оксигенный фотосинтез: $\text{CO}_2 = \text{C}_{\text{орг}} + \text{O}_2$). Биологический цикл несовершенен: не вся органика перерабатывается гетеротрофами, часть ее захоранивается в земной коре (в т.ч. уголь, нефть).
- 3) Биогенное осаждение CaCO_3** : от строматолитов до животных с карбонатными скелетами (моллюски, фораминиферы, кораллы и мн. др.). Океанические карбонатные осадки затем отправляются на «переплавку» в астеносфере (в зонах субдукции).

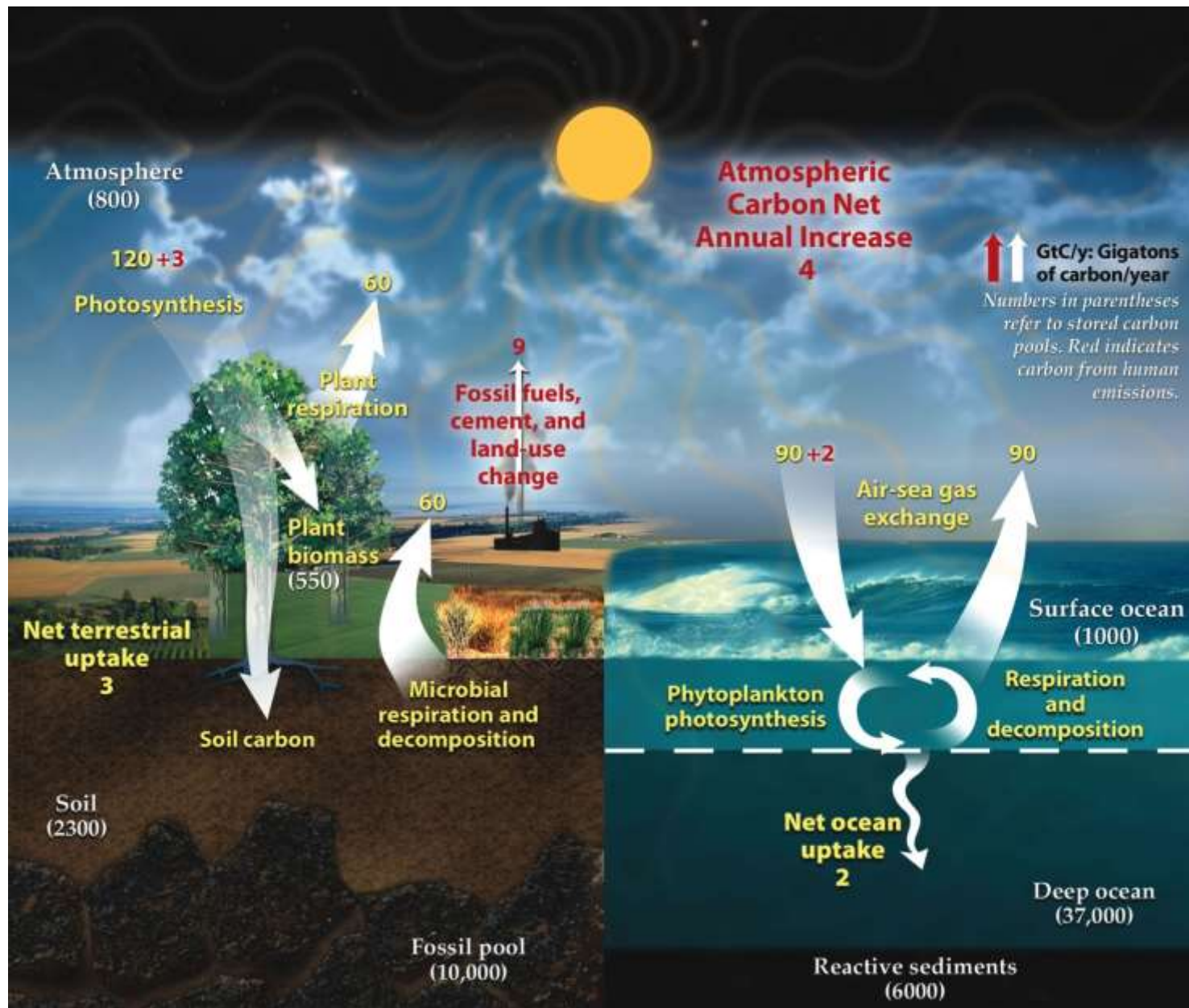


Биогенный цикл углерода



Если эти два процесса не полностью уравновешены, то происходит одно из двух:

- 1) Углерод захоранивается, кислорода в атмосфере становится больше, углекислого газа меньше, парниковый эффект слабеет.
- 2) Углерод возвращается в круговорот, кислорода становится меньше, углекислого газа больше, парниковый эффект усиливается



«Быстрый» цикл углерода (без вулканов, выветривания, субдукции). В миллиардах тонн С в год. Желтые числа – естественные потоки, красные – вклад человека, белые – запасы С.

События, влияющие на парниковый эффект:

- Усиленный вулканизм (напр., при расколе материков или при формировании «мантийных плюмов»).
- Эволюционные «успехи» гетеротрофов (что ведет к более безотходному биогенному циклу углерода: меньше органики захоранивается). Пример: появление в карбоне грибов, способных переваривать лигнин, положило конец массовому захоронению органики -> кончился ледниковый период.

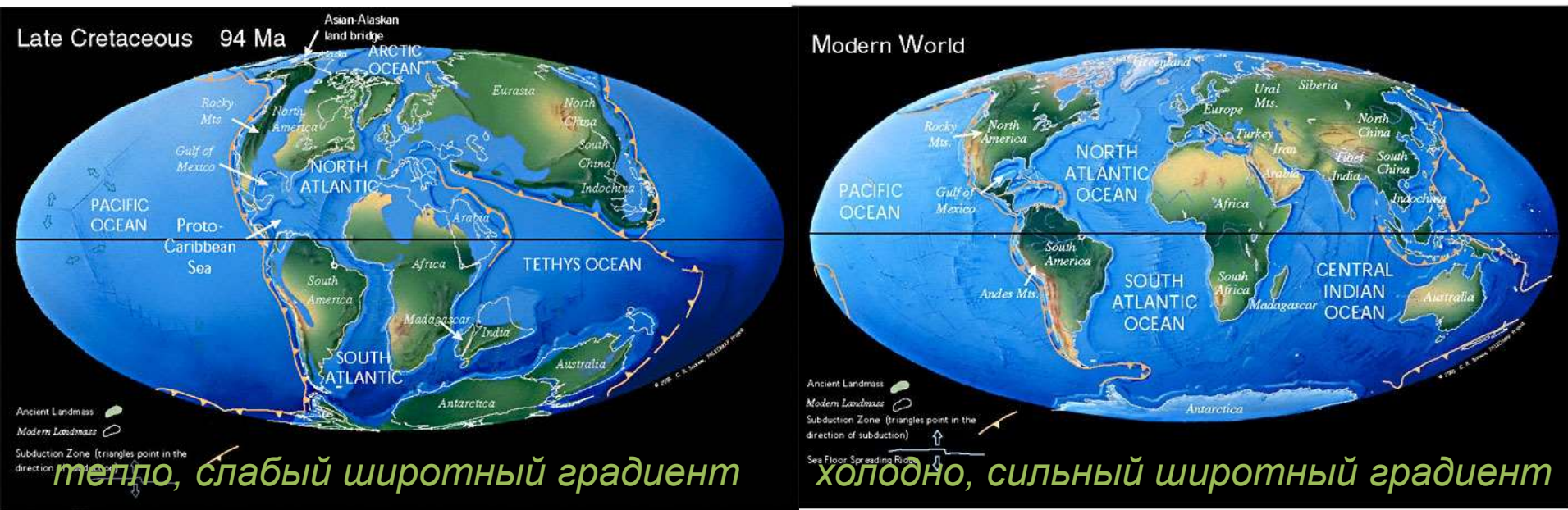


События, влияющие на парниковый эффект:

- Горообразование, усиление выветривания.
- Эволюционные «успехи» автотрофов. Древнейшее (Гуронское) оледенение в начале протерозоя (ок. 2,4 – 2,1 млрд лет назад) предположительно было связано с «кислородной катастрофой». Рост содержания кислорода обязательно сопровождается захоронением органики! (если вся органика успешно окисляется гетеротрофами и не захоранивается, то весь кислород уходит на дыхание, и концентрация кислорода в атмосфере не растет).
- Эволюционные «успехи» организмов с карбонатными скелетами (например, планктонных фораминифер и кокколитофорид в мезозое)

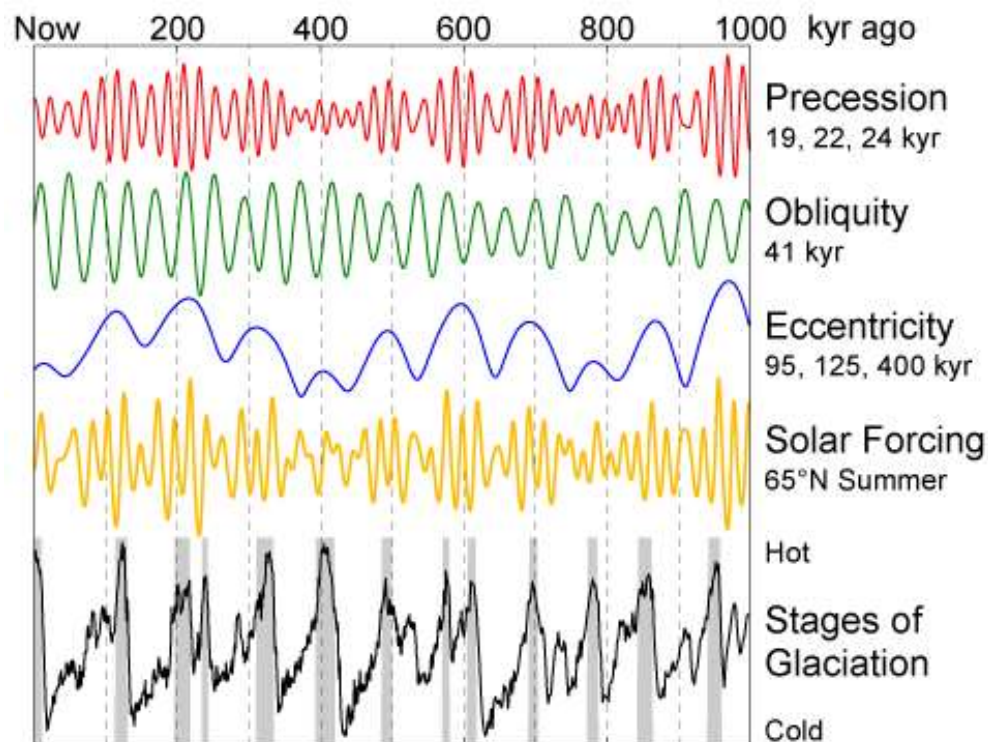
Кроме парниковых газов, на климат ВЛИЯЮТ:

- Система океанских течений, определяемая конфигурацией материков. Потеплению способствует свободная циркуляция (небольшие разобщенные материки), похолоданию – затрудненная циркуляция в низких широтах и «застой» холодных вод в высоких широтах (например, циркумантарктическое течение и полузамкнутый северный океан).



Кроме парниковых газов, на климат ВЛИЯЮТ:

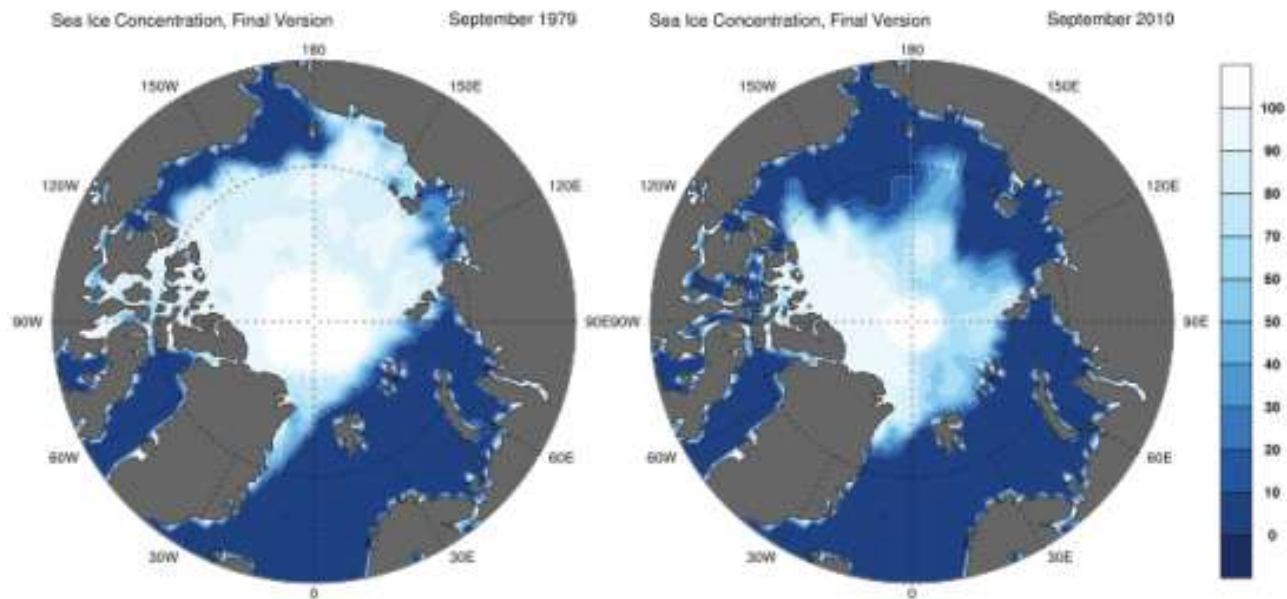
- **Колебания параметров земной орбиты («циклы Миланковича»):** объясняют цикличность оледенений и межледниковий *внутри* ледникового периода, но не наступление самого л.п.)



Кроме парниковых газов, на климат

ВЛИЯЮТ:

- **Альбедо:** белый снег и лед способствуют дальнейшему похолоданию. Это дает положительную обратную связь при наступлении ледников.

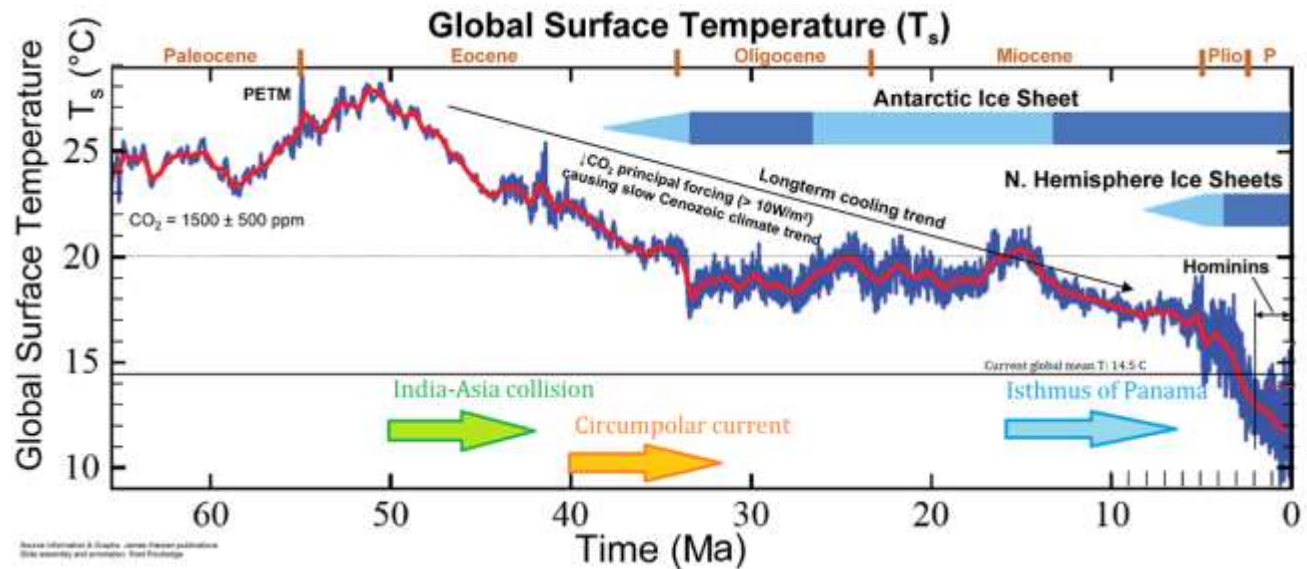
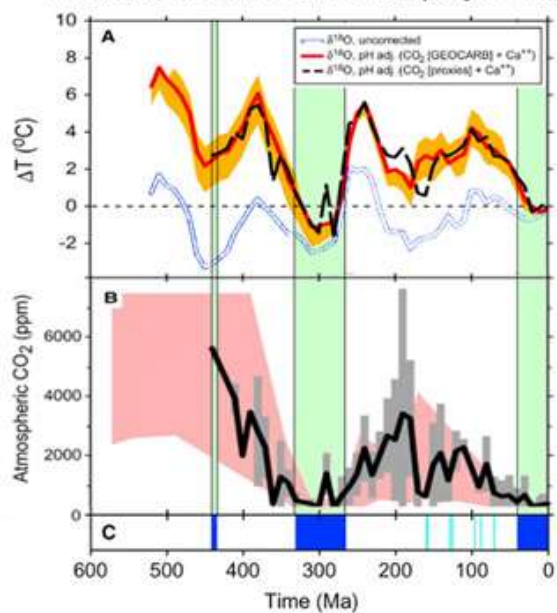


Кроме парниковых газов, на климат ВЛИЯЮТ:

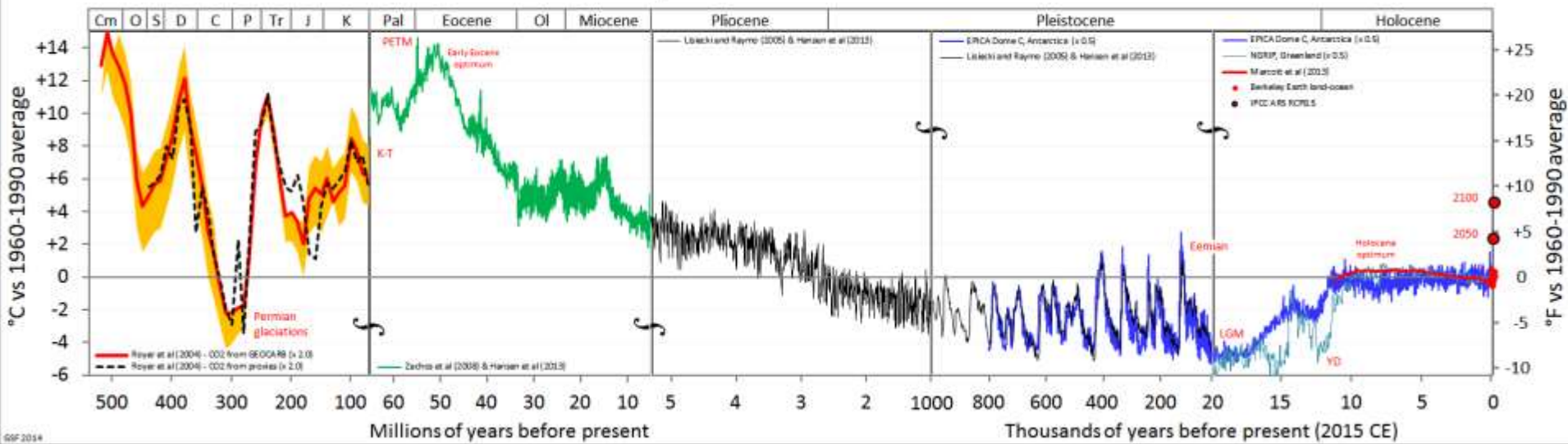
- **Количество осадков.** Когда океан покрывается льдом, испарение уменьшается, и рост ледников замедляется. Это дает отрицательную обратную связь.



Phanerozoic Climate and CO₂ (Royer et al)



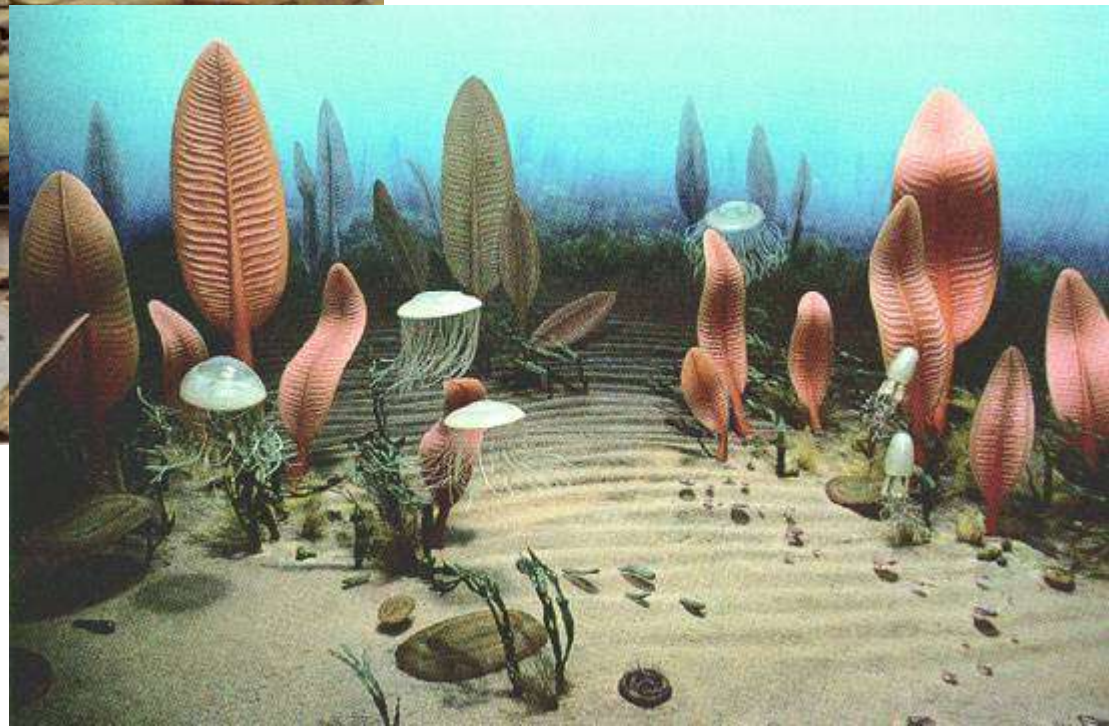
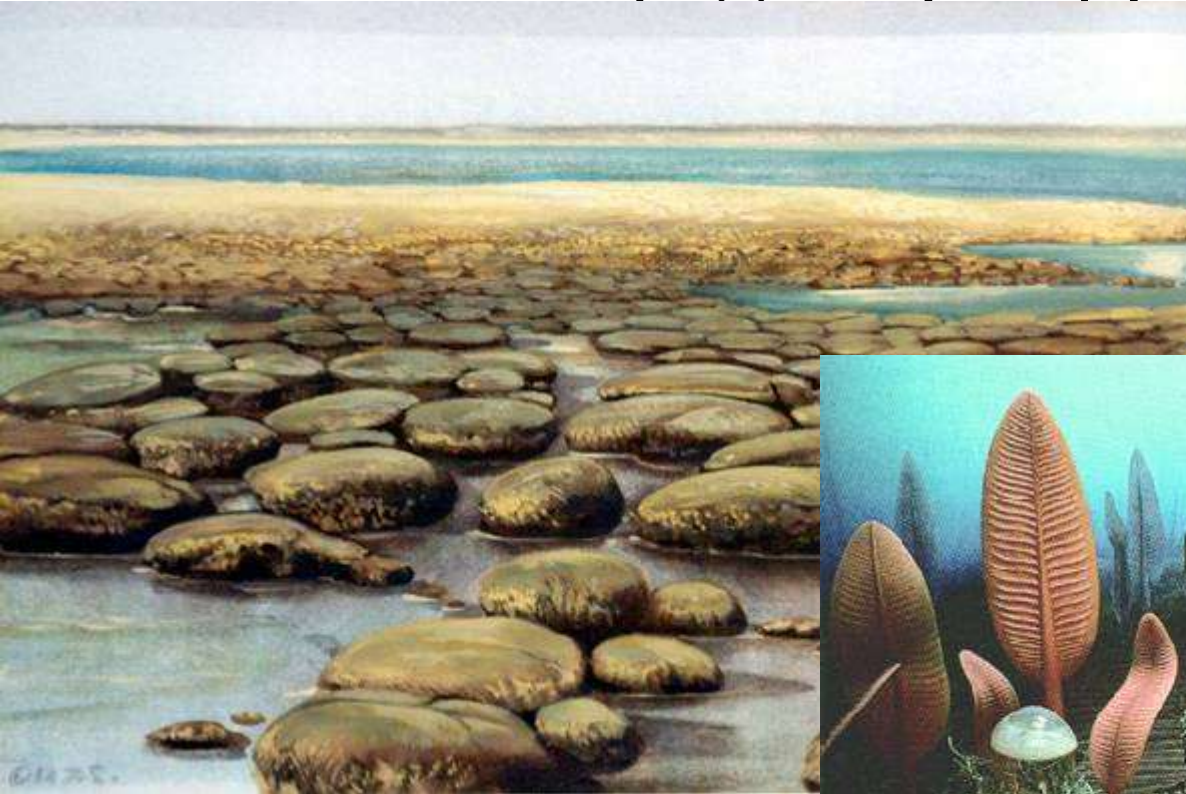
Temperature of Planet Earth



- Важнейшая ООС: когда значительная часть планеты покрывается льдом, уменьшается площадь, пригодная для фотосинтезирующих организмов. Уменьшается фотосинтез – снижается биогенный отток углерода из атмосферы – углекислый газ начинает накапливаться (из-за вулканов) – усиливается парниковый эффект.
- Еще одна ООС: оледенение уменьшает выветривание, блокируя доступ атмосферного воздуха к горным породам. Это тоже снижает отток углерода из атмосферы.

