

УДК 56.01/08:551.72

СЛЕДЫ ДРЕВНЕЙШИХ ТРОФИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В РИФЕЙСКОЙ БИОТЕ (ЛАХАНДИНСКИЙ ЛАГЕРШТЕТТ, ЮГО-ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)

© 2021 г. Ю. В. Шувалова^{1,2,*}, К. Е. Наговицин^{3,4}, П. Ю. Пархаев¹

Представлено академиком РАН А.В. Лопатиным

Поступило 15.09.2020 г.

После доработки 27.10.2020 г.

Принято к публикации 29.10.2020 г.

В рифейской органостенной биоте лахандинского лагерштетта (1030–1000 млн лет, юго-восток Сибири) обнаружены следы повреждений оболочек различных эукариотических организмов. Повреждения близки к перфорациям, описанным из серий Академикербрен (750 млн лет, Шпицберген), Чуар (780–740 млн лет, США) и Шалер (1150–900 млн лет, Арктическая Канада). Обоснована биогенная природа перфораций. Предложена гипотеза перфорирования стенок микроорганизмов зооспоровыми грибами, обнаруженными в этих же отложениях. В то же время разнообразный таксономический состав “жертв” и отсутствие характерных морфологических особенностей перфораций не позволяет говорить об исключительно эукариотической природе сверлильщиков, и, следовательно, о том, что в рифее уже оформилось устойчивое избирательное хищничество среди протистов. Таким образом, одна из центральных гипотез причин взрывной диверсификации эукариот в позднем протерозое не находит палеонтологического подтверждения.

Ключевые слова: лахандинский лагерштетт, рифей, протерозой, перфорации, хищничество

DOI: 10.31857/S2686738921010200

Реконструкция экологии и этологии древних форм жизни, включая их трофические взаимодействия, является важнейшей задачей палеонтологии рифея – времени первой крупной диверсификации ядерных организмов в истории Земли. Рифейская диверсификация эукариот представляет собой одно из наиболее значимых событий в эволюции биосферы, но до сих пор нет единого мнения о причинах, запустивших этот процесс. Отчасти это обусловлено неполнотой палеонтологической летописи, типичной для всего докембрия, и незначительным объемом пород, обеспечивающих соответствующую сохранность ископаемых организмов.

Надежность интерпретации морфологии и систематики протерозойских ископаемых напря-

мую зависит от их концентрации в изучаемых образцах пород, а также от их типа и степени сохранности. Наиболее продуктивны в данном контексте лагерштетты – уникальные местонахождения, где благодаря особым условиям седименто- и литогенеза сохраняются детали строения ископаемых организмов, утраченные в обычных местонахождениях.

Один из таких лагерштеттов, заключенный в последовательности осадочных пород лахандинской серии верхнего рифея, располагается в среднем течении р. Май юго-восточной Сибири (рис. 1). Лахандинская серия объединяет четыре свиты (снизу вверх): кумахинскую, мильконскую, нельканскую и игниканскую [1].

Возраст серии определяется в интервале 1030–1000 млн лет, основываясь на абсолютных датировках из подстилающей керпыльской [2] и перекрывающей уйской [3] серий, а также из карбонатов мильконской свиты лахандинской серии [4]. Отложения лахандинского лагерштетта представлены аргиллитами и алевролитами кумахинской и нельканской свит.

Лагерштетт относится к бёрджесскому типу, где один из самых разнообразных комплексов древнейших эукариот представлен органостенными ископаемыми, сохранившимися в морских