Протерозой (2500 – 541)

от бескислородного мира прокариот – к
кислородному миру эукариот



Происхождение эукариот

(около 2000+ млн лет назад, хотя некоторые авторы предполагают более раннее или более позднее происхождение)



- Величайшее событие. Уникальное?
- Открыло принципиально новые возможности для эволюции (регуляция работы генов, возможность построения сложных многоклеточных тел).
- Результат долгой предшествующей эволюции мира прокариот.

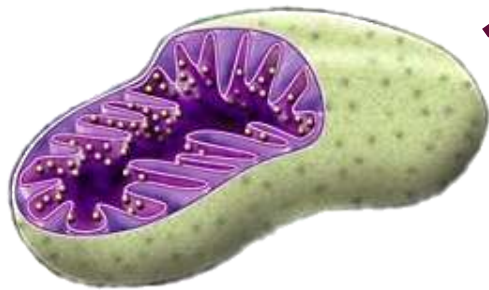
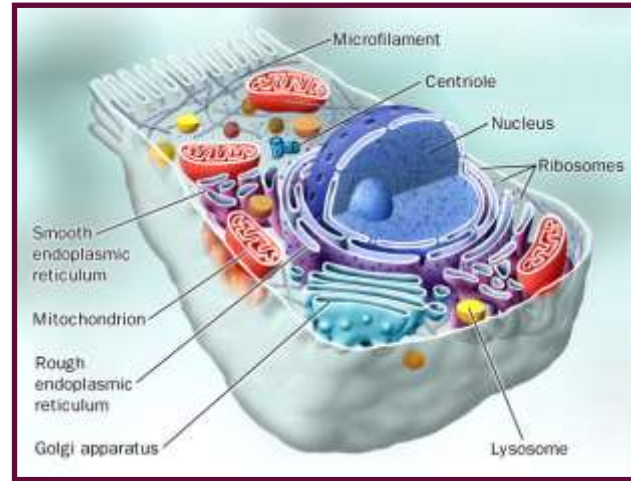
Симбиогенез



Линн Маргулис
(1938-2011)
отвергли в 15 журналах
1967 jtb



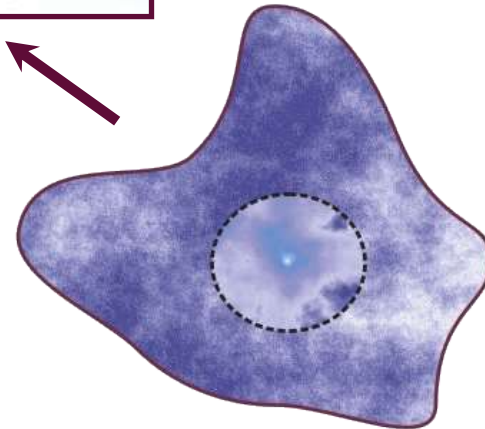
Константин Сергеевич
Мережковский
(1855-1921)



- Митохондрии
(альфапротеобактерии)



- Пластиды
(цианобактерии)



- Ядро и цитоплазма
? археи ?
? хрооциты ?
? химеры ?



Loki's Castle - гидротермальное поле из 5 активных источников. В северной Атлантике на срединно-атлантическом хребте между Норвегией и Гренландией. Глубина 2352 м. Открыто в 2008 г. Самые северные из известных черных курильщиков.



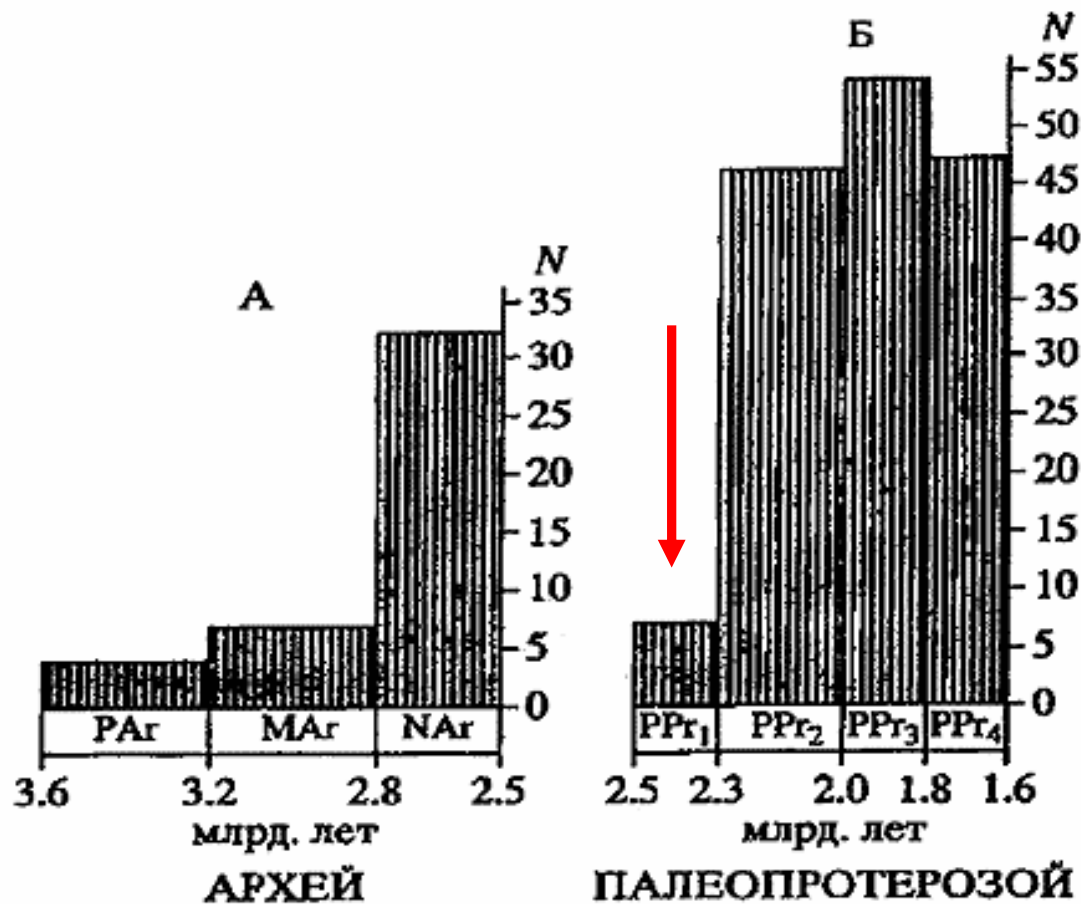


Conical branching Mesoproterozoic stromatolites from the Atar Formation of Mauritania. From the website of Prof. Linda Kah, Univ. Tennessee.



Протерозойские строматолиты были намного сложнее и разнообразнее современных. Строматолиты – продукт жизнедеятельности микробных сообществ. Не значит ли это, что и протерозойские микробы были разнообразнее современных, и что многие группы протерозойских микробов просто не дожили до наших дней?

Гистограммы изменения количества строматолитовых формаций в архее (А) и протерозое (Б), по М.А. Семихатову и его коллегам (1999): N — количество свит (формаций) со строматолитами.



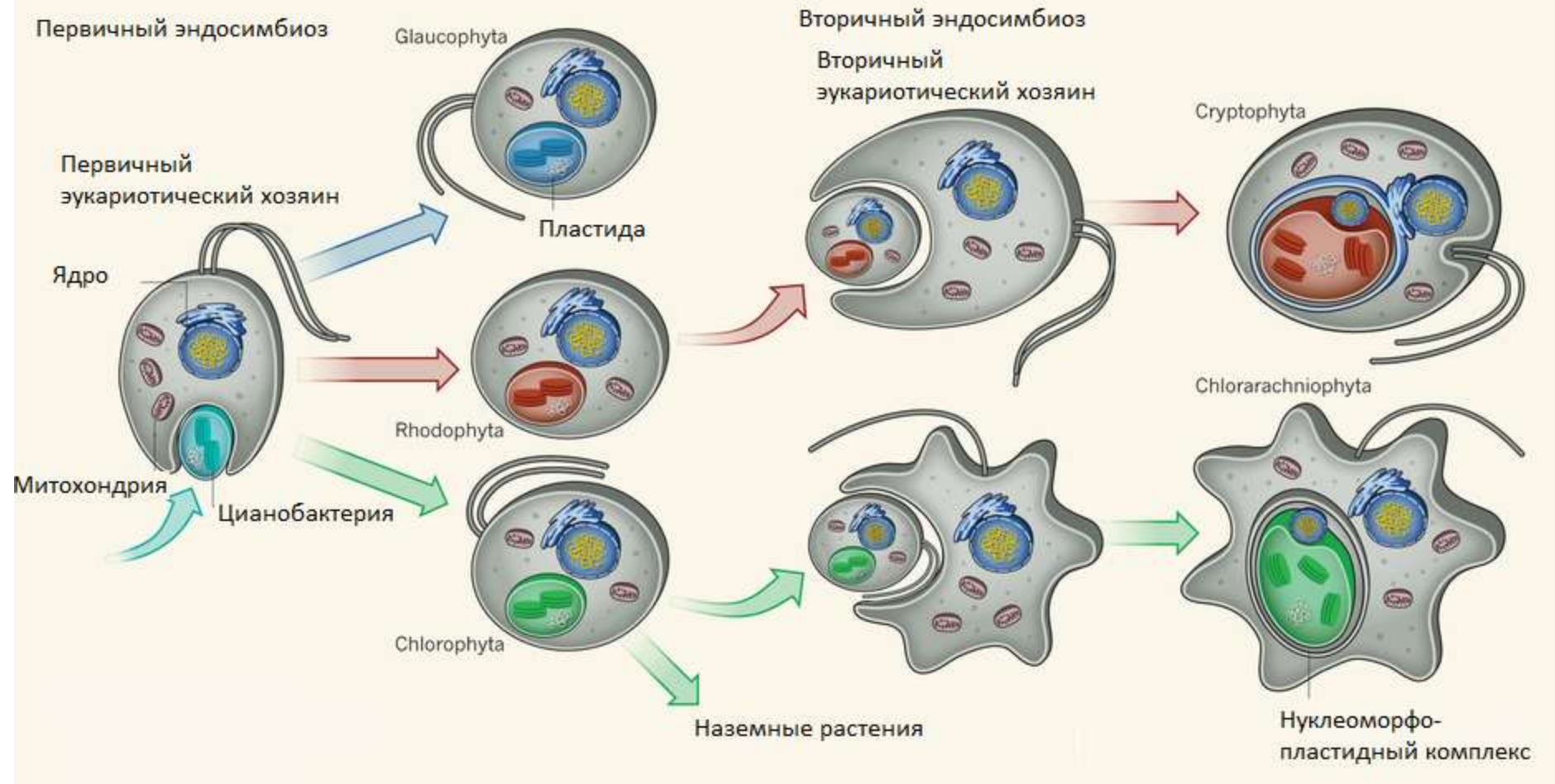
Резкий упадок строматолитообразующих микробных сообществ в начале протерозоя (2,5 – 2,3 млрд лет назад) совпадает с периодом быстрой оксигенизации. Возможно, причиной кризиса было отравление кислородом? Примерно в это время появились и первые эукариоты.

Происхождение эукариот

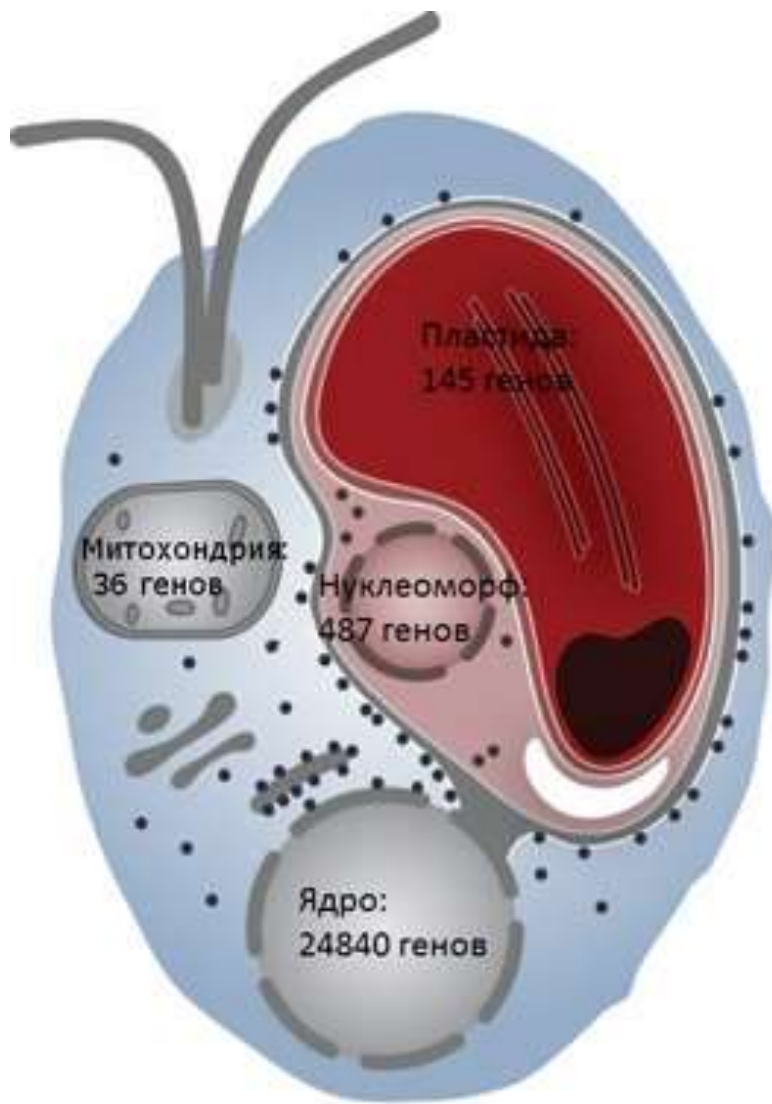
- От архей эукариоты унаследовали многие компоненты информационных систем ядра и цитоплазмы.
- Бактериальные симбионты внесли вклад в формирование метаболических и сигнально-регуляторных систем не только в органеллах, но и в цитоплазме.
- Еще до приобретения симбионтов прото-эукариоты заимствовали у разных бактерий ряд генных комплексов с метаболическими и сигнально-регуляторными функциями.
- По-видимому, в эволюции прото-эукариот был период активной инкопорации чужих генов (м.б., это был период становления полового размножения?)
- В роли «спускового крючка» цепочки событий, приведших к появлению эукариот, выступил кризис микробных сообществ, вызванный переходом цианобактерий к кислородному фотосинтезу.

Происхождение фотосинтезирующих эукариот (водорослей и высших растений)

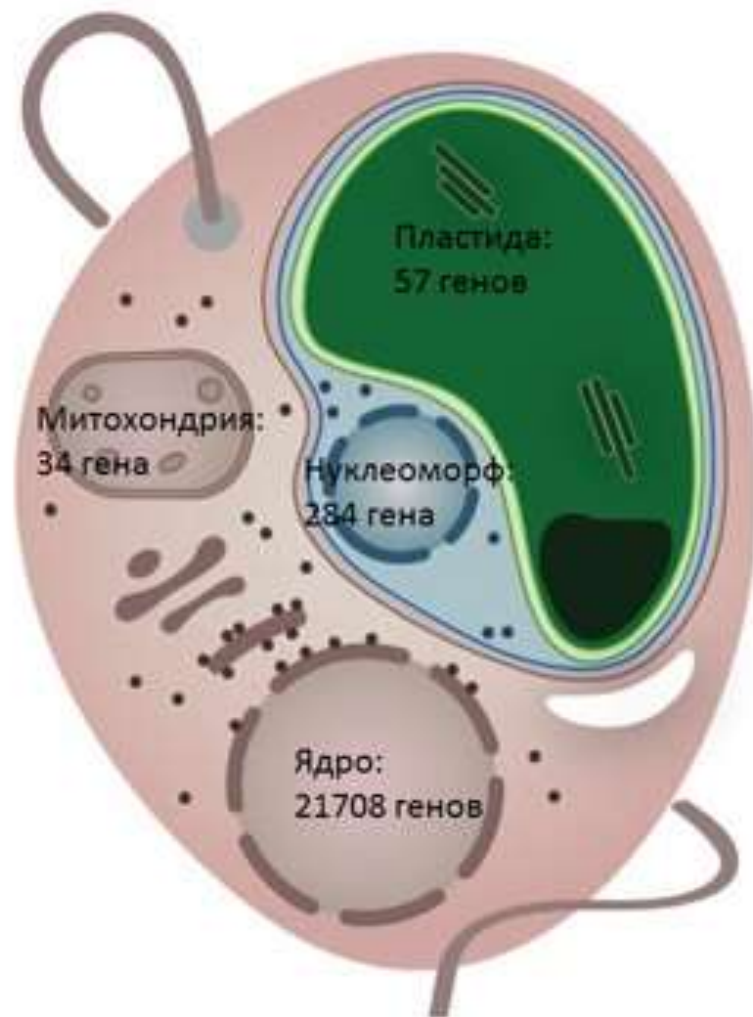
первые одноклеточные водоросли: 2.0 – не позднее 1.6 млрд лет назад



4 генома и 4 системы синтеза белка (и рибосомы четырех сортов) в одной клетке!



Криптофитовая водоросль *Guillardia theta*



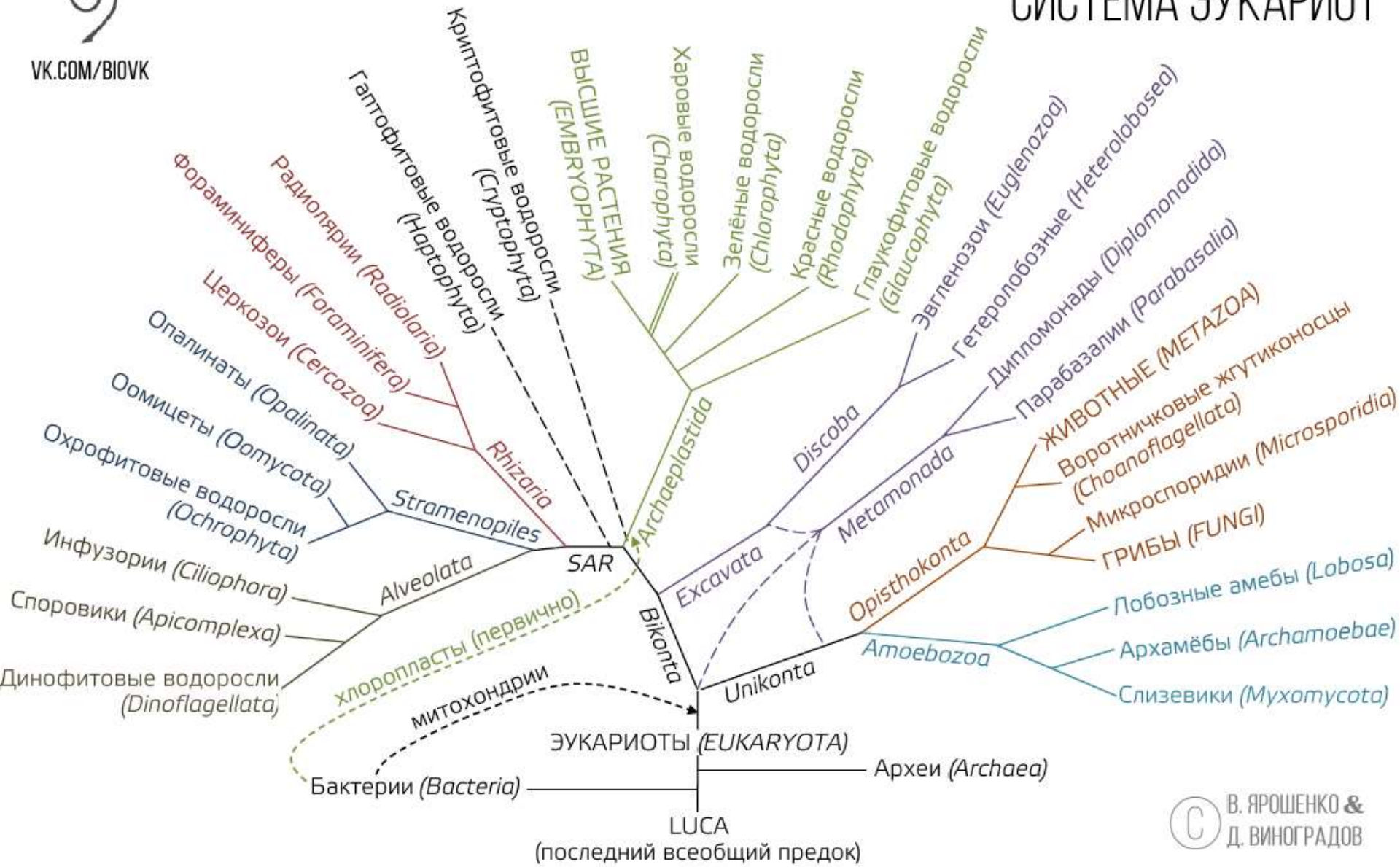
Хлорархниофитовая водоросль *Bigelowiella natans*