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

² Технологический университет Суинберна, Хоторн, Австралия

³ Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия

⁴ Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

*e-mail: pinmuse@gmail.com

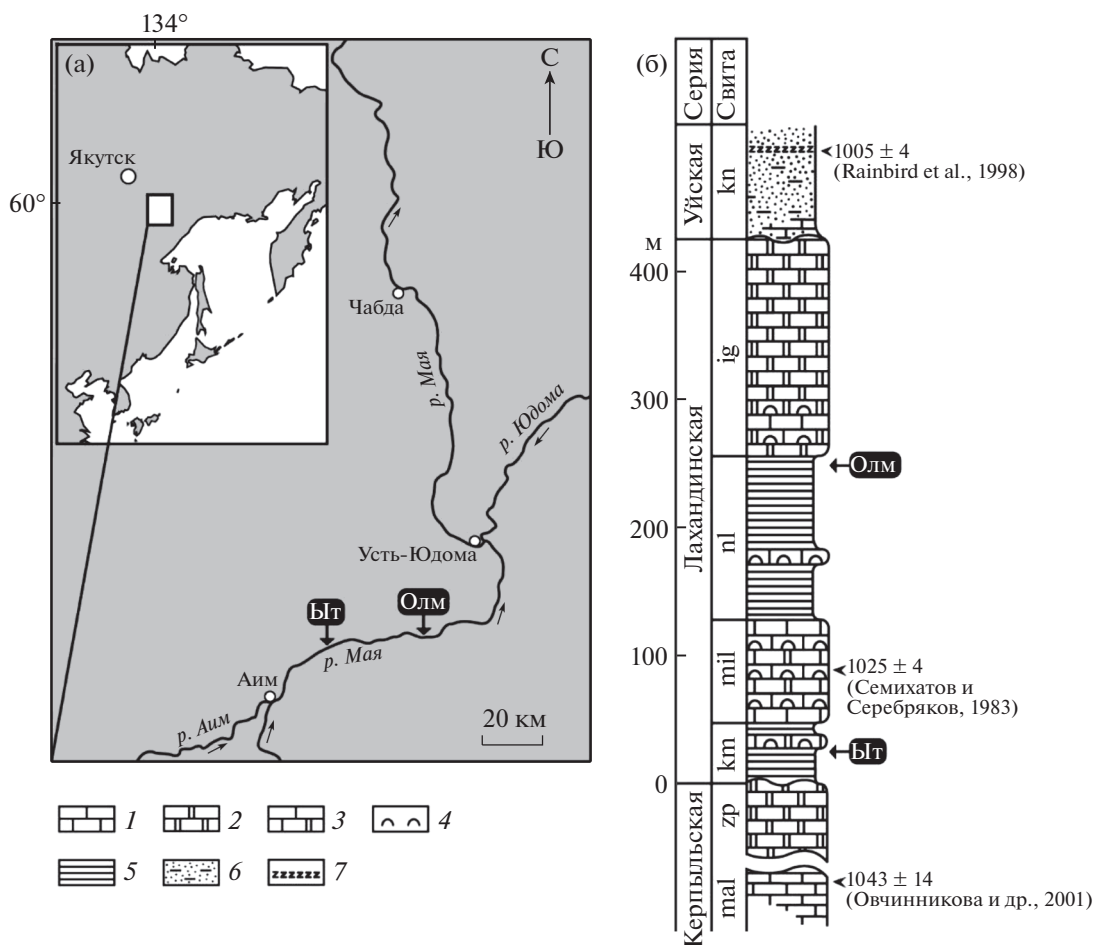


Рис. 1. Схема географического (а) и стратиграфического (б) положения разрезов Олемекен и Ытырында (литология по Семихатов, Серебряков, 1983, с дополнениями); разрезы: Олм – Олемекен в 1 км ниже устья руч. Олемекен, Ыт – Ытырында в 150 м ниже устья руч. Ытырында; свиты: mal – малгинская, zp – ципандинская, km – кумахинская, mil – мильконская, nl – нельканская, ig – игниканская, kp – кандыкская; литология: 1 – известняки, 2 – доломиты, 3 – доломитистые известняки, 4 – строматолиты, 5 – алевриты и песчаники, 7 – бадделейт.

глинистых породах. Комплекс дополняют еще неописанные эукариоты, обнаруженные нами в результате экспедиционных работ 2017–2019 гг. в разрезах Олемекен и Ытырында (рис. 1), а также в неопубликованных материалах из коллекций ИНГГ СО РАН. Одна из новых форм морфологически очень близка к зооспорангиям современных представителей сапролегниевых пероноспорицет, другая несет признаки хитридиевых грибов или пероноспорицет.

Ископаемые из лахандинского лагерштетта часто несут отпечатки разносортных зерен породы (рис. 2а, 2б), а также полигональные отверстия, образовавшиеся в результате повреждения органики кристаллами (рис. 2в, 2г). Данные виды дефектов важно дифференцировать от поврежденных другого типа, морфология которых говорит об их биогенной природе. По размеру и форме эти повреждения объединяются в три группы.

К первой группе относятся круглые или овальные отверстия от 2.5 до 20 мкм в диаметре с ровной кромкой (рис. 3). Закономерности в распределении перфораций не наблюдается – некоторые фоссилии покрыты сетью соприкасающихся отверстий (рис. 3а, 3б), а на других представителях того же вида отверстия относительно редки (рис. 3в, 3г). Это убедительно показывает, что данный вид перфораций не является морфологическим элементом оболочки ископаемых.

В разрезе Олемекен подобные отверстия отмечены на представителях нескольких таксонов. Самые многочисленнее из них зооспоровые грибы (?) *Majasphaeridium carpogenum* (Hermann, 1979) Hermann, 1989, представленные плотными оболочками с шагреновой поверхностью, от округлой до неправильной формы (грушевидной, почковидной, состоящие из двух и более слившихся элементов), без складок смятия (рис. 3а–3г). Из нескольких десятков изученных экзем-

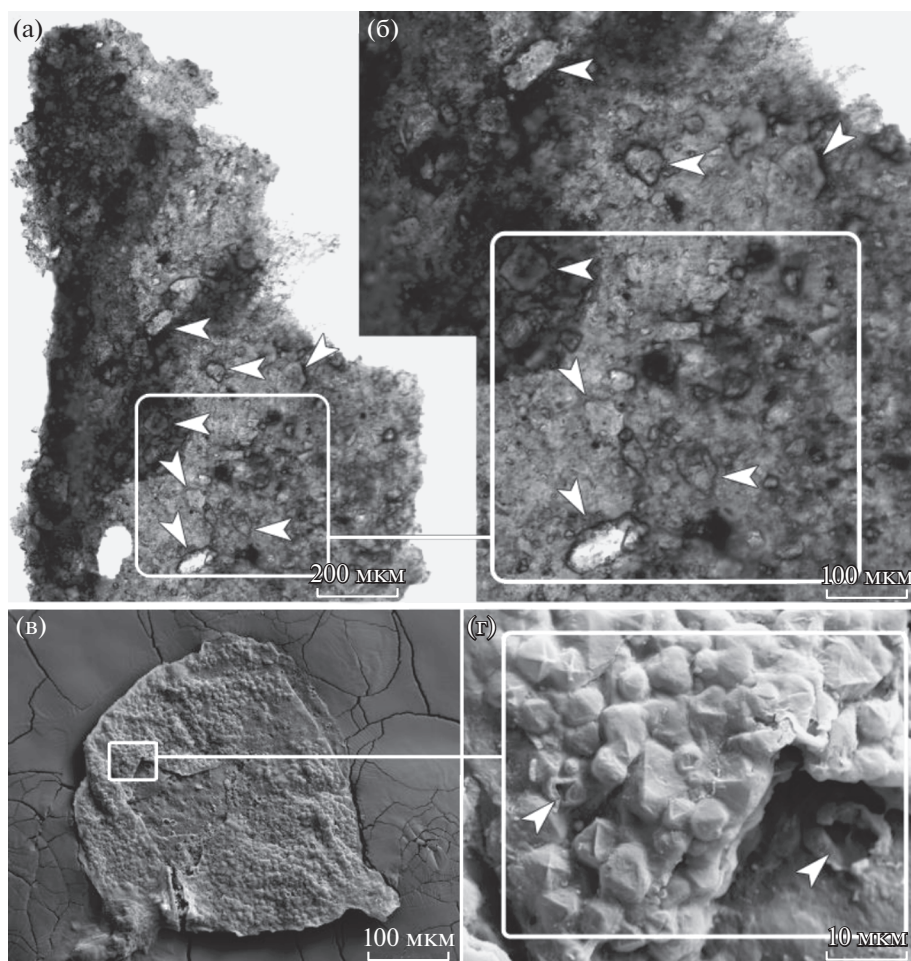


Рис. 2. Следы абиогенных повреждений на органических остатках из лахандинской серии: а, б — отпечатки зерен породы на поверхности органической пленки; кумахинская свита, разрез Ытырында; в, г — полигональные отверстия, образованные кристаллами пирита в стенке *Caudosphaera* sp. из иганиканской свиты, разрез Олемекен; экз. ПИН, № 5805/1.

пляров более десяти несут описанные выше перфорации диаметром 5–9 мкм (рис. 3а–3г). Плотно расположенные отверстия подобного размера обнаружены на одном из трех экземпляров водорослей *Majaphyton antiquum* Timofeev et Hermann, 1976 (рис. 3д), а также на эллипсоидальной микрофоссилии (рис. 3е). Два экземпляра стриадных акритарх *Valeria lophostriata* (Jankauskas, 1979) Jankauskas, 1982 из этого разреза несут перфорации диаметром около 2.5 мкм, расположенные равномерно, без соприкосновения друг с другом (рис. 3ж, з).