по-видимому, была очень быстрая адаптивная радиация ранних эукариот



VK.COM/BIOVK

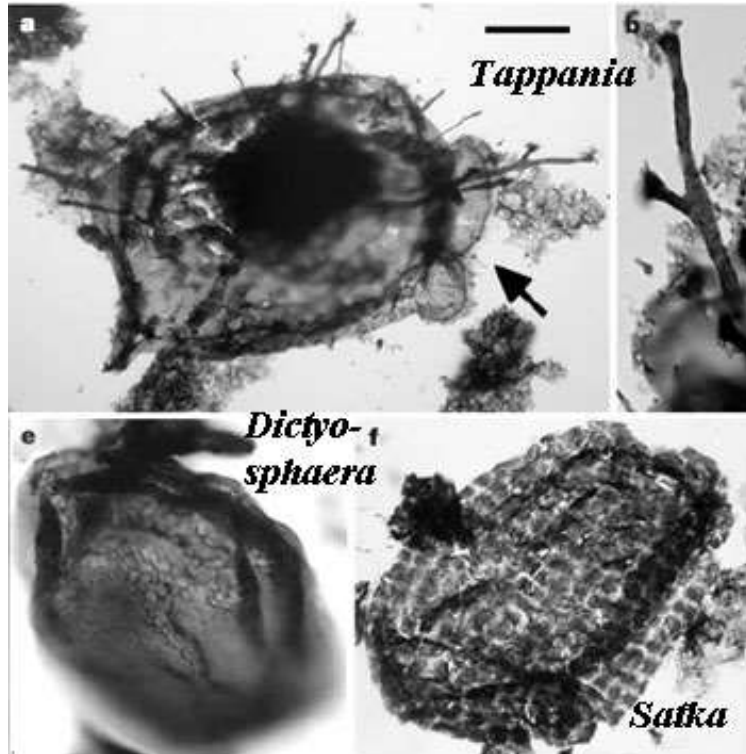
СИСТЕМА ЗУКАРИОТ



© В. ЯРОШЕНКО & Д. ВИНОГРАДОВ

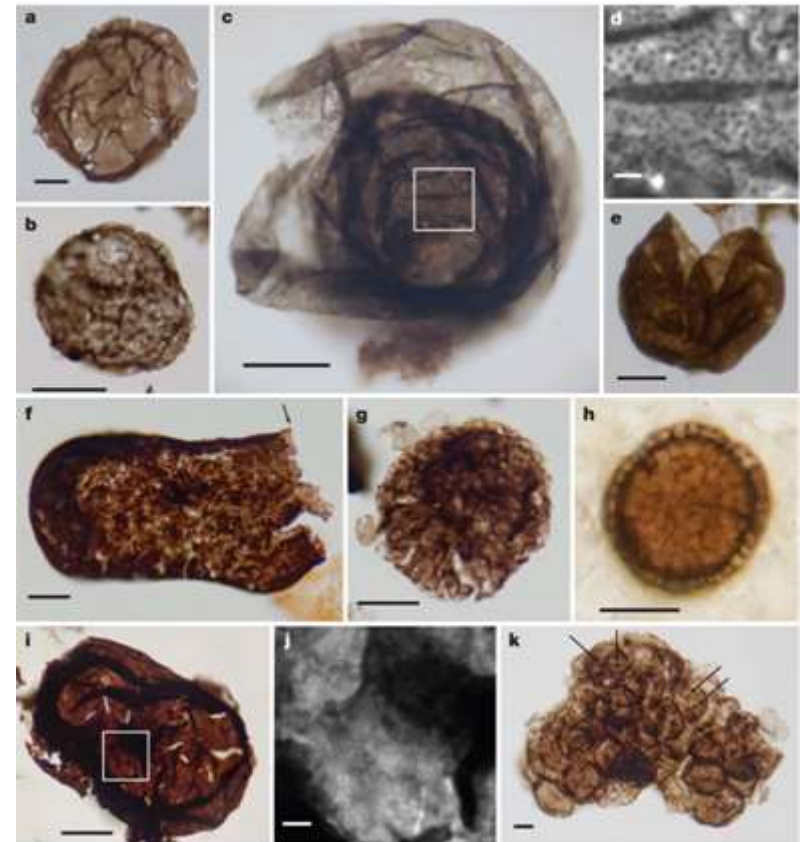
Акритархи

ископаемые оболочки планктонных прокариот и одноклеточных эукариот (водорослей и, возможно, грибов). Встречаются начиная с 3200 млн лет назад. С 2000-1800 – крупные (эукариотические), с 1200-1000 – резкий рост размеров и появление шипов (появились хищники?)

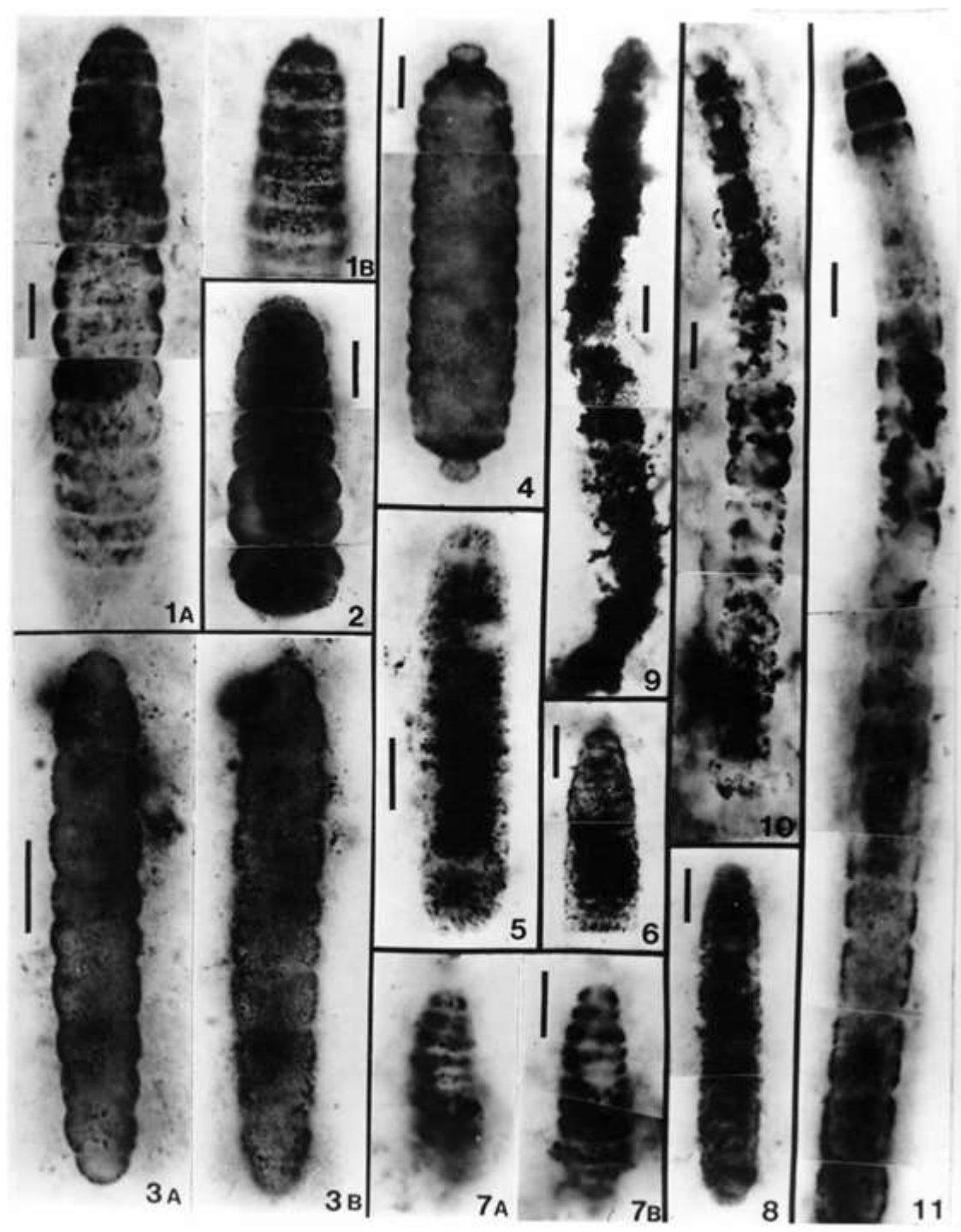


Acritarchs from the Mesoproterozoic Roper Group. Javaux et al. (2001). Bar = 35, 10, 15 & 40 μ .

Tarrania – возможно, гриб



пресноводные мезопротерозойские (1200-1000 млн лет) акритархи и колониальные формы из Шотландии



Окремненные мезопротерозойские (1350 - 1250 млн лет) микрофоссилии (нитчатые цианобактерии). Масштаб 10 мкм.

Резкий рост разнообразия микрофоссилий около 2 млрд лет назад

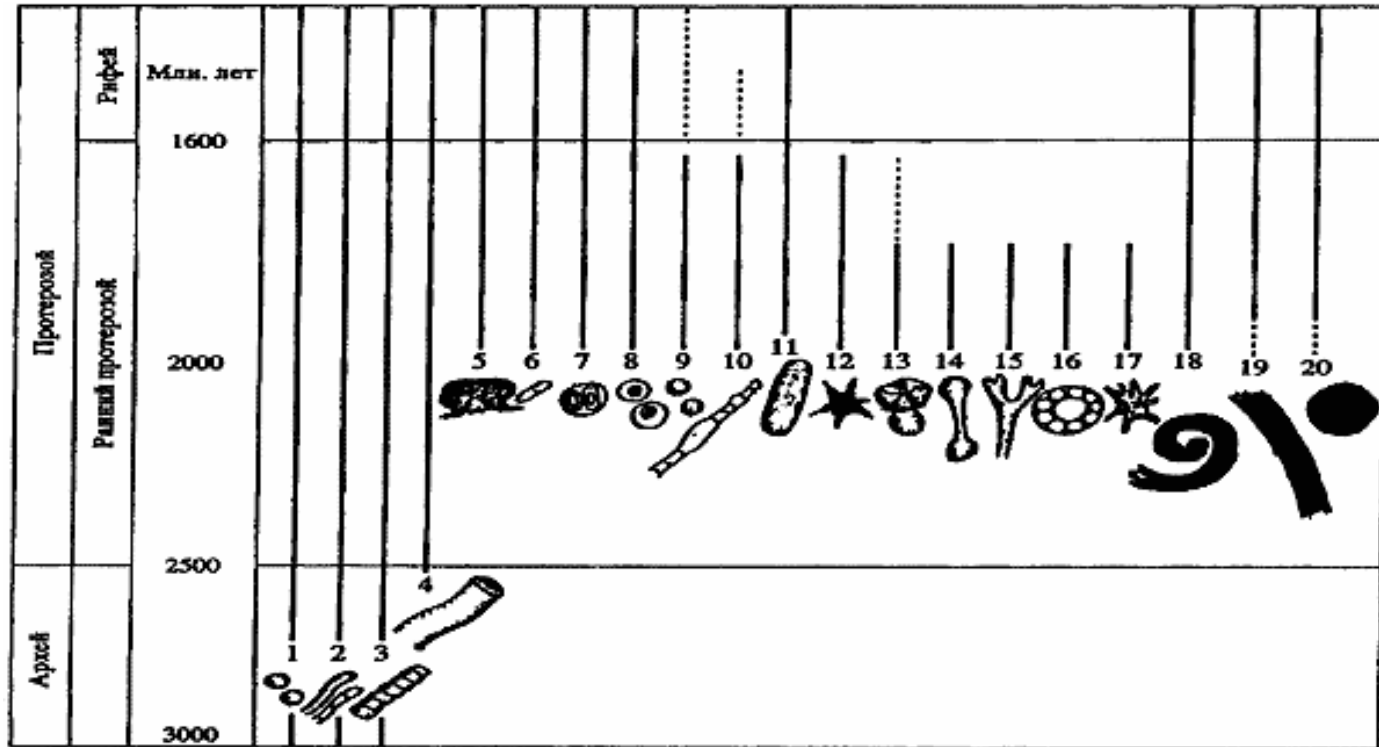


Схема распределения основных типов микрофоссилий в архее и раннем протерозое, по М.А. Семихатову и др. (1999). В архее были распространены в основном одиночные сферические и нитчатые нанобактерии (1, 2), трихомы (3) и, возможно, нити цианобактерий (4). Разнообразие раннепротерозойских микрофоссилий простирается от цианобактерий (5–7), коккоидных форм (8, 9), трихом (10) до отпечатков крупных морфологически сложных (11–17) спиральных (18), лентовидных (19), круглых и сферических (20) форм.

Первые многоклеточные

- Самые древние находки (спорные) – палеопротерозой, начиная от 2.1 млрд лет назад
- Почти бесспорные многоклеточные водоросли – с 1.56 млрд лет назад (ранний мезопротерозой).

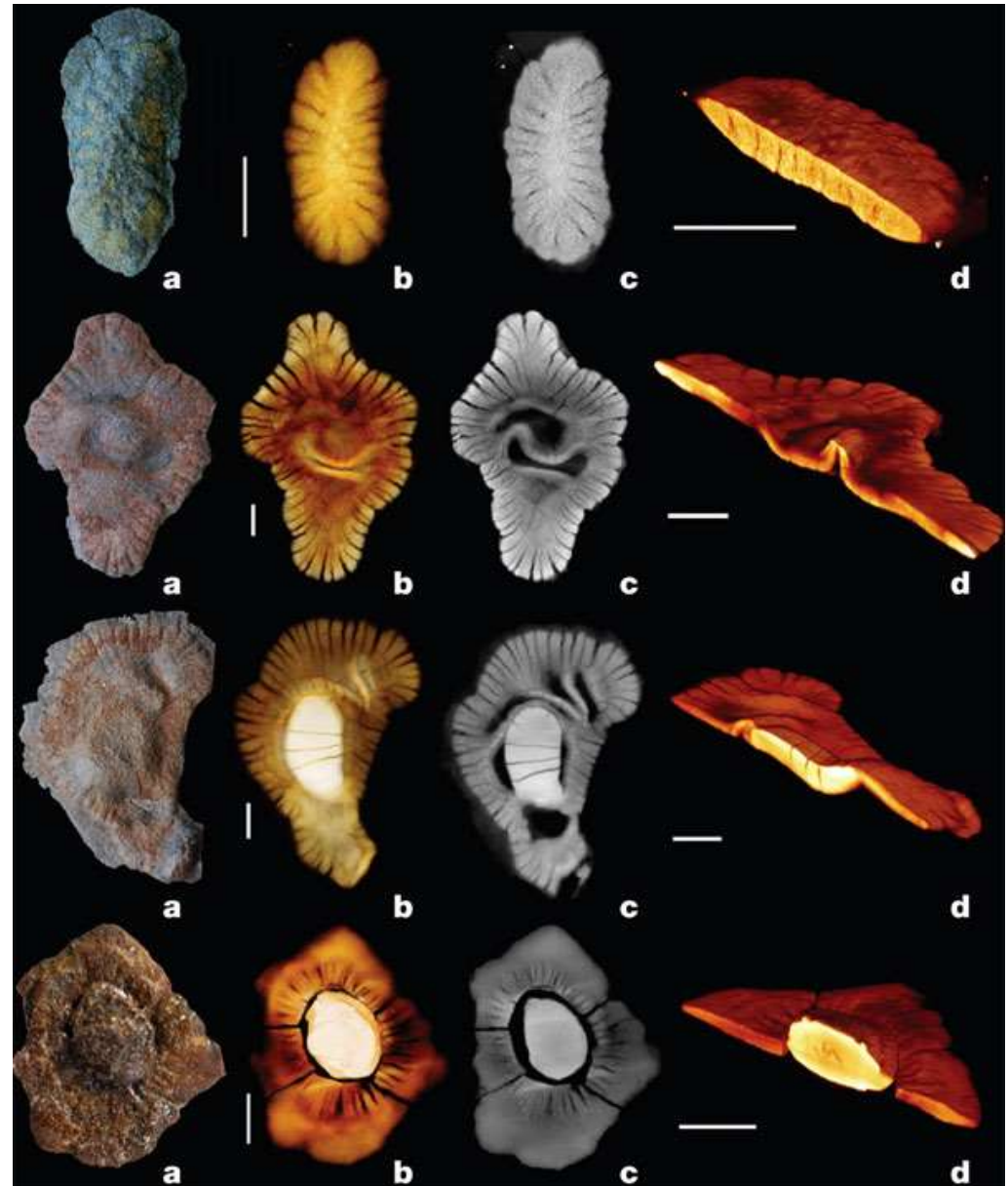


Габон, 2,1 млрд лет
(палеопротерозой).
Ископаемые остатки существ
сантиметрового размера,
напоминающие плоских червей.

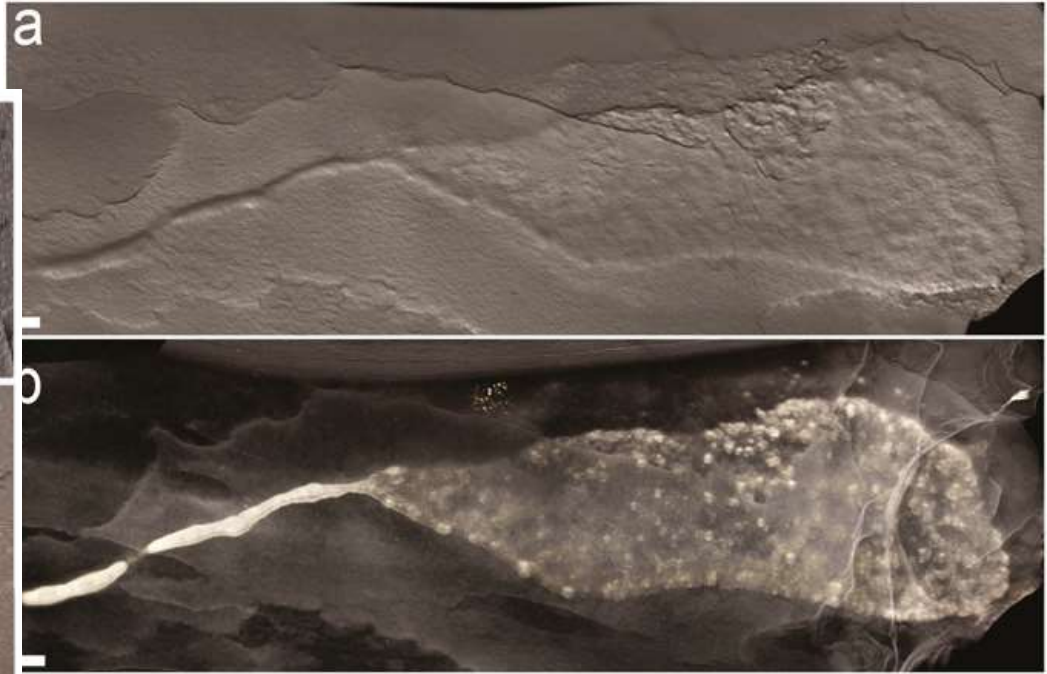
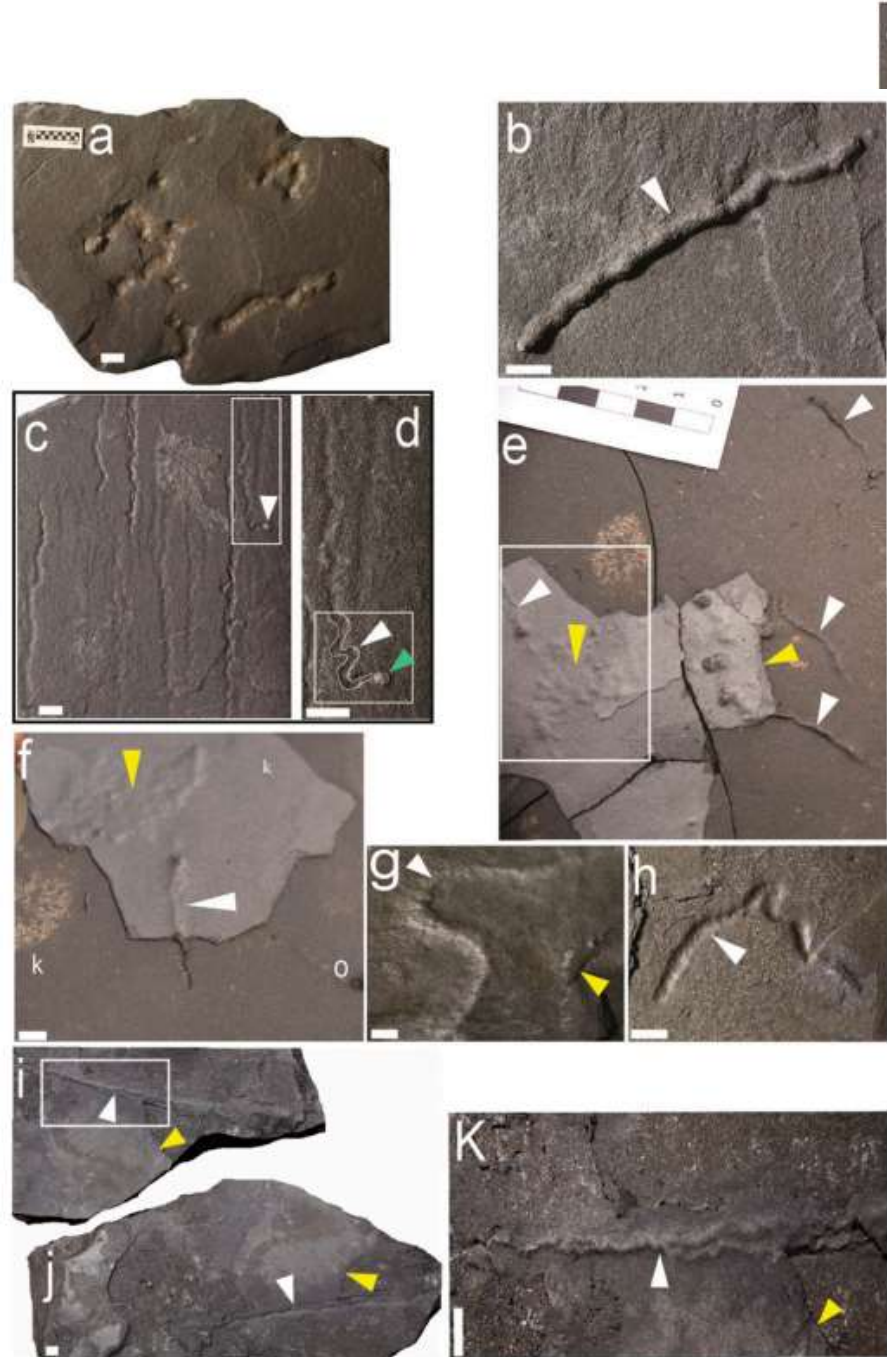
**Abderrazak El Albani, et al. Large colonial
organisms with coordinated growth in
oxygenated environments 2.1 Gyr
ago // Nature. 2010.**

общий
вид

реконструкции, полученные
при помощи рентгеновской
компьютерной томографии.



Длина масштабных линеек 5 мм.