Список перфорированных форм первой группы из разреза Ытырында включает две почти непрозрачные нескладчатые сферы диаметром 120 и 160 мкм с редкими неравномерно расположенными отверстиями диаметром 8 мкм, а также эллипсоидальную оболочку длиной 70 мкм и шириной 40 мкм с двумя отверстиями диаметром 5 мкм.

Ко второй группе можно отнести ровные овальные (6 × 14 мкм) отверстия, обнаруженные на нитчатом фрагменте ископаемого неясного систематического положения из разреза Олемекен (рис. 3и). Из-за отсутствия других экземпляров не ясно, является вытянутая форма отверстий первичной или обусловлена деформацией филемента.

В третью группу выделяются отверстия заметно меньших размеров — 0.5–1.0 мкм в диаметре, встреченные на одном экземпляре *Leiosphaeridia* sp. (рис. 4а–4в) и на одной сильно вытянутой форме, представленной плотной оболочкой без складок (рис. 4г, 4д) из разреза Олемекен. Если на последней форме равномерно расположенные отверстия могут создавать впечатление первичного орнамента оболочки, то на *Leiosphaeridia* отчетливо заметны неперфорированные участки (рис. 4б), что говорит в пользу того, что отверстия

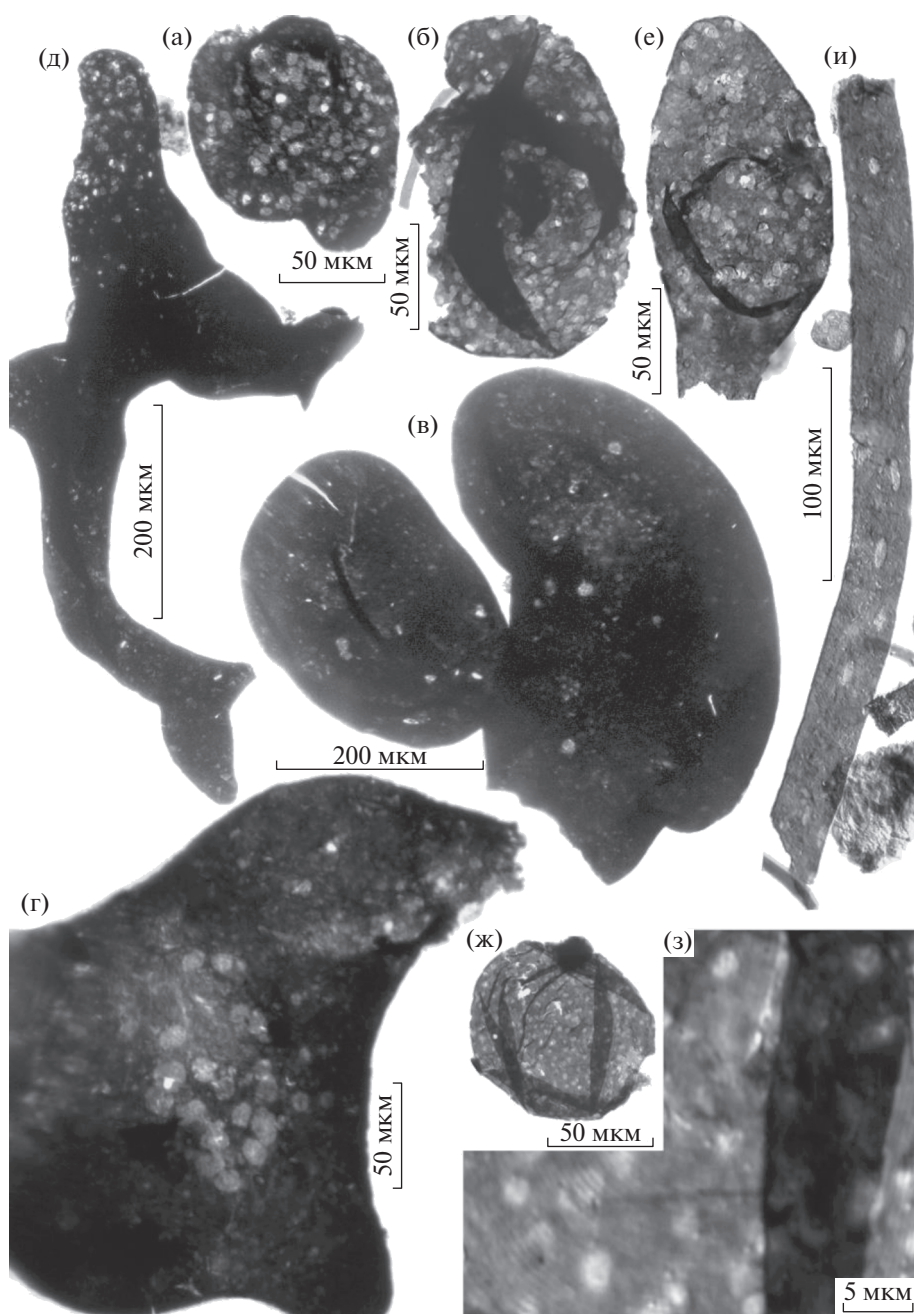


Рис. 3. Перфорированные микрофоссилии из лахандинского лагерштетта: а–г – *Majasphaeridium carpogenum*, д – *Majaphyton antiquum*; е, и – формы неясного систематического положения; ж, з – *Valeria lophostriata*: ж – общий вид, з – увеличенный участок оболочки со стриа́тной структурой; колл. ЦКП “Геохрон” ИНГГ СО РАН, № 2102: а – экз. № 398/24, б – экз. № 395/6, в – экз. № 398/25, г – экз. № 399/8, д – экз. № 398/2, е – экз. № 395/5, ж – экз. № 396/14, з – экз. № 405/20.

являются повреждениями первично гладкой оболочки.

Все описываемые структуры отличаются от разнообразных повреждений зернами породы, выдержанностью формы и размера, а от полигональных отверстий, связанных с повреждениями оболочек кубическими кристаллами пирита, – ровными округлыми очертаниями и отсутствием

приподнятой кромки. Таким образом, отверстия, встреченные на ископаемых различной таксономической принадлежности, с большой вероятностью являются вторичными структурами, однако не являются результатом механического повреждения зернами осадка или кристаллами, а могли быть нанесены гетеротрофными организмами, с целью добычи питательных веществ.