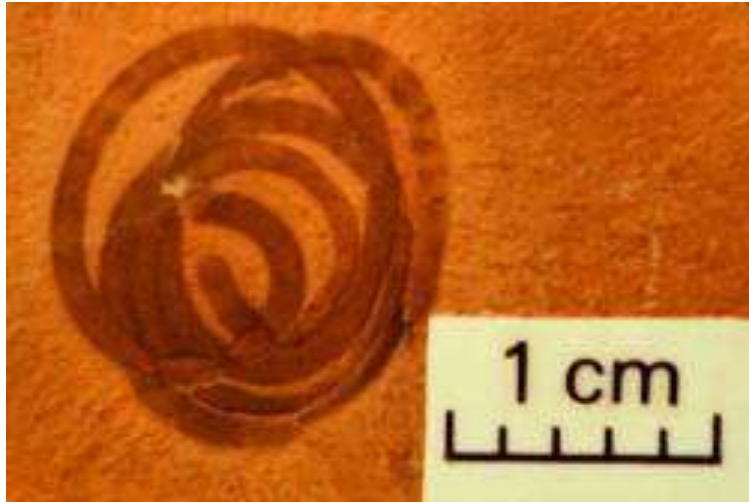


Габон, 2.1 млрд: следы ползания.
Предположительно – колониальные протисты вроде миксомицетов.

Abderrazak El Albani et al. Organism motility in an oxygenated shallow-marine environment 2.1 billion years ago // PNAS. 2019.



Gyrodia spiralis – еще один кандидат на роль древнейшего многоклеточного (водоросль ?). Древнейшие образцы – 1.87 млрд лет (палеопротерозой)



Многоклеточные водоросли возрастом 1,56 млрд лет

Ранне-мезопротерозойские карбонатные сланцы возрастом 1,56 млрд лет.

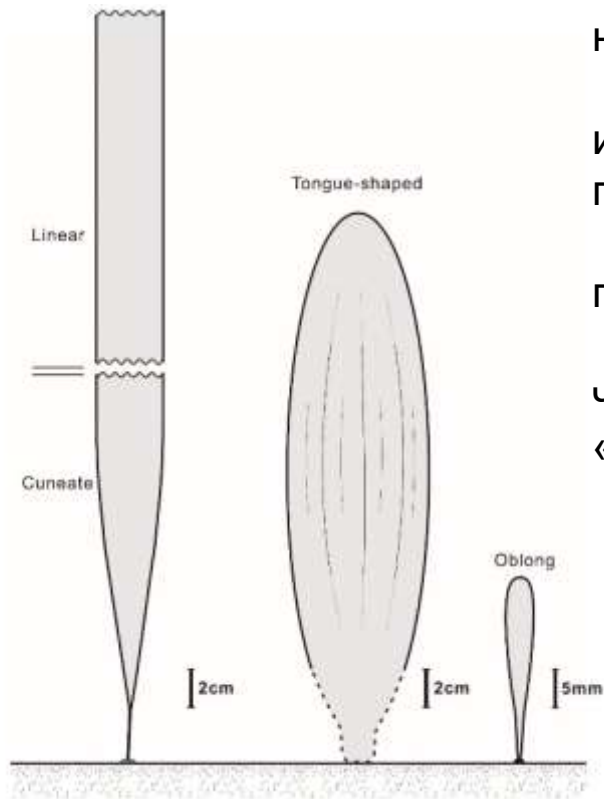
Отпечатки крупных многоклеточных, похожих на водоросли.

Сохранились стебельки и прикрепительные образования. Найдены фрагменты с сохранившейся клеточной структурой.

Т.о., в начале мезопротерозоя в морях уже существовали крупные многоклеточные эукариоты, подлинный расцвет которых начался лишь спустя миллиард лет.

Shixing Zhu, Maoyan Zhu, Andrew H. Knoll, Zongjun Yin, Fangchen Zhao, Shufen Sun, Yuangao Qu, Min Shi, Huan Liu. Decimetre-scale multicellular eukaryotes from the 1.56-billion-year-old Gaoyuzhuang Formation in North China // Nature Communications. 2016. V. 7. Article number: 11500.



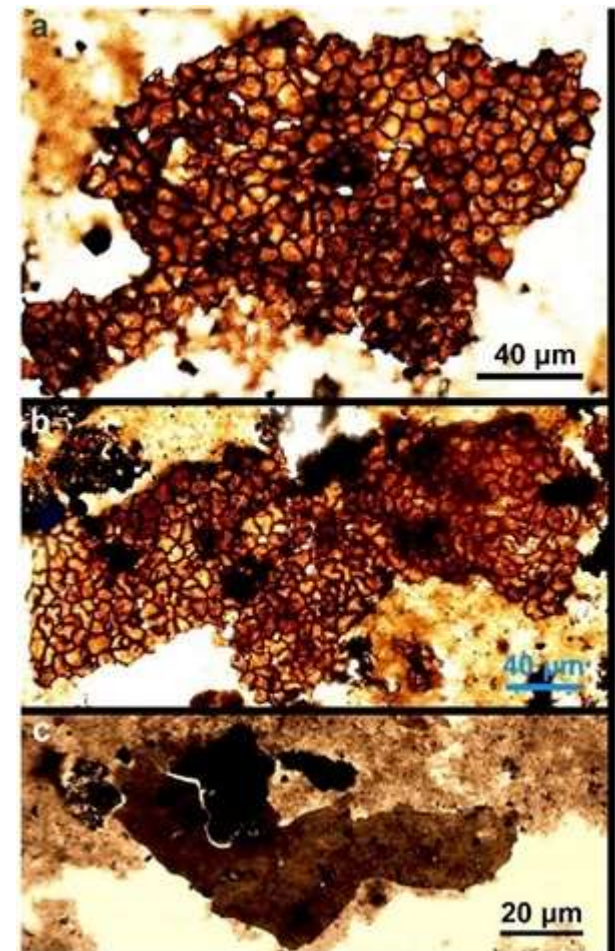


1) линейные фрагменты с параллельными краями и несохранившимися концами;

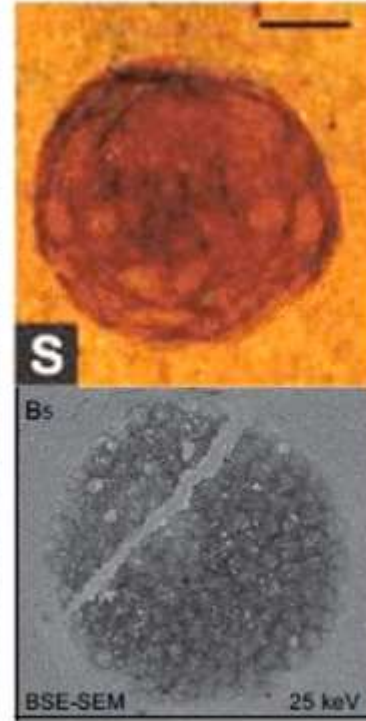
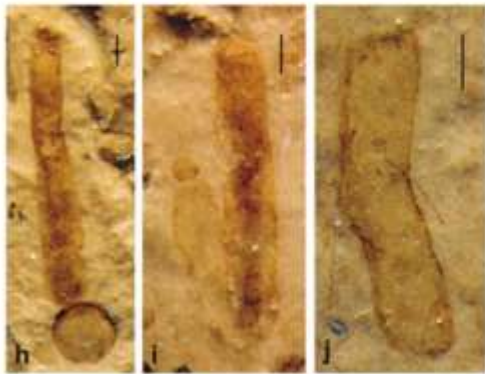
2) экземпляры, сужающиеся к одному из концов (cuneate); иногда на узком конце сохраняется стебелек с прикрепительной структурой;

3) мелкие с закругленным верхним концом и прикрепительным стебельком (oblong);

4) «языковидные» (tongue-shaped) с широкой средней частью, сужающиеся к обоим концам; заметна продольная «штриховка»



Органические фрагменты, выделенные из породы. У двух верхних фрагментов сохранилась клеточная структура, а у нижнего клетки неразличимы, как и у крупных отпечатков.



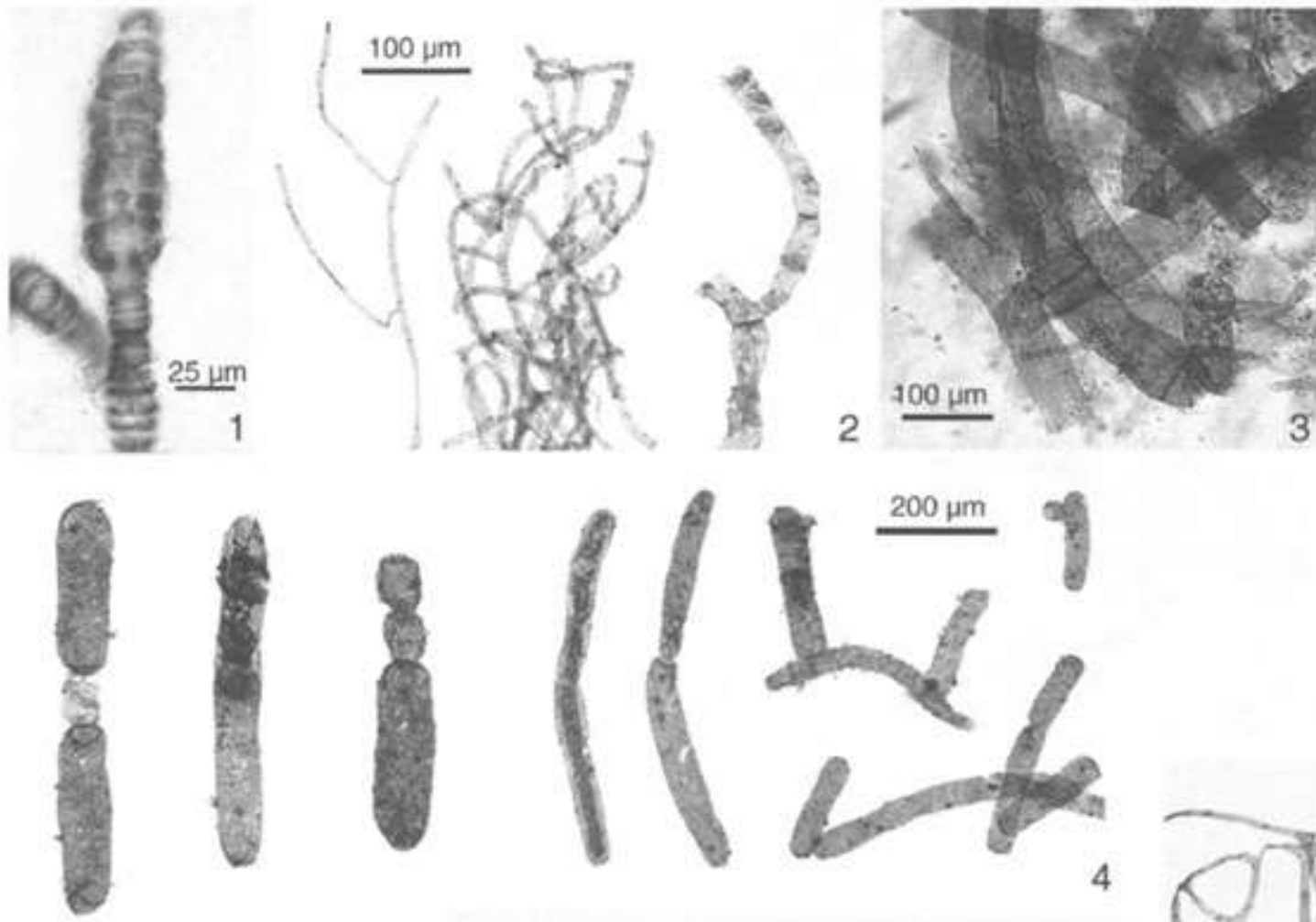
Групаіа, формація Ганфлінт, 1,87 млрд. лет (вверху).
Tawuia, Індія, 1,6 млрд лет

Макрофоссилии, формація Gaoyuzhuang, 1,56 млрд лет, линейки 5 мм

Chuaria, ф-ція Kurnool (Індія), 1,6 млрд.лет; линейка 1 мм.

Диски, ф-ція Stirling (Австралия), 2-1,8 млрд лет

Многклеточные палеопротерозоя и раннего мезопротерозоя. Из: Han, Runnegar, 1992; Zhu et al., 2016; Sharma et al., 2009; Tang et al., 2017; Bengtson et al., 2007.



Мезо- и неопротерозойские многоклеточные водоросли

(1) *Bangiomorpha pubescens*, ~1200 млн. лет, красная водоросль (Bangiophyta)

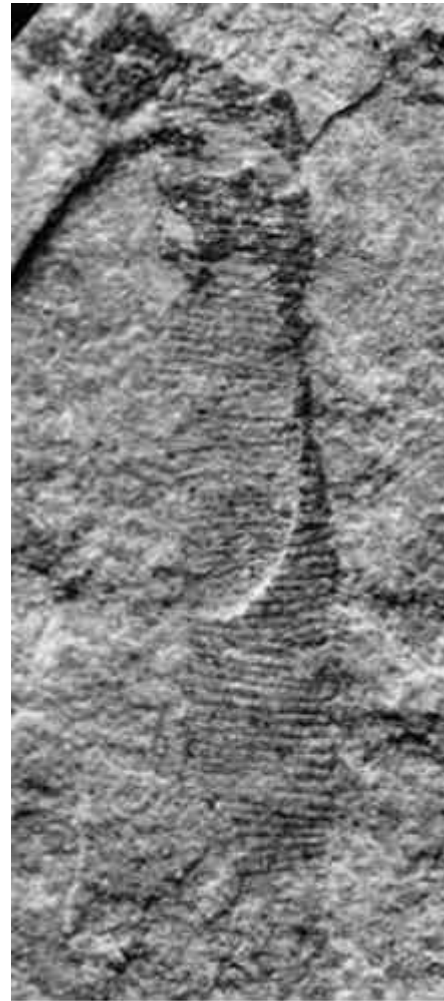
(2) *Proterocladus* sp., ~750 млн. лет, нитчатая зеленая водоросль

(3-4) *Paleovaucheria clavata*, ~1000 млн лет, желто-зеленая водоросль

Parmia – многоклеточная водоросль

(или древнейшее червеобразное животное???)

Около 1 млрд лет (рубеж мезо- и неопротерозоя), северо-восток Русской платформы



Протерозойский эон, Неопротерозойская эра

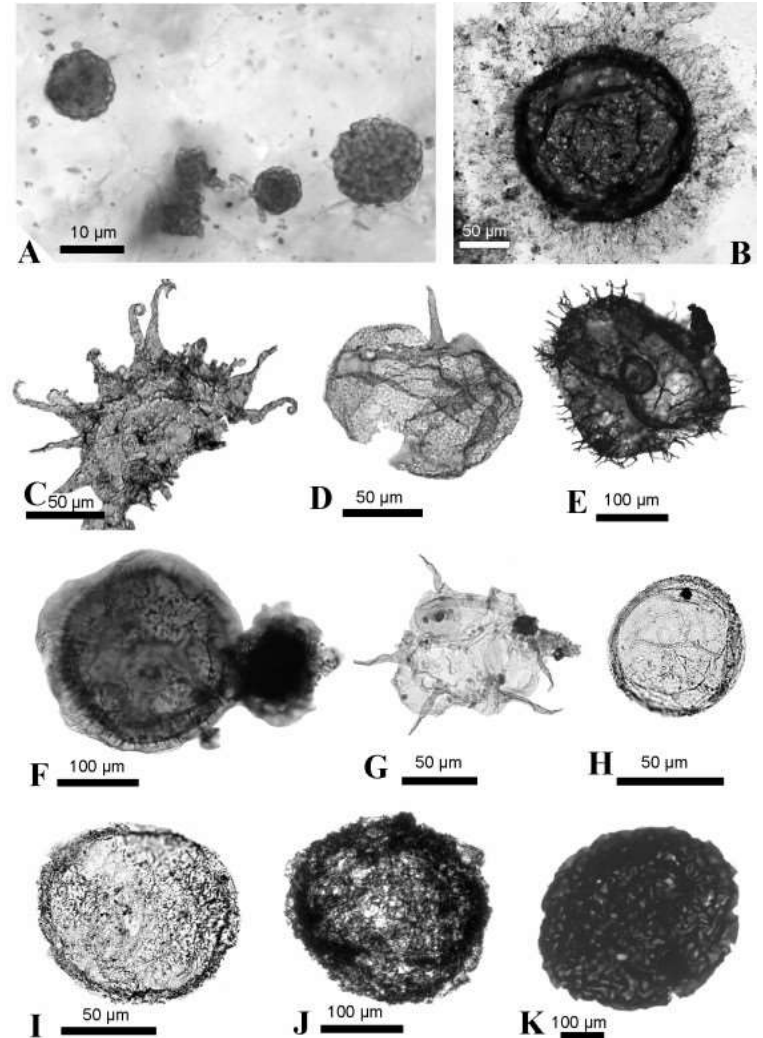
три периода:

- 1) Тонский (1000 – 850 млн лет назад)
- 2) Криогеновый (850 – 635)
- 3) Эдиакарский (Вендский) (635 – 542)

***** рубеж докембрия и фанерозоя *****

Тонский период (1000 – 850 млн лет, первый период неопротерозойской эры)

- Бурное развитие эукариотического фитопланктона. Многочисленные **крупные акритархи**, в том числе **акантоморфные** (с шипами) – возможно, результат «гонки вооружений» с несохранившимися хищниками.
- Рост продуктивности планктонных экосистем → много углерода изъято из атмосферы (подтверждается повышенным соотношением $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в осадочных породах) → **обратный парниковый эффект** → в следующем, криогеновом периоде началась серия величайших оледенений в истории Земли.



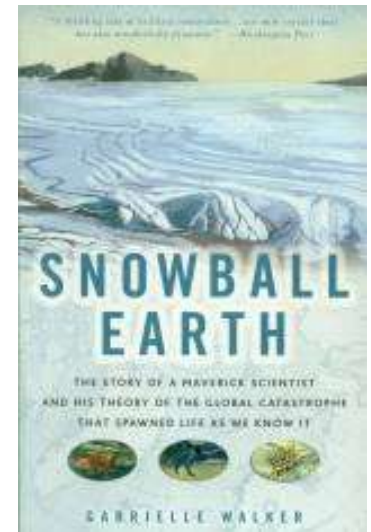
Неопротерозойские акритархи

Криогеновый период: 850 – 635 млн лет, второй период неопротерозоя

- Серия величайших оледенений в истории Земли. Ледниковые отложения в экваториальной зоне.
- Первые б-м бесспорные следы присутствия животных (Metazoa) относятся к криогеновому периоду.
- Новейшие молекулярно-филогенетические реконструкции, «откалиброванные» по палеонтологическим находкам, указывают на то, что ранняя дивергенция Metazoa (в т.ч. появление билатерий и их разделение на вторичноротых и первичноротых) происходила в криогеновом периоде.

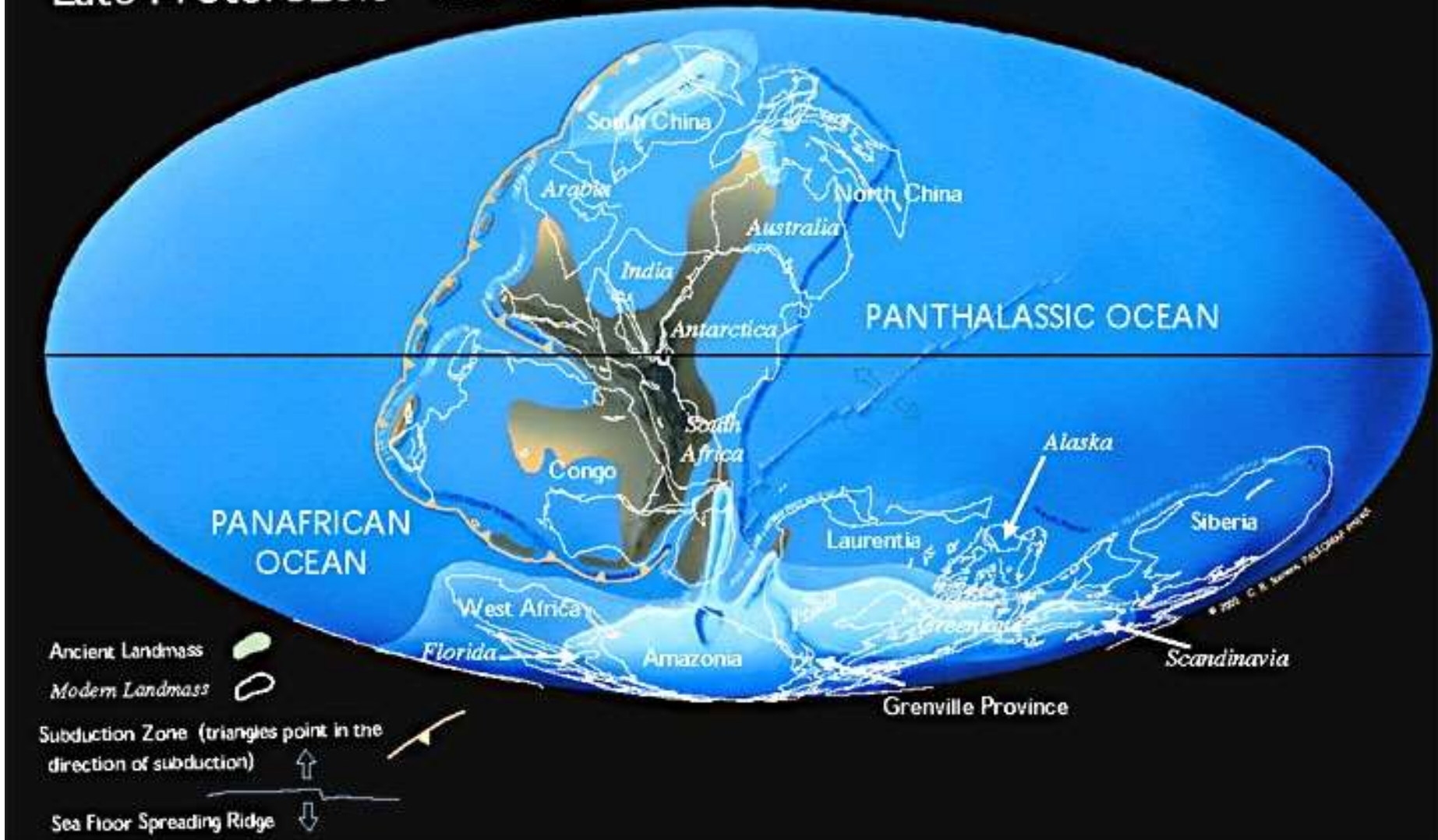
Криогеновый период (850 – 635 млн лет): Земля – снежок

Оледенение началось, возможно, из-за обратного парникового эффекта, вызванного бурным развитием фитопланктона. Когда планета покрылась льдом, биогенный цикл углерода почти прекратился. Углекислый газ перестал выводиться из атмосферы фотосинтетиками и стал накапливаться благодаря вулканам. Парниковый эффект резко усилился, лед растаял, наступила теплая эпоха.