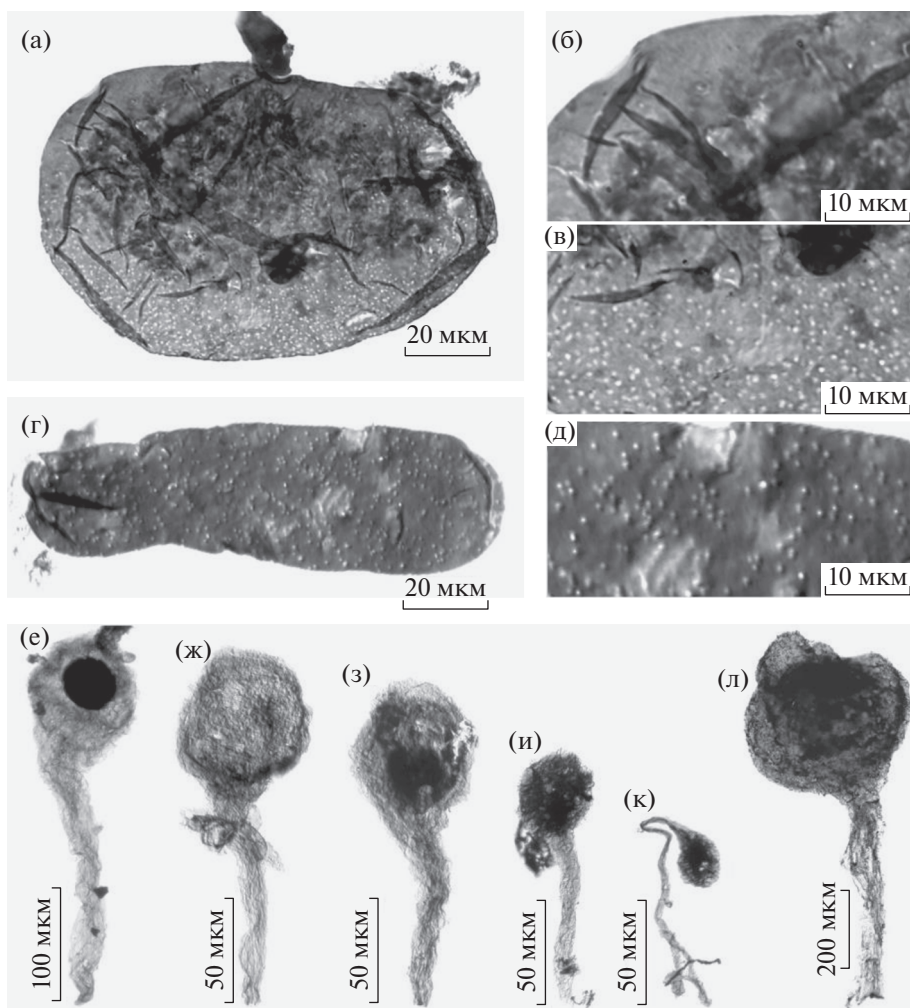


Рис. 4. Ископаемые остатки неясного систематического положения и возможные прорастающие споры грибоподобных организмов из лахандинского лагерштетта: а–в – следы повреждений на гладкостенной сферической форме; г, д – равномерно расположенные отверстия, возможно являющиеся оригинальной структурой стенки организма; е–к – *Germinosphaera* sp.; л – *Caudosphaera expansa* Hermann et Timofeev, 1989; а–к – колл. ЦКП “Геохрон” ИНГГ СО РАН, № 2102: а–в – экз. № 404/19, г, д – экз. № 405/21, е – экз. № 396/8, ж – экз. № 405/1, з – экз. № 406/16, и – экз. № 396/15, к – экз. № 395/8, л – экз. ПИН, № 5805/3001.

Интерпретация схожих перфораций на органостенных эукариотах обсуждалась ранее по находкам из серии Академикербрен (возраст 750 млн лет), Шпицберген [5], серии Чуар (780–740 млн лет), США [6] и серии Шалер (1150–900 млн лет), Арктическая Канада [7]. Круглые и крупные (до 50 мкм в диаметре) отверстия на оболочке *Leiosphaeridia* sp. со Шпицбергена были интерпретированы как следы деградации органического вещества колониями бактерий, а мелкие (2–3 мкм в диаметре) – могли быть оставлены каким-то хищником или индивидуальным редуцентом [5]. С. Портер на основании близости формы и размеров перфораций полагает, что нерегулярные отверстия диаметром 0.1–3.4 мкм, описанные у нескольких ископаемых таксонов из неопротерозоя США, могли быть оставлены хищными про-

тистами, подобными современным амебам вампиреллам [6]. Такой же интерпретации придерживается и К. Лорон, описывая отверстия диаметром 0.1–7.1 мкм на оболочках нескольких эукариотических форм из серии Шалер [7]. Автор делает акцент на хищнической природе