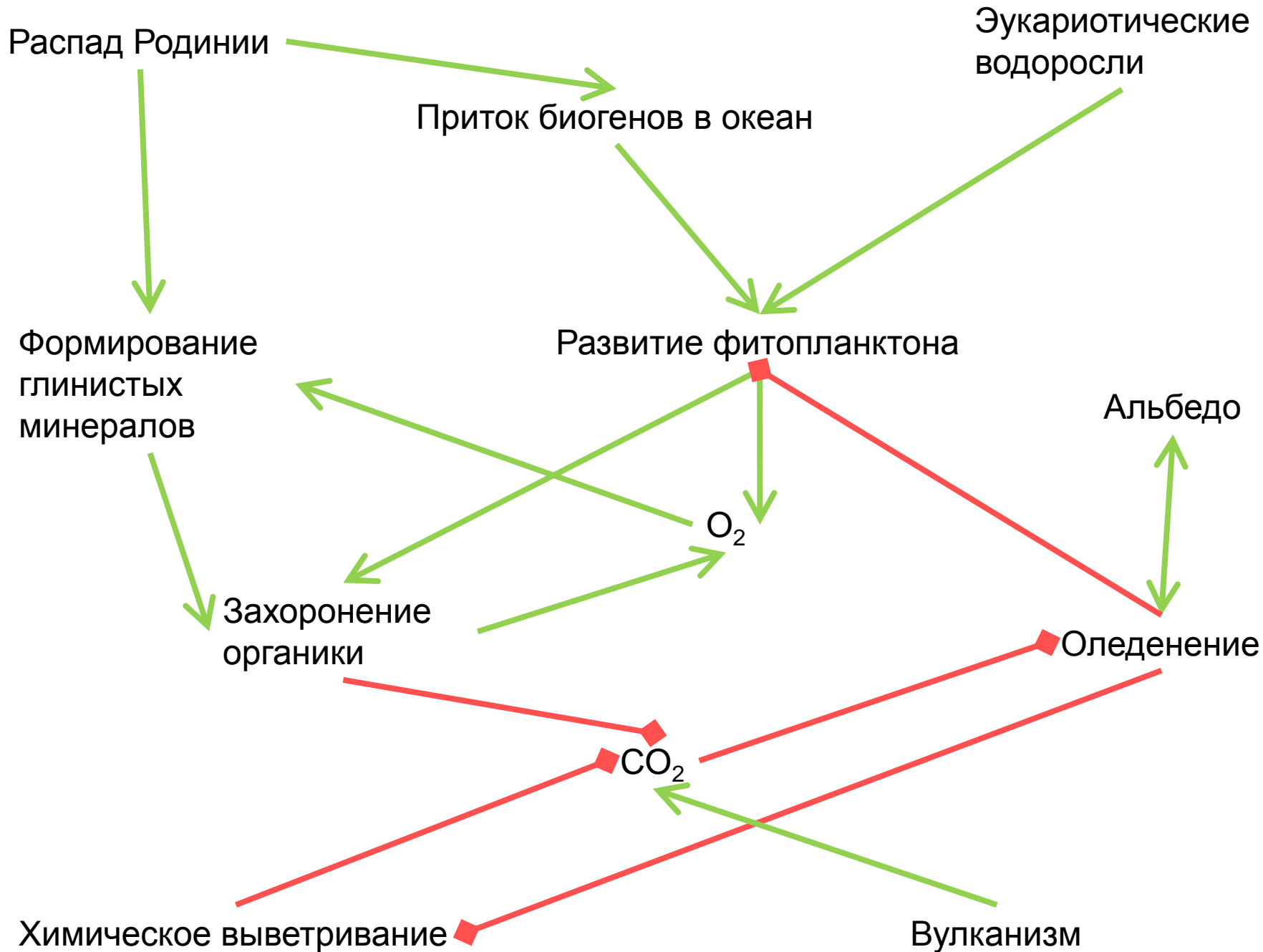


расположение материков здесь нарисовано неправильно: ок. 900-700 млн лет назад начал распадаться суперконтинент Родиния, располагавшийся в основном в Южном полушарии.

Late Proterozoic 650 Ma



This map illustrates the break-up of the supercontinent, Rodinia, which formed 1100 million years ago. The Late Precambrian was an "Ice House" World, much like the present-day.

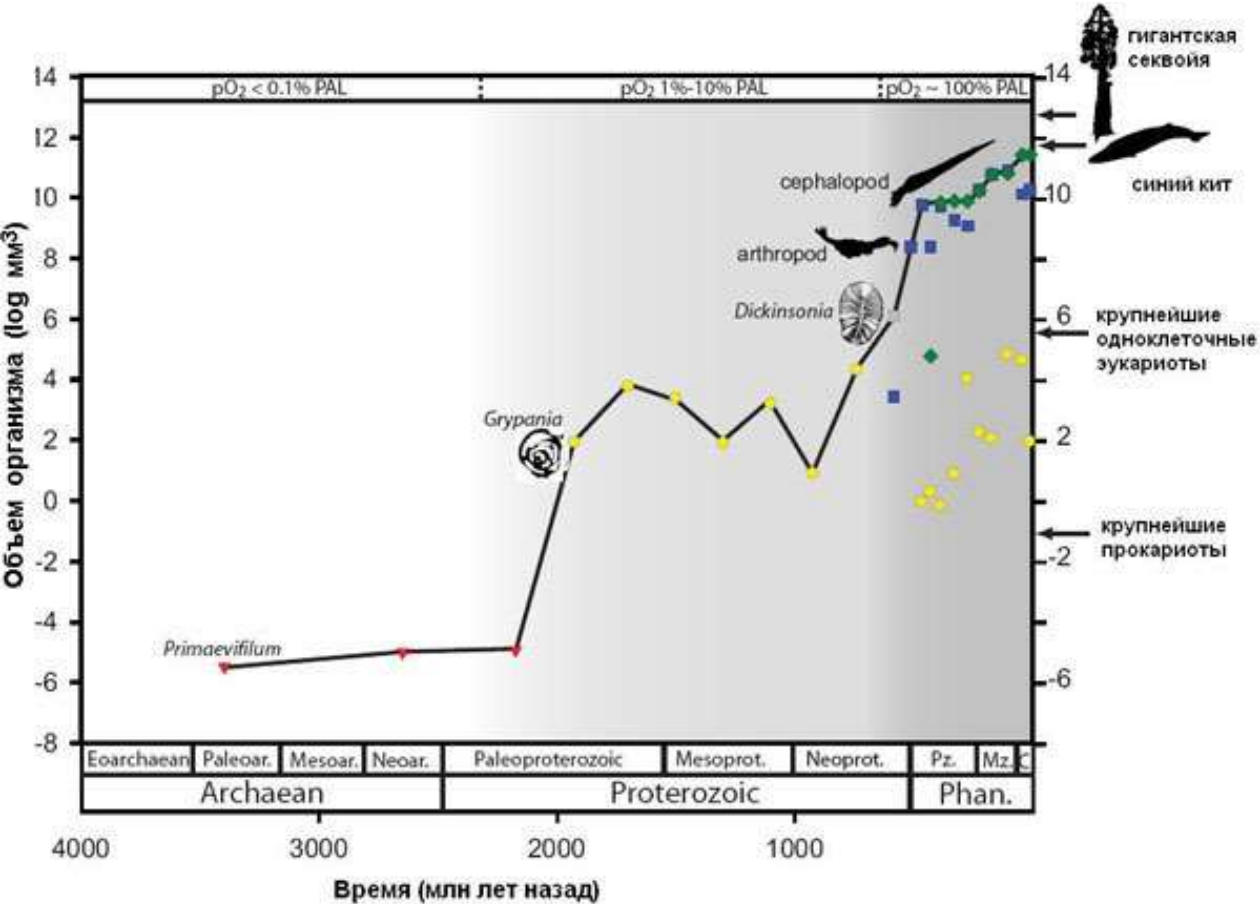


Вендский (эдиакарский) период.

Последний период неопротерозоя, протерозоя и докембрия,
635 – 541 млн лет

- Вскоре после окончания величайшего оледенения начинается бурное развитие многоклеточных животных (хотя в криогеновом периоде уже были как минимум губки)
- Переход от доминирования микробных сообществ (бактериальных матов и т.п.) к доминированию сообществ «нового типа» с крупными многоклеточными формами
- Палеонтология вендских многоклеточных: 1) разнообразные **эмбрионы** на ранних стадиях дробления в плотных оболочках; 2) отпечатки странных мягкотелых **вендобиионтов**, мало похожих на более поздних животных; 3) следы ползания, норки, трубочки и даже отпечатки ножек (ближе к концу венда); 4) отпечатки макроскопических водорослей.

Размер живых организмов увеличивался скачками

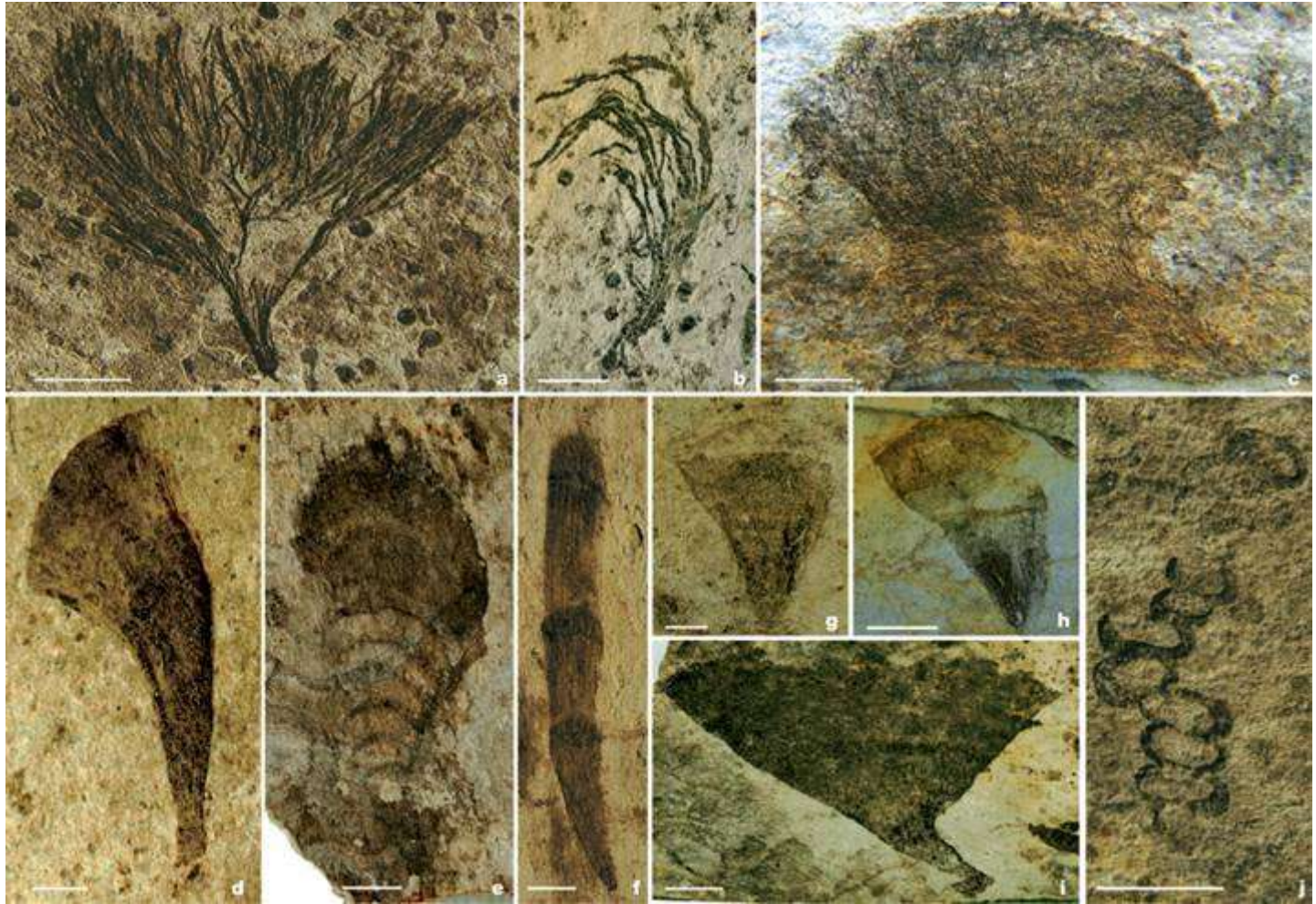


Со времени появления жизни макс. размер организмов увеличился на 16 порядков. Рост этого показателя приурочен в осн. к двум периодам: ок. 1,9 млрд лет назад (вскоре после появления эукариот) и 0,6–0,45 млрд (вскоре после появления животных). Оба периода примерно совпадают с резким увеличением концентрации кислорода в атмосфере.

Рост максимального размера живых организмов. По горизонтальной оси — время в млн лет назад. По вертикальной оси — объем организма в мм³ (логарифмическая шкала). Вверху показана концентрация кислорода в % от нынешней. Красные значки — прокариоты, желтые — низшие эукариоты (простейшие и водоросли), синие — животные, зеленые — растения, серый значок — Dickinsonia.

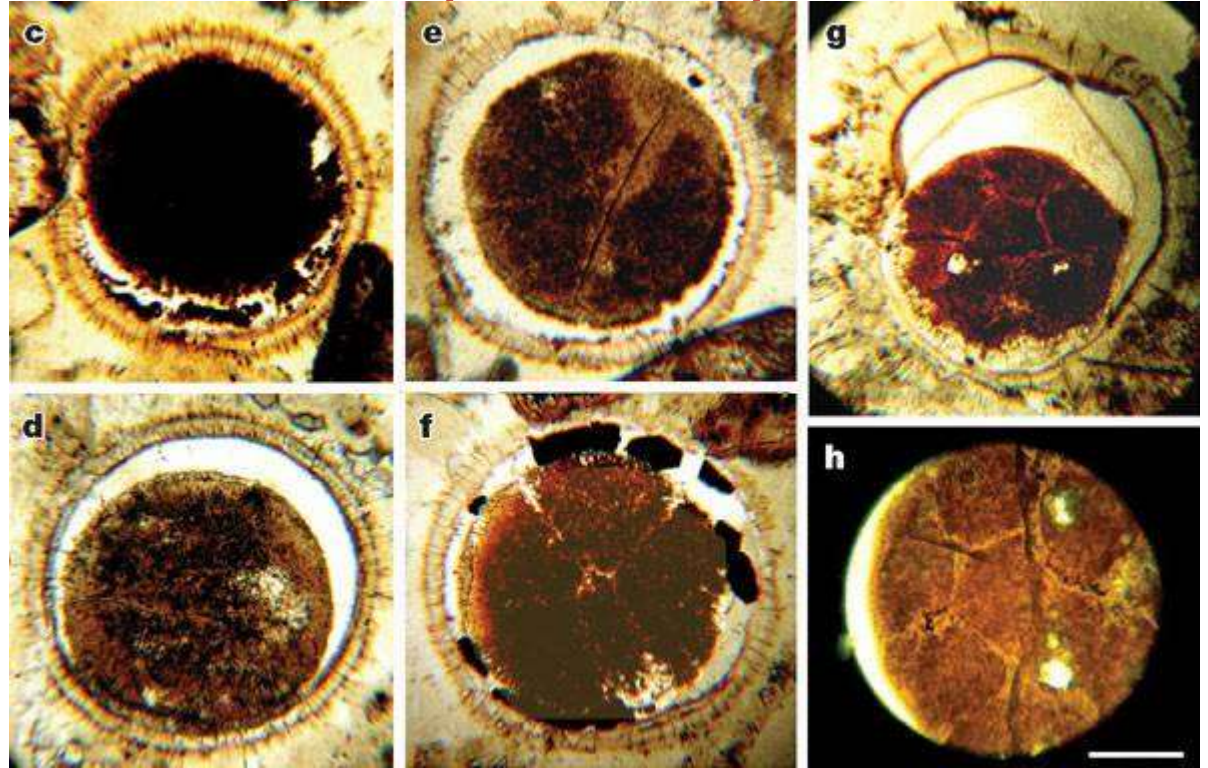
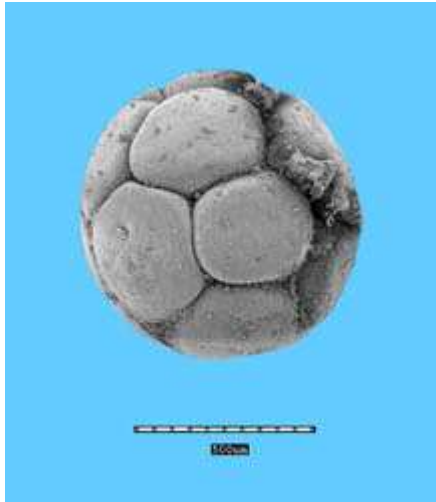
Payne J.L. et al., 2008. Two-phase increase in the maximum size of life over 3.5 billion years reflects biological innovation and environmental opportunity // PNAS.

Отпечатки ранневендских (старше 580 млн лет) многоклеточных водорослей из Южного Китая



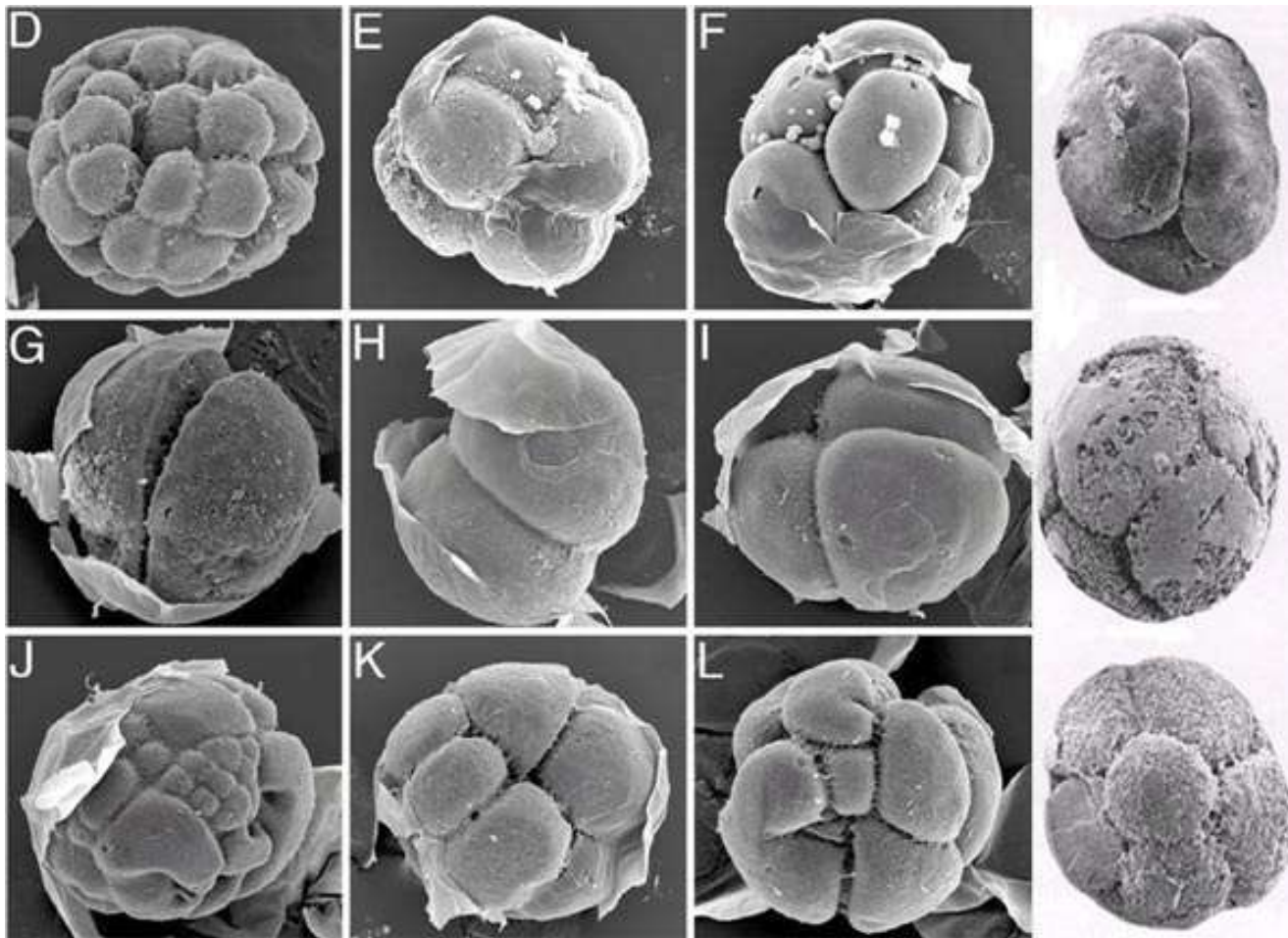
Эдиакарий
635-541

Фосфатизированные эмбрионы из Доушаньтуо (Китай)



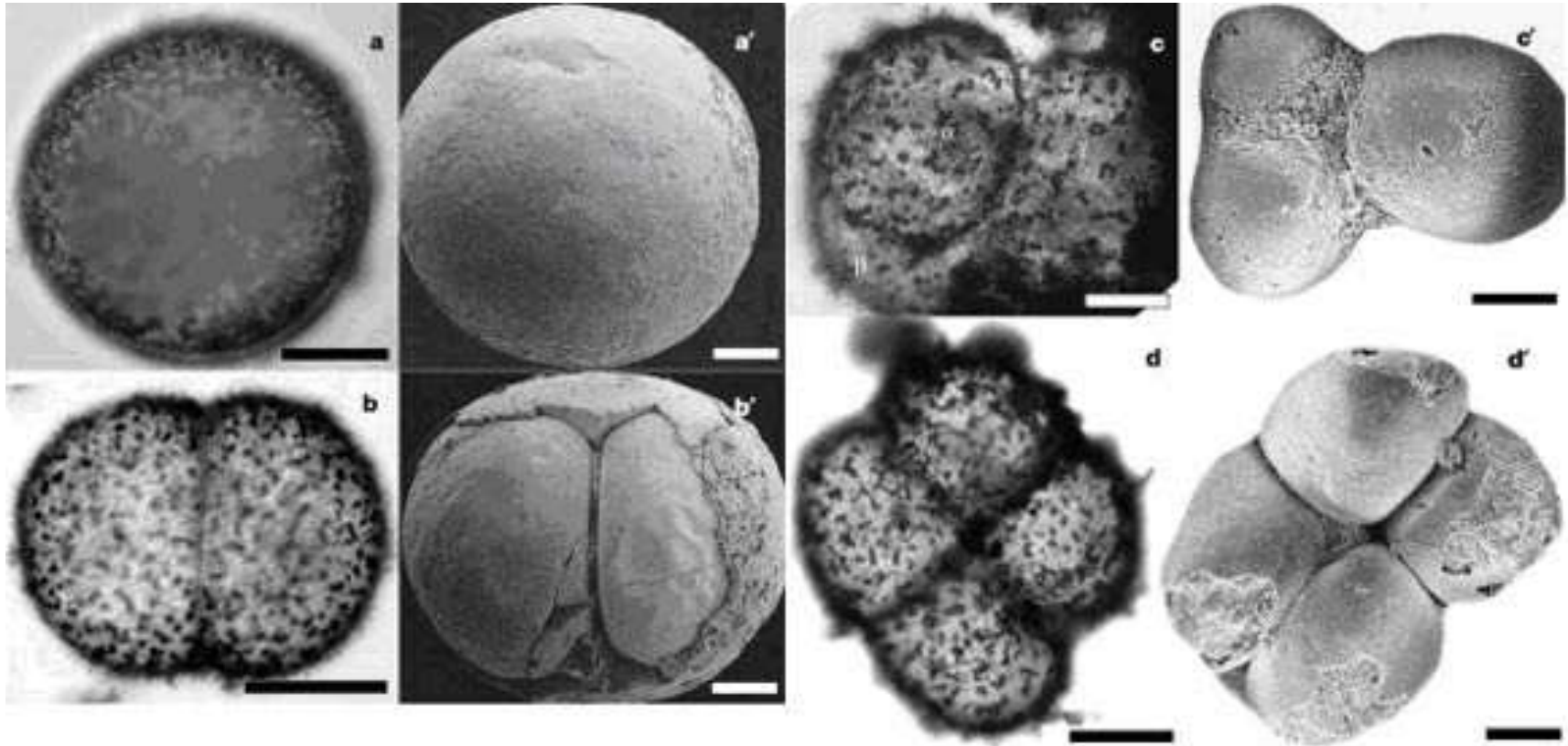
Эдиакарий
635-541

Версия 1: эмбрионы животных



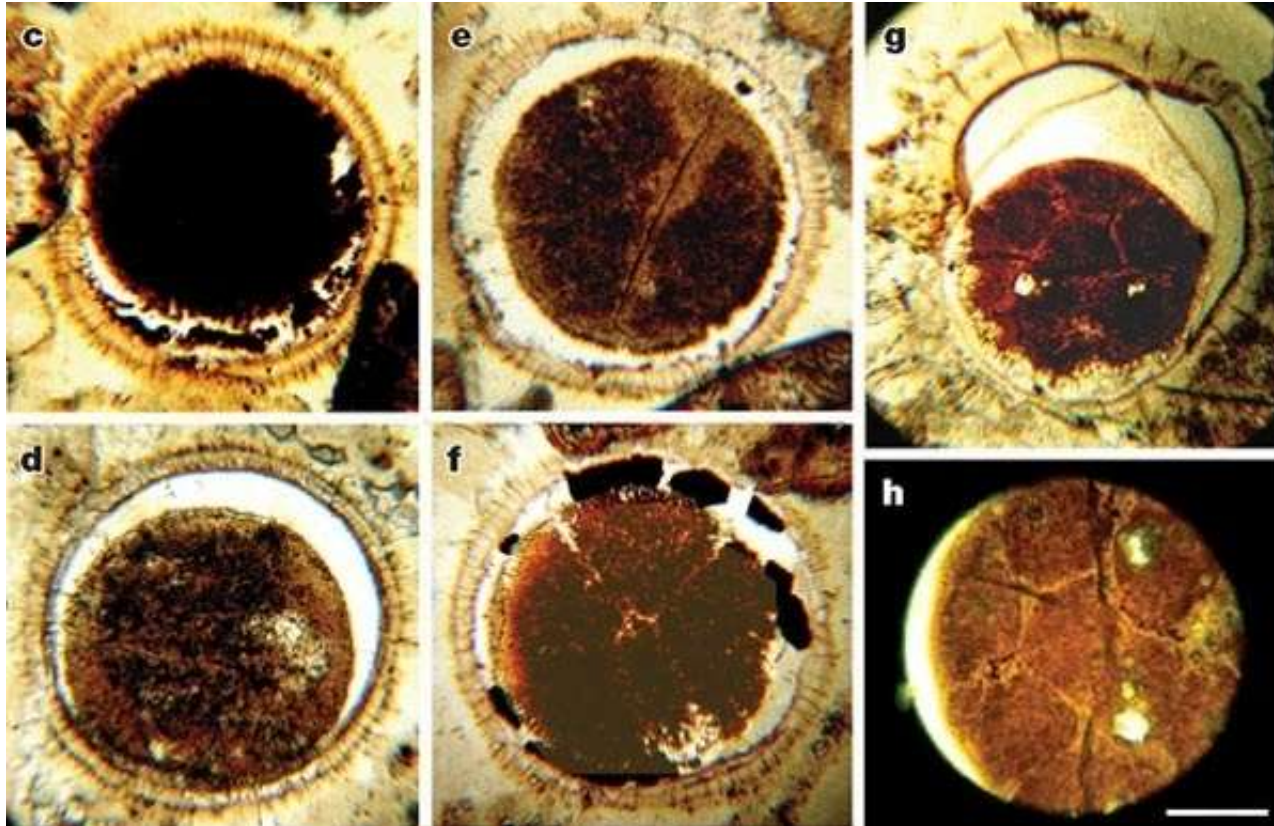
Так сохраняются в сероводородных условиях эмбрионы морских ежей (три левых столбца, из Elizabeth C. Raff et al. Experimental taphonomy shows the feasibility of fossil embryos // PNAS. 2006. 103(15): 5846-5851) и окаменевшие эмбрионы из Доушаньтуо (правый столбец, из Jun-Yuan Chen et al. Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian // Science. 2004. 305: 218–222)

Версия 2: гигантские серные бактерии



Сравнение серобактерий и эмбрионов из Доушаньтуо. Слева в каждой паре (a, b, c, d) — серобактерия *Thiomargarita*, справа (a', b', c', d') — окаменелые яйца и эмбрионы. Длина масштабных линеек: b' — 150 мкм, остальные — 100 мкм. Из Jake V. Bailey et al. Evidence of giant sulphur bacteria in Neoproterozoic phosphorites // Nature. 2007. 445: 198-201

Версия 3: все-таки эмбрионы животных, заключенные в сложные оболочки!



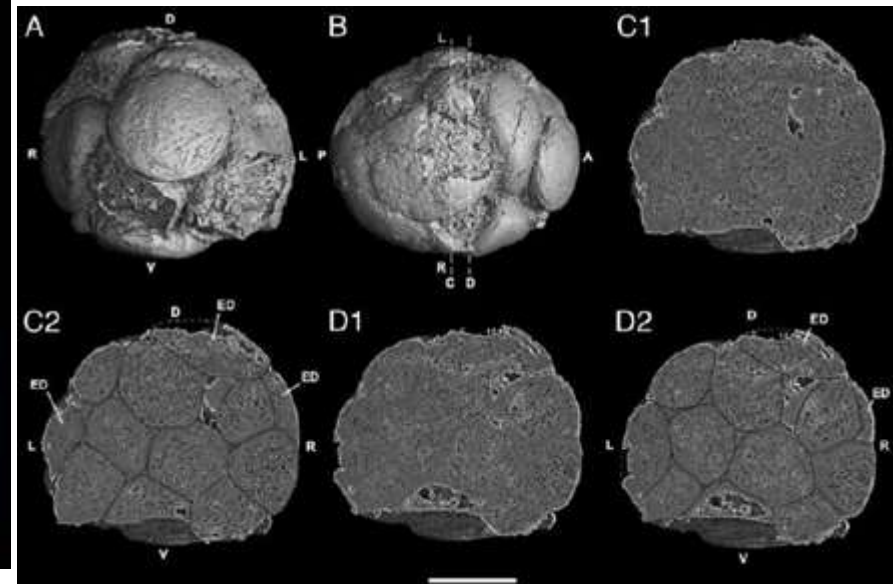
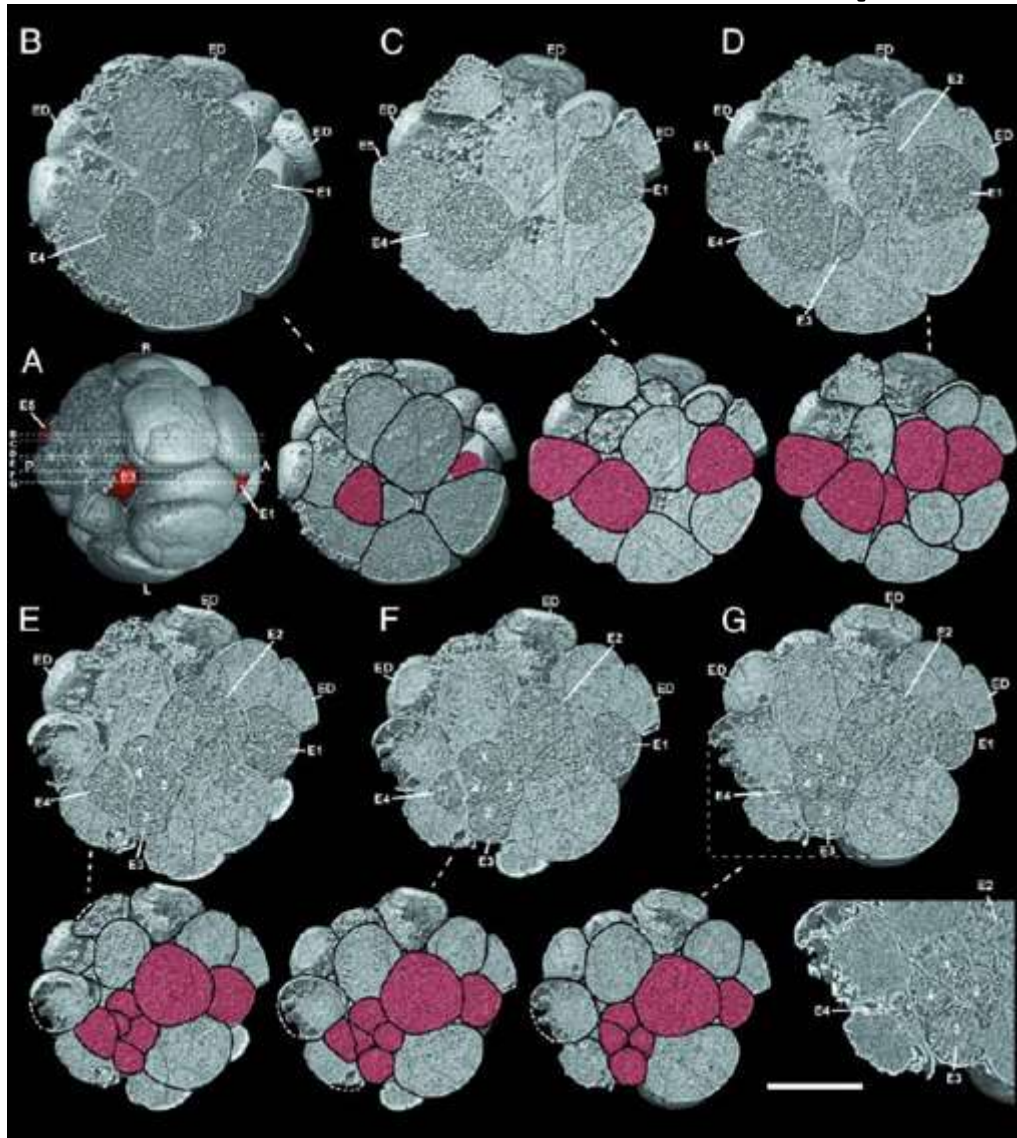
Орнаментированная оболочка у некоторых эмбрионов Доушаньтуо. Из Leiming Yin et al. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts // Nature. 2007. 446: 6611–6663.

Венд
635-541

Версия 4: Некоторые эмбрионы принадлежат билатериям

Венд
635-541

В 2008 году нашли два эмбриона возрастом **580-600 млн лет**, принадлежащие билатериям, причем двум разным группам билатерий! Это значит, что дивергенция билатерий началась как минимум за 40 млн лет до «кембрийского взрыва».



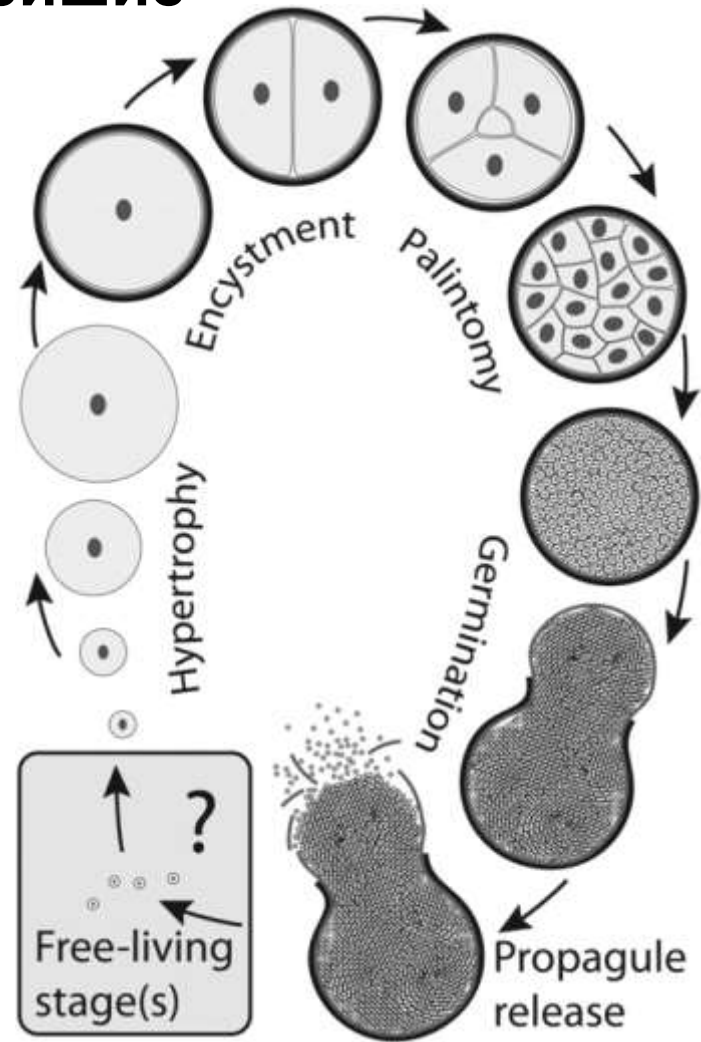
Это эмбрион, уже прошедший гастрюляцию. Красным выделены предполагаемые энтодермальные клетки

Chen et al., 2009. Complex embryos displaying bilaterian characters from Precambrian Doushantuo phosphate deposits, Weng'an, Guizhou, China

Версия 5: колониальные простейшие



A — обычный шарообразный «эмбрион». B–J — «эмбрионы» с нарушенной округлой формой. G и J — увеличенные изображения участков с F и I соответственно, на которых видны клеточные элементы. Стрелочкой на J указаны элементы, напоминающие эндоспоры.



Предполагаемый жизненный цикл простейших, образовавших «эмбрионы».

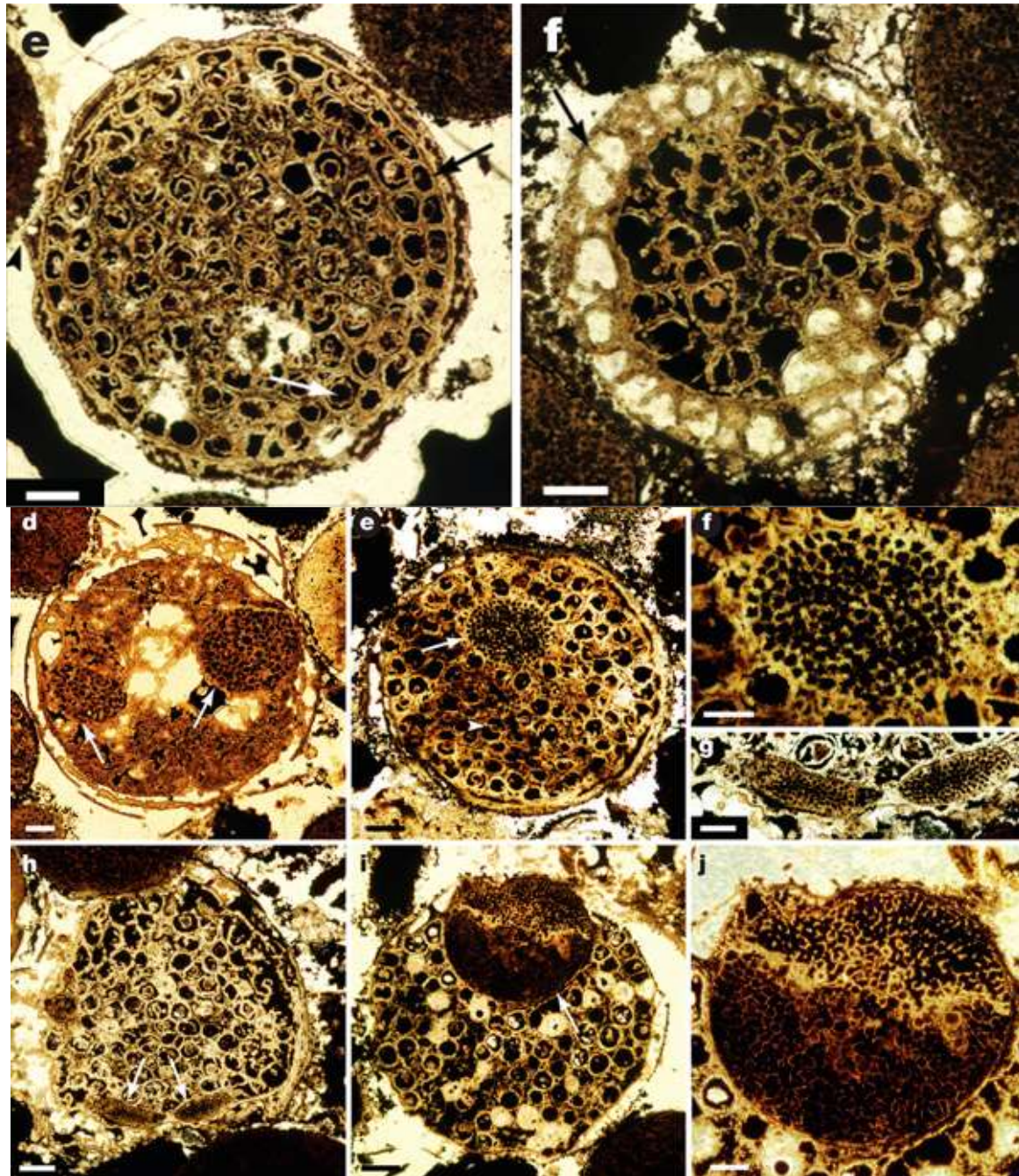
ВЕРСИЯ 6: БАЗАЛЬНЫЕ МЕТАЗОА

«Поздние стадии».

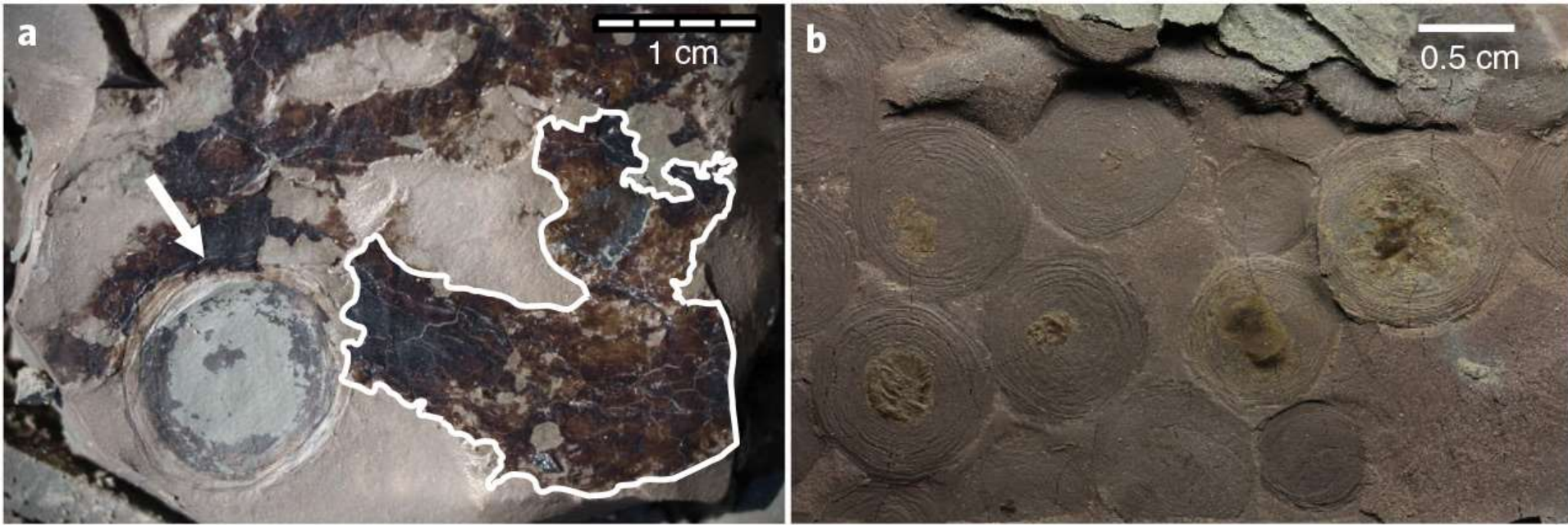
Признаки настоящих
многоклеточных: наружный слой
клеток, отличающийся от
внутренней клеточной массы, и
особые многоклеточные
образования «матрёшки» -
генеративные (?) структуры.
Не похоже на колониальных
бактерий или протистов.

Скорее, эмбрионы
принадлежали очень
примитивным «стволовым»
животным, отделившимся от
ствола Metazoa еще до того, как
он подразделился на предков
губок, трихоплакса, книдарий и
билатерий.

L. Chen et al., 2014. Cell differentiation
and germ-soma separation in
Ediacaran animal embryo-like
fossils // Nature. V. 516. P. 238–241.



Загадочные эдиакарские организмы *Beltanelliformis* оказались колониями цианобактерий



Загадочных эдиакарских ископаемых *Beltanelliformis* ранее относили к книдариям, губкам, водорослям, грибам, колониальным бактериям и даже небиологическим объектам. Оказалось, что в тонких органических пленках, покрывающих окаменелости, сохранились «молекулярные ископаемые» (биомаркеры) — гопаны и алканы, указывающие на цианобактериальную природу *Beltanelliformis*. Шарообразные колонии *Beltanelliformis* обитали на мелководье и были покрыты плотной оболочкой, возможно, защищавшей от эпизодического высыхания. По соседству с *Beltanelliformis* встречаются органические пленки с контрастно отличающимся набором биомаркеров. Скорее всего, это остатки эукариотических зеленых водорослей.

I. Bobrovskiy, J.M. Hope, A.Krasnova, A. Ivantsov, J.J. Brocks, 2018. Molecular fossils from organically preserved Ediacara biota reveal cyanobacterial origin for *Beltanelliformis* // Nature Ecology & Evolution.

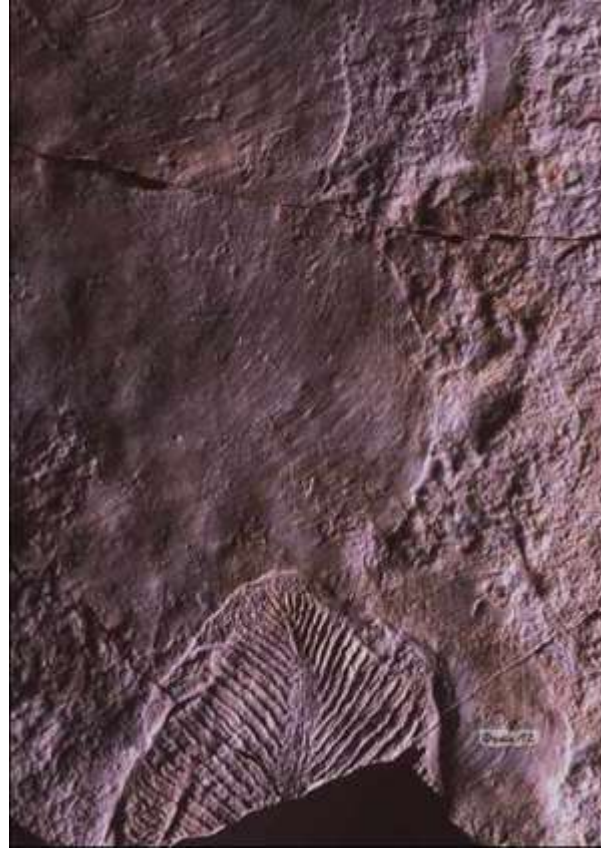


Современный аналог эдиакарских *Beltanelliformis* — сферические колонии пресноводных цианобактерий *Nostoc communis*.