предполагаемых сверлильщиков – протистов и указывает, что перфорация отмечена только на представителях эукариот, что, по его мнению, свидетельствует об избирательной стратегии предполагаемых хищников. В свою очередь, направленное хищничество, по гипотезе Лорона, стало одним из важных факторов диверсификации эукариот в позднем протерозое [7].

Однако характер перфорации не только не позволяет судить о пищевой стратегии предполагаемых гетеротрофов, но даже о том, были ли эти

повреждения выполнены прокариотами или эукариотами. Если остатки амёб известны из тех же отложений, что и перфорированные фоссилии из серии Чуар, то никаких прямых свидетельств их сосуществования с более древней биотой Шалер нет. В то же время из отложений серии Шалер [8] описаны остатки предполагаемых низших грибов, представленные спорангиями, прикрепленными к ветвящимся гифам толщиной 3–5 мкм, а также возможные прорастающие споры зооспоровых организмов – *Germinosphaera bispinosa* (Mikhailova, 1986) Butterfield et al., 1994, известные также из отложений серии Академикербрен [5].

Представители рода *Germinosphaera* обычны в образцах кумахинской и нельканской свит лахандинской серии, где они представлены одиночными сферическими клетками диаметром от 25 до 100 мкм с длинными нитчатыми выростами от 4 мкм до 30 мкм шириной (рис. 4е–4к), напоминающие прорастающие споры зооспоровых организмов. Здесь же часто встречаются представители вида *Caudosphaera expansa* Hermann et Timofeev, 1989 – крупные одиночные сферические клетки диаметром 200–500 мкм с одиночным хвостовидным выростом, разделенным на нити шириной 4–8 мкм (рис. 4л), вероятно, являющиеся спорангиями зооспоровых грибов.

Грибоподобные формы, но только с заметно меньшей толщиной гиф (~1 мкм), обнаружены нами в нельканской свите лахандинской серии, в тех же образцах, что и перфорированные остатки. Как отмечалось выше, они сочетают признаки как хитридиевых грибов, так и пероноспорицет, представляя собой овальные до круглых клетки-спорангии с характерным уплотнением в основании, прикрепленные к ризоидам через вырост, содержащий септу. Знаменательно, что один из спорангиев, обнаруженных в нельканской свите, заполнен многочисленными круглыми мелкими клетками – спорами, диаметром 2 мкм. По аналогии с зооспорангиями современных низших грибов и пероноспорицетов, после выхода из спорангия зооспора, вероятно, прорастала новыми гифами.

Помимо описанных ископаемых остатков из лахандинского лагерштетта выделены фрагменты гиф толщиной 20–30 мкм, несущие зооспорангии на разных стадиях развития и напоминающие современные пероноспорицеты. Хитридиевые и пероноспорицеты относятся к зооспоровым грибам – сборной группе протистов с осмотрфным типом питания, как правило, обладающих талломом с клеточной стенкой [9]. Современные хитридиевые и пероноспорицеты выполняют роль сапротрофов либо паразитов различных групп организмов, включая другие зооспоровые грибы, растения и животные. В зависимости от группы, таллом развит в разной степени, порой

образуя густую сеть гиф [10, 11], прорастающих через клеточные стенки как мертвых, так и живых организмов, повреждая их. Зооспоры хитридиевых и пероноспорицет также используют органику в качестве питательного субстрата, проникая через стенки клеток [12]. Размер повреждений, очевидно, зависит от участка гифы, непосредственно проникающего через клеточную стенку. У прорастающих зооспор он может быть существенно меньше диаметра основной гифы и достигать 0.1–0.2 мкм [13]. Диаметр гиф у пероноспорицет варьирует от 2 мкм до 150 мкм [9]. У некоторых представителей современных хитридиевых диаметр гиф может существенно изменяться: от 5 мкм у основания спорангия до 1 мкм на кончиках ризоидов [14]. Также известно, что одиночные бактерии способны производить отверстия диаметром менее 1 мкм [15]. Таким образом, размер перфораций, встреченных на ископаемых остатках из серий Академикербрен, Чуар и Шалер, а также из лахандинского лагерштетта, сопоставим с диаметрами вегетативных частей зооспоровых грибов и бактерий.