Вендобионты



Трибрахидиум

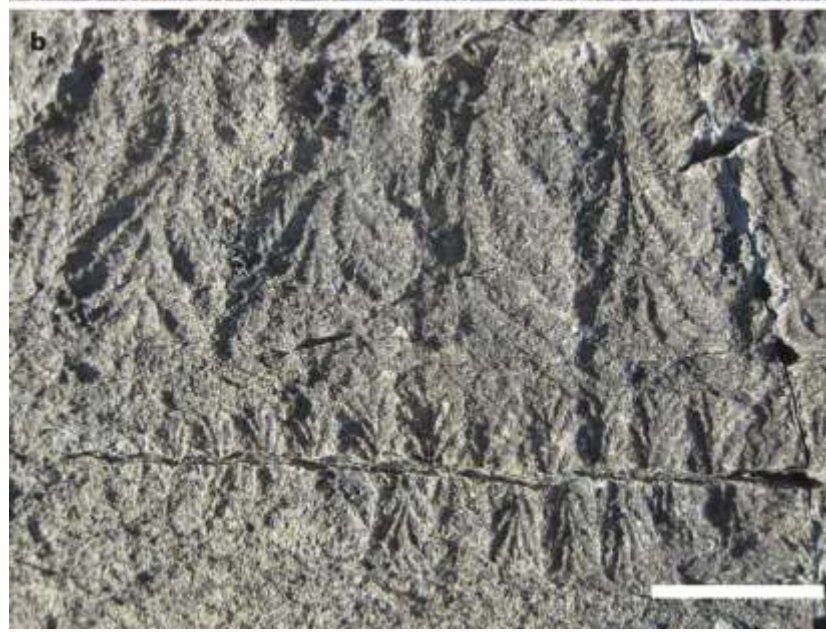
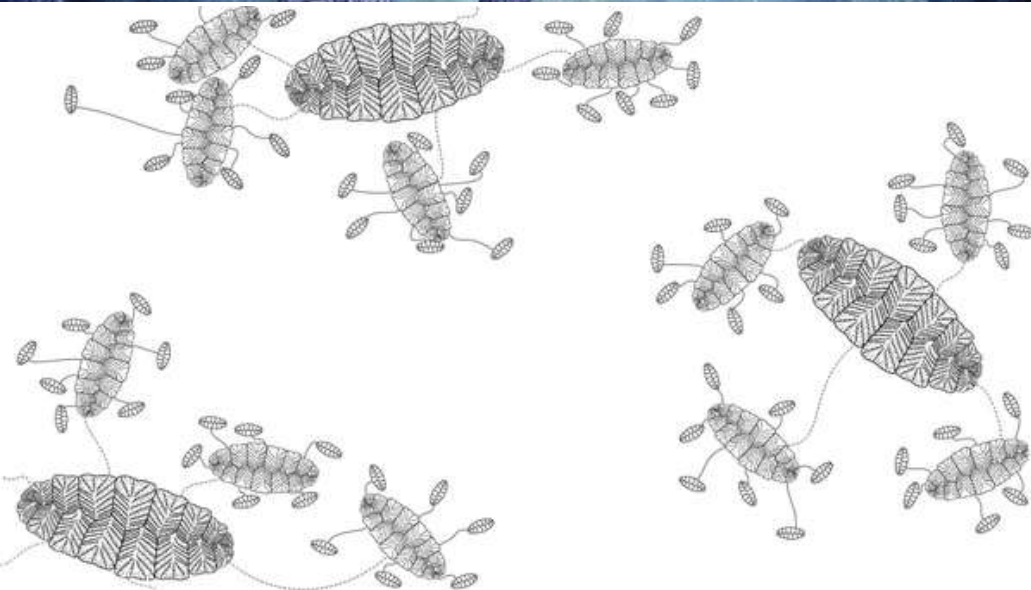


Ергия +
следы ее
перемещений



Археаспис

Эдиакарий
635-541



Fractofusus. Бентосный, лежащий, неподвижный. Система фрактально ветвящихся каналов. Судя по пространственному распределению особей разного размера, размножался двумя способами: плавающими «спорами» (пропагулами) и отводками (как клубника)

Emily G. Mitchell et al., 2015. Reconstructing the reproductive mode of an Ediacaran macro-organism

Петалонамы.
Чарния.
Прикрепитель-
ные диски
петалонам
трактовались
как отпечатки
медуз.

Предполагают,
что подобные
организмы
могли питаться
растворенной
органикой
(осмотрофное
питание)



Эдиакарий
635-541

Vendia



«Симметрия
скользящего
отражения»

«Проартикуляты»

Эдиакарий
635-541

Spriggina



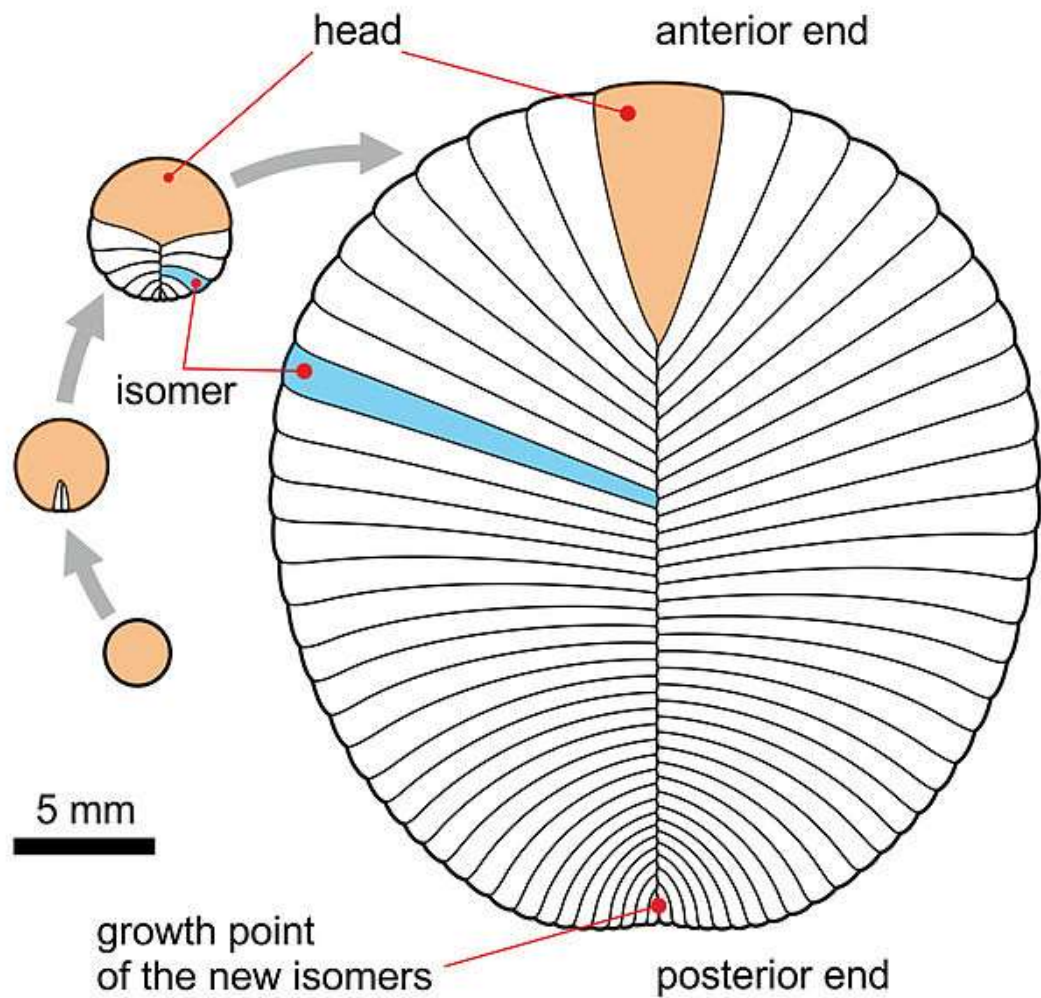
Эдиакарий
635-541

Dickinsonia



Пищеварительная система???

Эдиакарий
635-541



Реконструкция онтогенеза дикинсонии.



ДИКИНСОНИЯ

вендия

8

андива

ёргия

сприггина

Подтверждена принадлежность дикинсонии к животному царству

Молекулярные ископаемые: остатки эукариотических мембранных стеролов. Точно животные. Лежали на биопленках с зелеными водорослями.

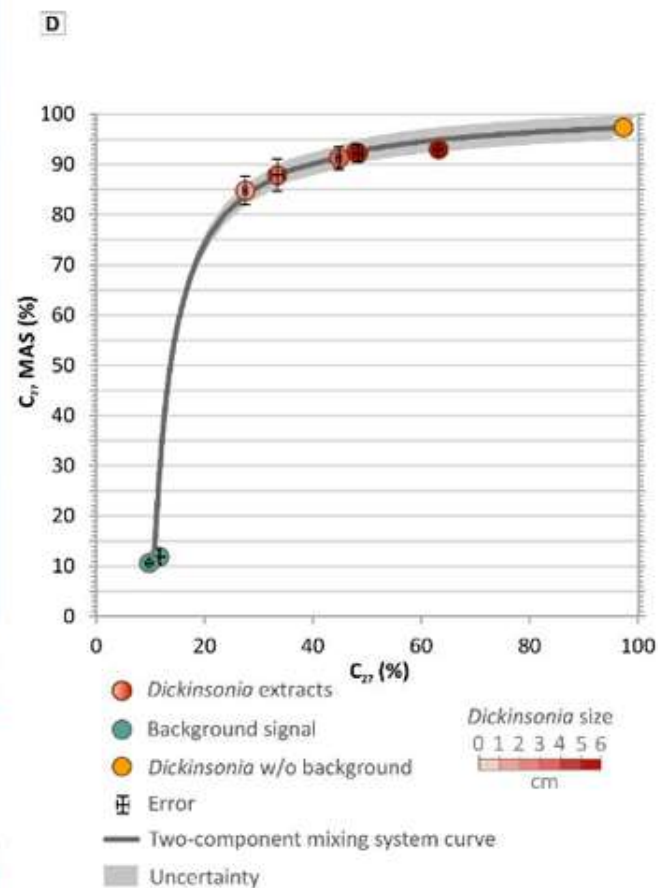
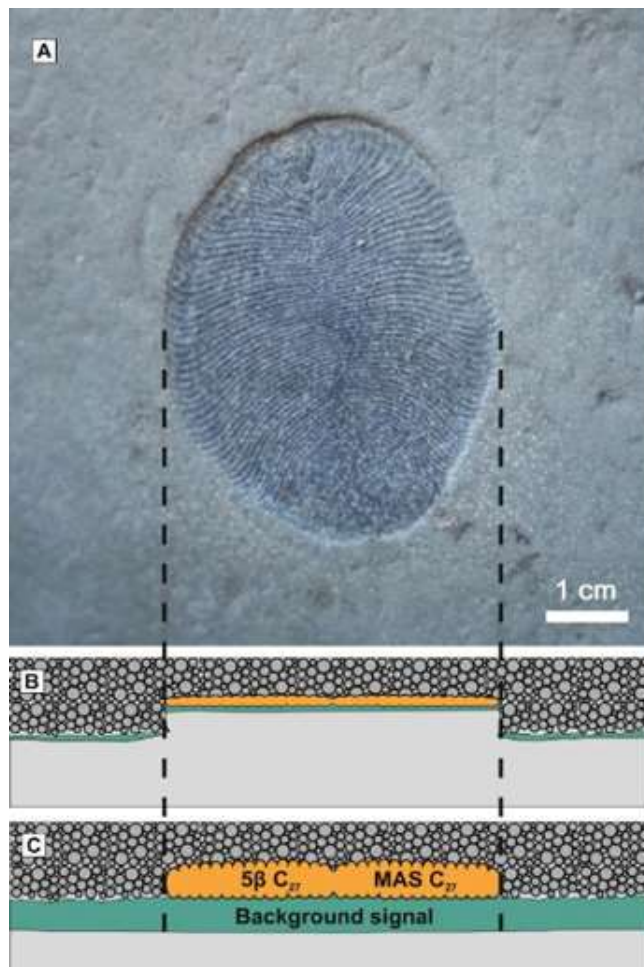
Ilya Bobrovskiy et al. Ancient steroids establish the Ediacaran fossil Dickinsonia as one of the earliest animals // Science. 2018.

Проартикуляты — представители эдиакарской биоты с уплощенным «сегментированным» телом и симметрией скользящего отражения.

В прилегающей породе преобладают 29-углеродные стигмастероиды (71,3 - 76,0%), на втором месте 28-углеродные эргостероиды (13,4–16,8%), на третьем — 27-углеродные холестероиды (10,6–11,9%). Это молекулярная «подпись» **зеленых водорослей**, которые, видимо, были доминирующей группой эукариот на дне эдиакарского моря.

В отпечатках дикинсонии преобладают характерные для **животных** холестероиды (93%), а эргостероидов и стигмастероидов мало (1,8 и 5,2%).

Чем мельче дикинсония, тем меньше в ней «животного» компонента и больше «водорослевого» (потому что лежали на водорослевой пленке одной и той же толщины)



Развитие «сегментов» у книдарий контролируется Нох-генами, как у билатерий

Нох-гены участвуют в передне-задней разметке тела и дифференцировке сегментов у билатерально-симметричных животных.

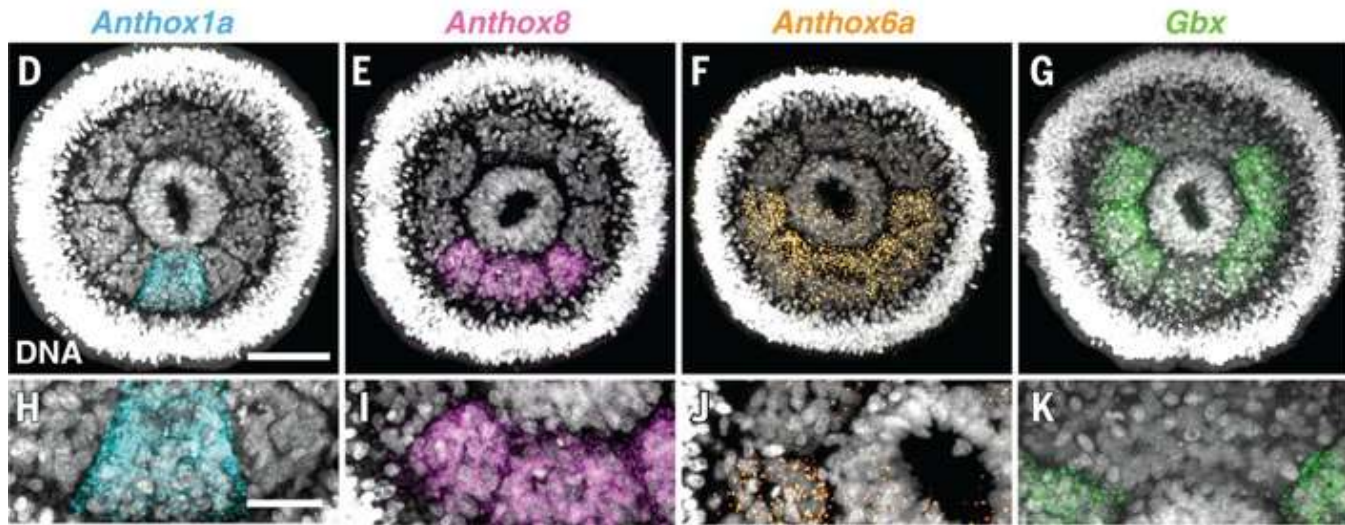
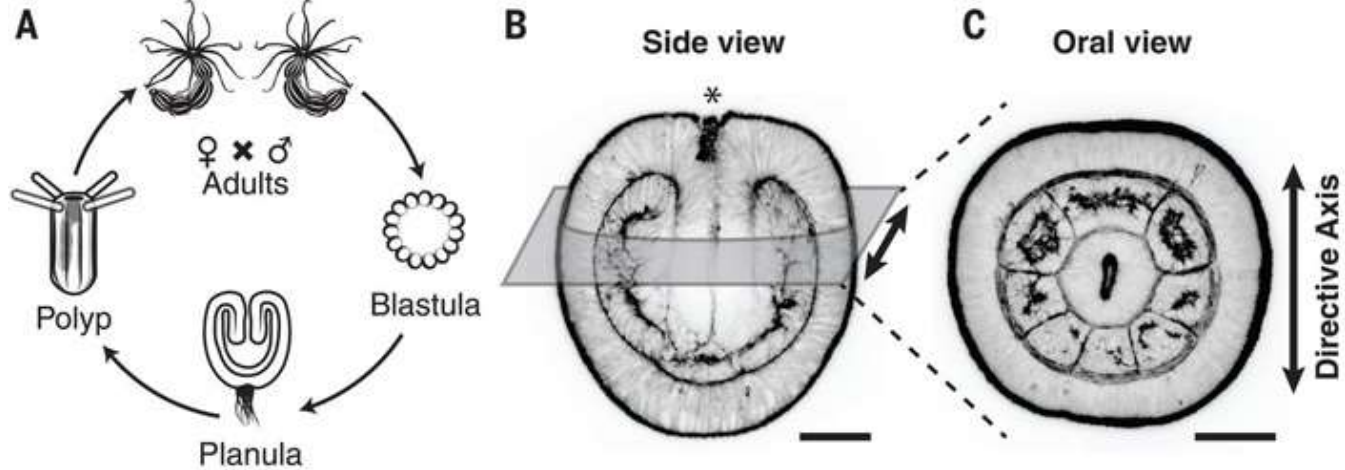
У книдарий тоже есть Нох-гены, но их роль в онтогенезе не до конца понятна.

Оказалось, что у актинии нематостелы Нох-гены регулируют формирование гастральных карманов (восьми расположенных радиально вокруг глотки энтодермальных «сегментов») по той же схеме, что и формирование мезодермальных сегментов у билатерий.

Это значит, что последний общий предок книдарий и билатерий уже имел какую-то сегментацию, формировавшуюся в онтогенезе под контролем Нох-генов.

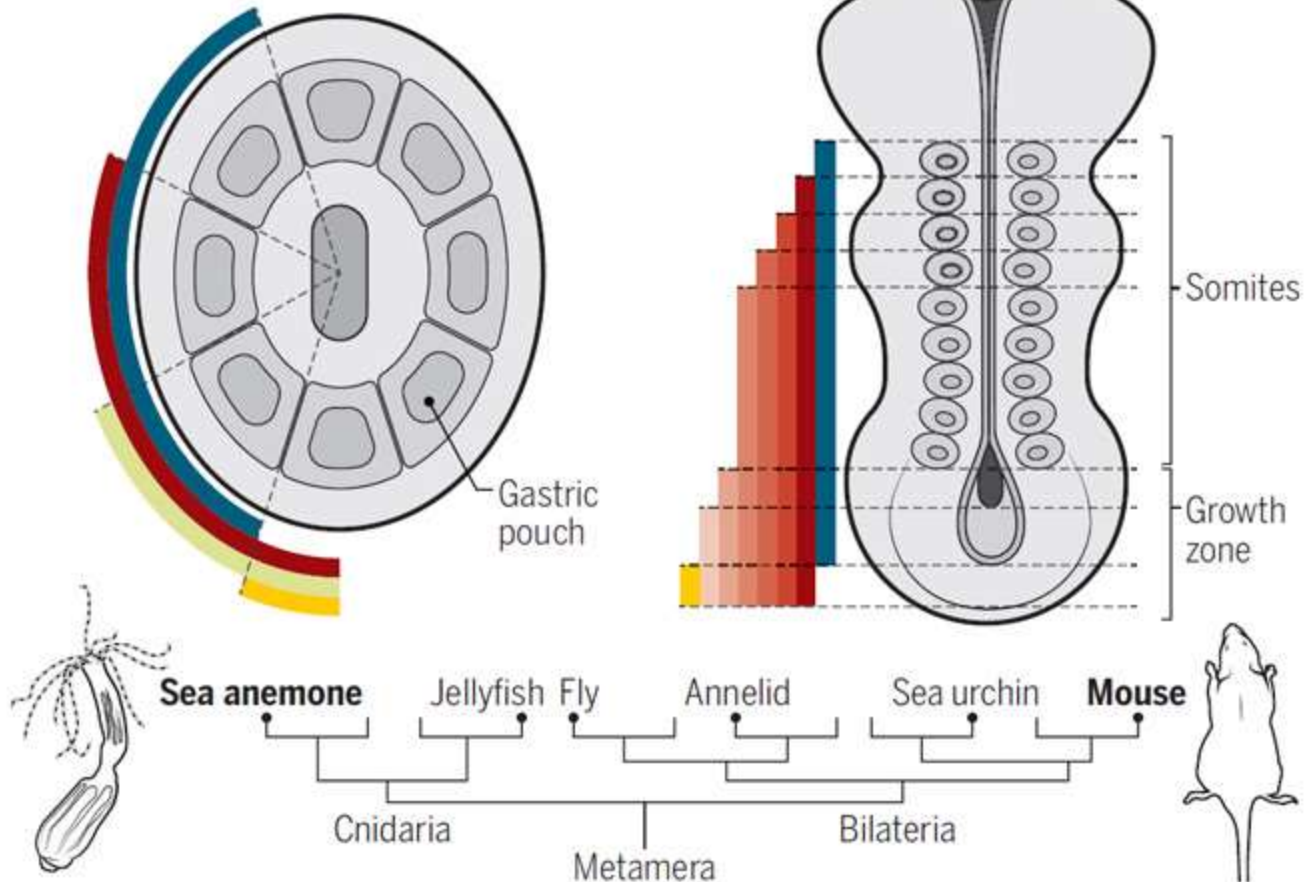
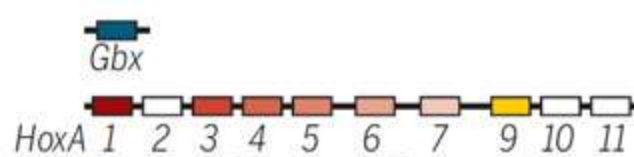
Похоже, энтодермальные гастральные карманы книдарий гомологичны мезодермальным сегментам билатерий, а аборально-оральная ось коралловых полипов соответствует спинно-брюшной (а не передней-задней) оси билатерий.

S. He, F. del Viso, C.-Y. Chen, A. Ikmi, A.E. Kroesen, M.C. Gibson. An axial Hox code controls tissue segmentation and body patterning in *Nematostella vectensis* // Science. 2018.