Необходимо отметить следующие важные результаты проделанного исследования. Надежно датированный лахандинский лагерштетт содержит одну из самых древних биот со следами пищевых цепей, в которые были вовлечены эукариоты. Установлено, что перфорации, описанные на ископаемых эукариотах *Majasphaeridium carpogenum*, *Majaphyton antiquum*, *Valeria lophostriata*, а также на ряде остатков неясного систематического положения из лахандинского лагерштетта, не являются первичными элементами их морфологии. Показано, что они могли быть выполнены как прокариотами, так и эукариотами – зооспоровыми грибами, встреченными в этих же отложениях. Характер перфораций, к сожалению, не позволяет определить, были ли организмы атакованы при жизни или повреждены после смерти. Разнообразный таксономический состав “жертв”, а также отсутствие каких-либо особенностей морфологии перфораций не позволяет говорить об однозначно эукариотической природе сверлильщиков, и, следовательно, о том, что в рифее уже оформилось устойчивое избирательное хищничество среди протистов. Таким образом, одна из центральных гипотез причин взрывной диверсификации эукариот в позднем протерозое [7] на данный момент не находит палеонтологического подтверждения.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследования поддержаны РФФИ (грант № 17-54-12077).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Семихатов М.А., Серебряков С.Н. Сибирский гипостратотип рифея. М.: Наука, 1983. 222 с.
2. Овчинникова Г.В., Семихатов М.А., Васильева И.М. и др. Pb-Pb возраст известняков среднерифейской малгинской свиты, Учуро-Майский регион Восточной Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2001. Т. 9. № 6. С. 3–16.
3. Rainbird R.H., Stern R.A., Khudoley A.K. et al. U-Pb geochronology of Riphean sandstone and gabbro from southeast Siberia and its bearing on the Laurentia-Siberia connection // Earth and Planetary Science Letters. 1998. V. 164. P. 409–420. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(98\)00222-2](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(98)00222-2)
4. Семихатов М.А., Овчинникова Г.В., Горохов И.М. и др. Изотопный возраст границы среднего и верхнего рифея: Pb-Pb-геохронология карбонатных пород лахандинской серии, восточная Сибирь // Доклады Академии наук. 2000. Т. 372. № 2. С. 216–221.
5. Butterfield N.J., Knoll A.H., Swett K. Paleobiology of the Neoproterozoic Svanbergfjellet Formation, Spitsbergen // Fossils and Strata. 1994. № 34. P. 1–84. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1994.tb01558.x>
6. Porter S.M. Tiny vampires in ancient seas: evidence for predation via perforation in fossils from the 780–740 million-year-old Chuar Group, Grand Canyon, USA // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2016. V. 283. P. 1–6. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0221>
7. Loron C.C., Rainbird R.H., Turner E.C. et al. Implications of selective predation on the macroevolution of eukaryotes: evidence from Arctic Canada // Emerging Topics in Life Sciences. 2018. V. 2. P. 247–255. <https://doi.org/10.1042/ETLS20170153>
8. Loron C.C., Rainbird R.H., Turner E.C. et al. Organic-walled microfossils from the late Mesoproterozoic to early Neoproterozoic lower Shaler Supergroup (Arctic Canada): Diversity and biostratigraphic significance // Precambrian Researches. 2019. V. 321. P. 349–374. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.12.024>
9. Beakes G.W., Thines M. Hyphochytriomycota and Oomycota // Handbook of the Protists. Cham: Springer Intern. Publ., 2017. P. 435–505.
10. Karling J.S. Zoospore Fungi of Oceania. II. Two saprophytic species of Aphanomyces // Mycology. 1968. V. 60. P. 271–284. <https://doi.org/10.1080/00275514.1968.12018568>
11. Sparrow F.K. Aquatic Phycomycetes, 2 ed. Ann Arbor: Univ. Michigan Press, 1960. P. i–xxv, 1–1187.
12. Abeliovich A., Dikbuck S. Factors Affecting Infection of Scenedesmus obliquus by a Chytridium sp. in Sewage Oxidation Ponds // Applied and Environmental Microbiology. 1977. V. 34. P. 832–836. <https://doi.org/10.1128/aem.34.6.832-836.1977>
13. Dick M.W. The Peronosporomycetes and other flagellate fungi // Pathogenic fungi in humans and animals, 2 ed. Basel: Marcel Dekker Inc., 2003. 17–68.
14. Goldstein S. Physiology of aquatic fungi. I. Nutrition of two monocentric chytrids // Journal of Bacteriology. 1960. V. 80 P. 701–707. <https://doi.org/10.1128/JB.80.5.701-707.1960>
15. Old K.M., Wong J.N.F. Perforation and lysis of fungal spores in natural soils // Soil Biology and Biochemistry. 1976. V. 8. P. 285–292. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(76\)90058-4](https://doi.org/10.1016/0038-0717(76)90058-4)

EVIDENCES OF THE OLDEST TROPHIC INTERACTIONS IN THE RIPHEAN BIOTA (LAKHANDA LAGERSTÄTTE, SOUTHEASTERN SIBERIA)

J. V. Shuvalova^{a,b,#}, K. E. Nagovitsin^{c,d}, and P. Yu. Parkhaev^a

^a Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

^b Swinburne University of Technology, Hawthorn, Australia

^c Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

^d Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russian Federation

[#]e-mail: pinmuse@gmail.com

Presented by academician of the RAS A.V. Lopatin

Evidences of perforation of organic-walled fossil eukaryotes by other organisms have been found in the Lakhanda Lagerstätte (1030–1000 Ma, southeastern Siberia). The type of perforation is most similar to the type described from the Akademikerbeen (750 Ma, Spitsbergen), Chuar (780–740 Ma, USA) and Shaler Supergroups (1150–900 Ma, Arctic Canada). The biogenic origin of the perforations has been substantiated. A hypothesis of the perforation of the fossils by zoospore fungi found in the same deposits is proposed. At the same time, the taxonomic variety of the eukaryotic “prey” taxa and the primitive morphology of such perforations does not allow us to qualify the perforators as distinct protists and does not point absolute certainty out to the specific predator among eukaryotes during the Riphean (Mesoproterozoic). Thus, the hypothesis of the explosive diversification of eukaryotes in the Late Proterozoic driven by selective predation cannot yet be confirmed paleontologically.

Keywords: Lakhanda Lagerstätte, Riphean, Proterozoics, perforation, predation