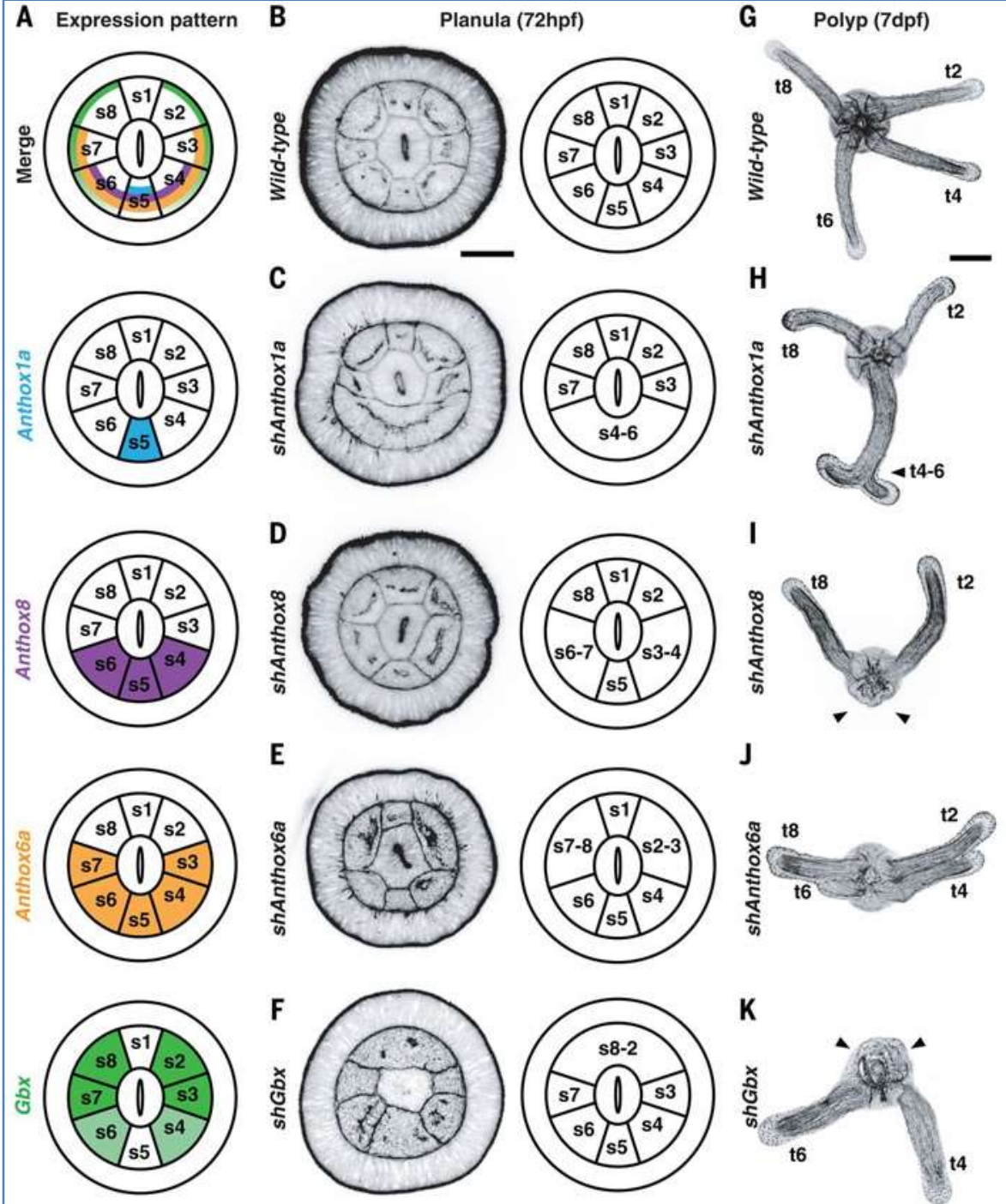
A — жизненный цикл актинии. **B** — планула в продольном разрезе, **C** — в поперечном; снаружи — эктодерма, внутри — глотка с щелевидным просветом, между ними — 8 гастральных карманов (энтодермальных сегментов). Они формируются путем слияния в определенных местах энтодермы стенки тела и ввернутой глотки, а по сути это впячивания первичной кишки. **D–G** — области экспрессии Нох-генов. **H–K** — увеличенные фрагменты, показывающие, что границы областей экспрессии очень четкие и точно совпадают с границами сегментов.

Genes



Области экспрессии Нох-генов у актинии (личинка актинии в поперечном разрезе – слева) и мыши (эмбрион со спинной стороны – справа).

Рисунок наводит на мысль о гомологии гастральных карманов книдарий (Gastric pouch) и мезодермальных сегментов билатерий (Somites). Он также намекает на гомологию передне-задней оси тела билатерий и «директивной» оси книдарий.



«Гомеозисные мутации» у актинии.

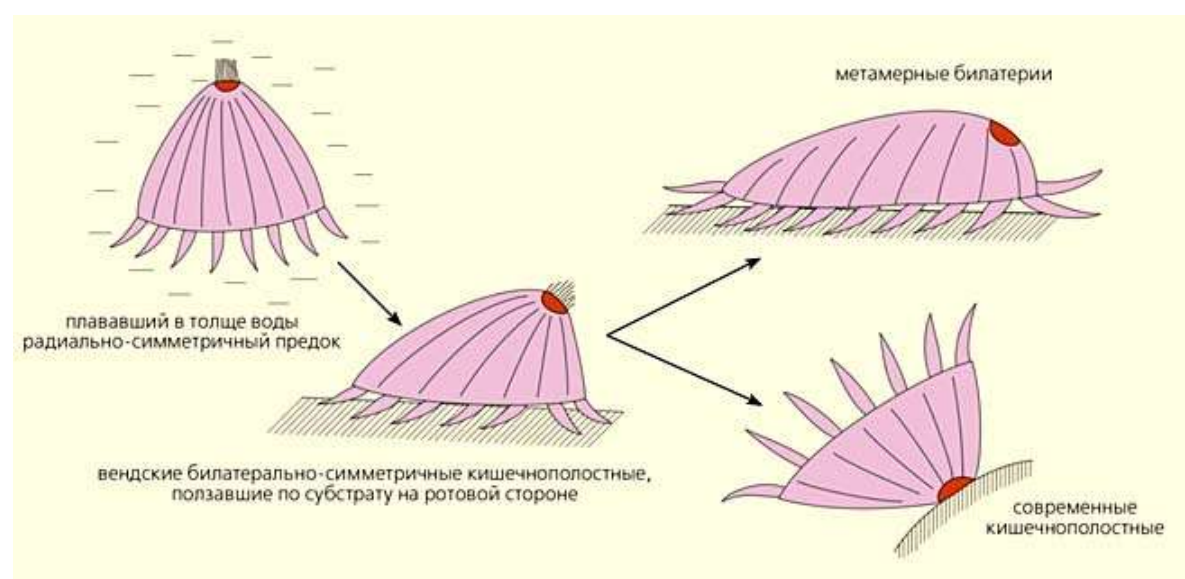
Выведение из строя Нох-генов приводит к не менее драматичным последствиям, чем у билатерий.



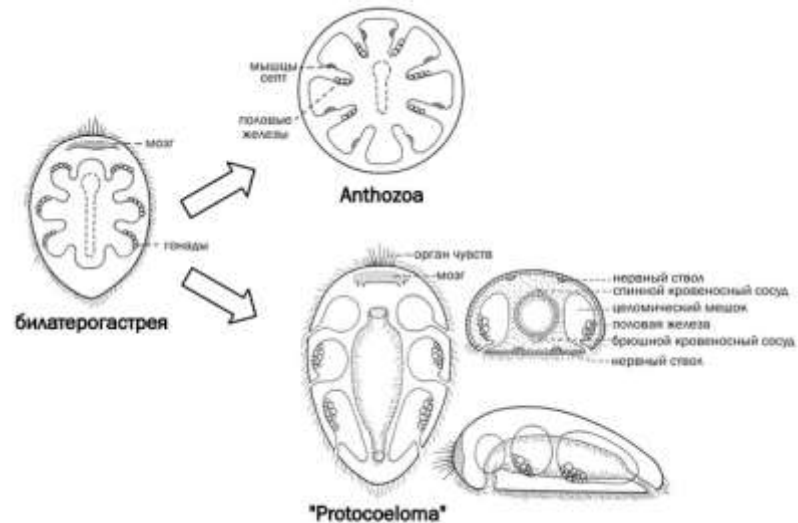
Всё это согласуется с идеей, что общий предок кишечнополостных и билатерий был сегментированным, билатерально-симметричным, возможно, даже с парными придатками, со щелевидным ртом-бластопором на брюшной стороне.

Перевернув такое животное на спину и сделав прикрепленным, получим первых кишечнополостных, которые в дальнейшем почти утратили билатеральную симметрию.

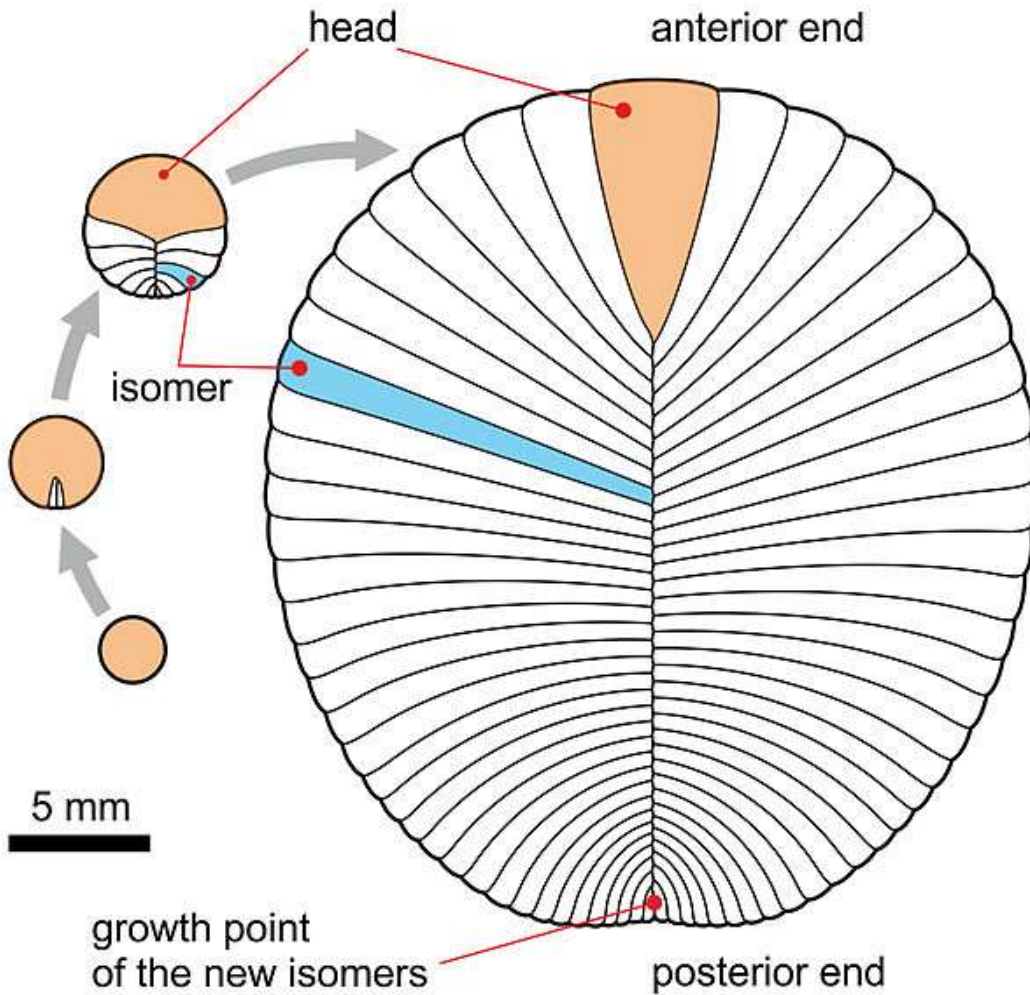
Замкнув щелевидный рот посередине и оставив два отверстия на концах, получим первых билатерий



Происхождение билатерий и кишечнополостных по В.В.Малахову



Гипотетическая билатерогастрея и ее потомки — коралловый полип и двусторонне-симметричное животное. Все изображены со стороны первичного рта, а целомическое животное еще в поперечном разрезе и сбоку. Из L. Olsson, 2007, с изм. С. Ястребова.

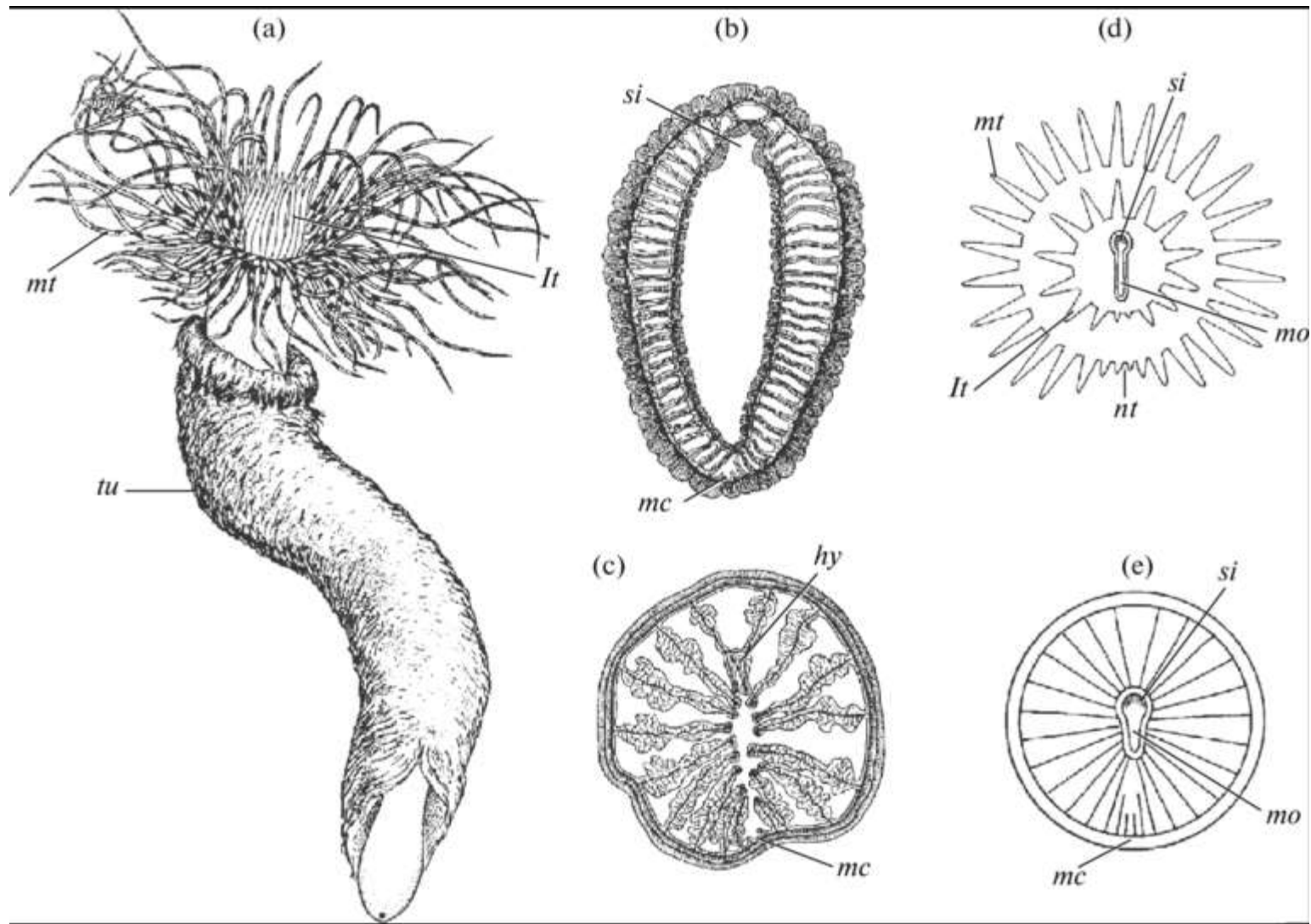


Напрашивается предположение, что *Нох*-кластер появился у примитивных животных вроде проартикулят, чтобы обслуживать последовательное формирование сегментов/изомеров в задней зоне роста.

Поэтому они образовали кластер и последовательно начинали экспрессироваться по мере появления новых сегментов.

Чтобы проверить эту гипотезу, нужно лучше изучить онтогенез цериантарий – примитивной группы коралловых полипов, у которых, кажется, сохранилось что-то похожее на заднюю зону роста.

Реконструкция онтогенеза дикинсонии.



The symmetry and tentacular apparatus in Ceriantharia. (a) external appearance of *Cerianthus membranaceus*; (b) transverse section of *Cerianthus lloydii* at the pharynx level [24]; (c) transverse section of *Ovactis brasiliensis*; (d) a scheme of location and laying down of tentacles; (e) a scheme of arrangement and laying down of mesenteries. Designations: **hy**, hyposulcus; **lt**, labial tentacles; **mc**, multiplicative chamber; **mo**, mouth; **mt**, marginal tentacles; **nt**, formation of new tentacles; **si**, siphonoglyph; **tu**, tube.

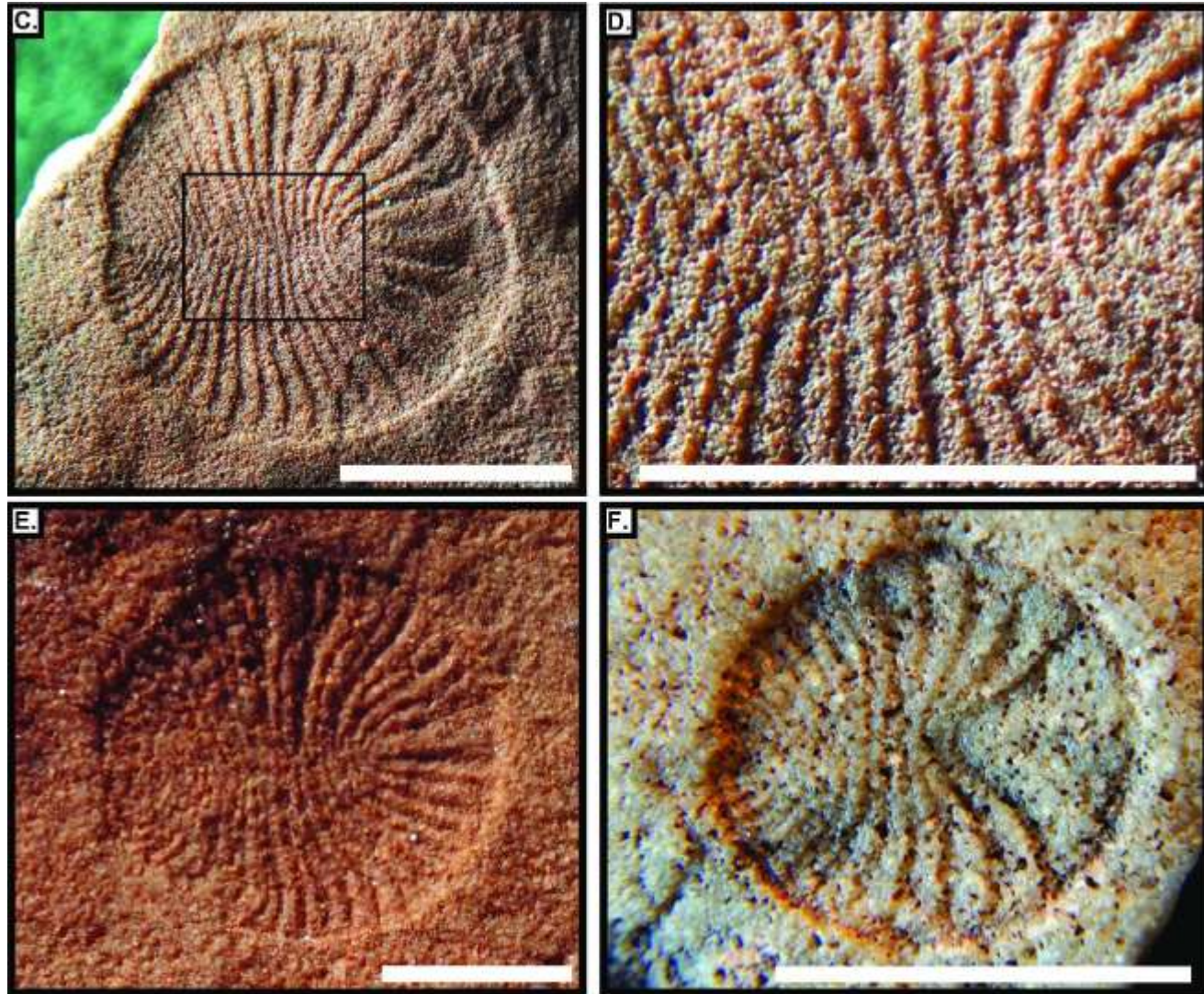
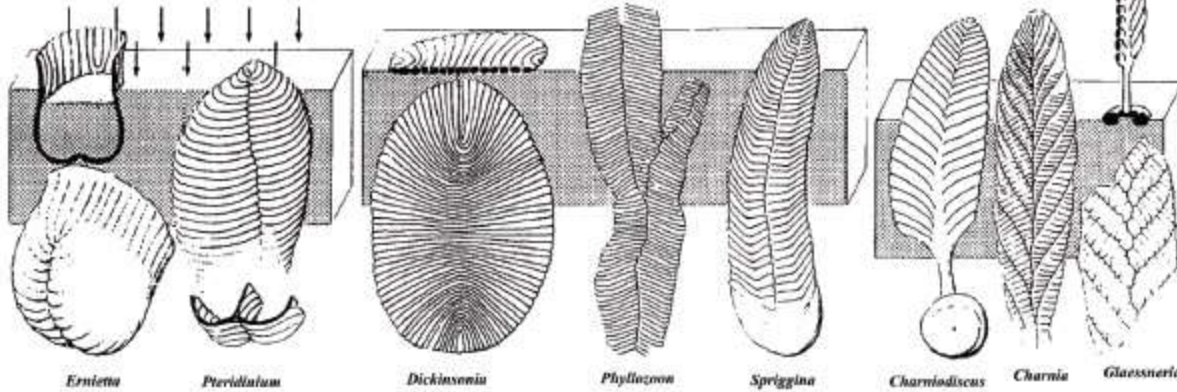


Fig 6. Idealized cartoon of *D. costata* growth. Illustration demonstrating the changes that occur in module shape and size with increases in total length and width. Illustration by Sohal Wasif.

Fig 2. Representative fossil specimens of *D. costata*. Specimens from the Ediacara Member, Rawnsley Quartzite used to demonstrate growth patterns. Notice the clear bilateral symmetry and smooth, well-defined outer margin in all specimens. The box in panel C represents the zoomed in area shown in panel D. (A) SAM P53893. (B) 1TFB-01. (C, D) SAM P41202. (E) MM3-01. (F) SAM P41074. Scale bars are 1 cm.

S.D. Evans et al., 2017. Highly regulated growth and development of the Ediacara macrofossil *Dickinsonia costata*

Estruturas seriais



Сериальные структуры

Estruturas fractais



Фрактальные структуры

Aderidos ao sedimento

Em contato com o substrato pela maior área de superfície

Em contato com o substrato por região de fixação
Disposição vertical

Закрепленные в осадке, полупогруженные

Лежащие на субстрате, большая площадь поверхности

Закрепленные на субстрате специальными структурами, вертикальное положение.

Ernietta



Figura 1. Organização estrutural e modos de vida dos vendobiontes (modificado de Seilacher, 1992 e Seilacher et al.)