Вернадски и XXI век: геосфера, биосфера, ноосфера и симетрия. 2013. С., ИК "Св. Иван Рилски", 64-67 с.

Произход на диатомеите – догми и доказателства

Надя Г. Огнянова-Руменова

Геологически институт, Българска академия на науките, 1113 София

Резюме. Дискуссия о возросте диатомовых водорослей длится уже более ста лет. Одни исследователи считают их сравнительно молодыми организмами, появившимися в мезозое и получившими наибольшее развития в миоцене, другие относят эти водоросли к очень древним организмам, существовашим еще в палеозое.

Въведение

Догмата за произхода на диатомеите през кредния период дълго време беше приета от учени, изследващи тяхното възникване и еволюция (напр. Round, Crawford, 1981; Round 1981; Round et al., 1990). Тази идея е свързана с групата водорасли, съдържащи хлорофил "с" и всички техни близки форми (Cavalier-Smith, 1986). Хипотезата за кредния произход на диатомеите се основава на добре датирани и изследвани фосилни асоциации (Hanna, 1927; Стрельникова, 1972; Strelnikova, 1990; Harwood, Nikolaev, 1996) и е използвана при създаването на еволюционни модели. В тази връзка бе тълкувано и по-ранното възникване на групата на центричните диатомеи от тази – на пенатните форми. Напоследък се появиха разнообразни статии, свързани с произхода, еволюцията и филогенията на диатомеите. През неогена групата достига невероятно разнообразие, сравнимо само с това на инсектите (около 200000 вида). Диатомистите са изследвали едва 15% от съществуващото видово разнообразие, като има невероятни празнини в данните за диатомейната биология. В този смисъл диатомейното биоразнообразие е предизвикателство при създаване на филогенетичните реконструкции, основаващи се на молекулярни методи. Много малък брой морфологични данни са анализирани, а описания на фосилни форми изобщо не са използвани.

Материал и методи

Използвани са сондажни материали с морско-бракичен произход от района на североизточна България (С-45, с. Лозница), както и от северна Сърбия (С – В-13, Froška Gora). Лабораторната обработка е осъществена по унифициран метод (Огнянова-Руменова, 1992). След проведената лабораторна обработка част от материала е изследван със сканиращ електронен микроскоп JEOL JSM-5510 (Химически факултет, Софийски университет "Св. Климент Охридски") по метода на Hasle & Fryxell (1970). Микросондовите анализи са проведени с електронна микросонда JEOL Superprobe-733 по метода на EDS със стандарти в лабораторията по електронна микроскопия и рентгенов микроанализ на Геолаб, София.

Резултати и дискусия

Предпоставки за по-ранен произход на диатомеите

Силицият е един от широко разпространените елементи на Земята. Той заема второ място в литосферата и седмо – във Вселената.

● Съществуват периоди на много активна силициева акумулация в Земната история. По-голяма част от утаечните скали са силициеви – произходът им е свързан със силициеви организми (радиоларии, спонгии и диатомеи). Повечето силициеви седименти на мезо- и кайнозоя имат органичен произход.

● $CaCO_3$ и $MgCaCO_3$ са изграждащи вещества, използвани от организмите през палеозоя. Какво е било преди тях? Защо само три фосилни групи – радиоларии, спонгии и водорасли (диатомеи и силикофлагелати) преобразуват силиция и го използват като градивен материал, въпреки че силицият и неговите комбинации се установяват във всички живи организми. Без съмнение няма организъм, който да съществува без силиций.

● Химичните свойства на силиция са такива, че бихме могли да го разглеждаме като принципен елемент, свързан с произхода на живота на Земята. Той може да се включи в новоформираните протеинови структури.

● Вернадский (1954) разделя живите организми, въз основа на силициевото им съдържание на следните групи:

- Силициеви – над 10% Si;
- Богати на Si – 1-2% Si;
- Обикновени, обичайни – 0,1-0,001% Si.

Съдържанието на Si в организмите намалява във времето постоянно. Съотношението Si:C в земната кора (обвивка) е 276:1, в хумуса на почвата 15:1, в планктона 1:1, в папратовидните 1:100 (доминанти през карбона). Въглеродът подтиска Si в бозайниците и човека – 1:5000.

● Доминирането на силициевите организми преди на Земята се потвърждава също и от данните за ниска концентрация на Ca^{2+} в първичния океан. Количеството на

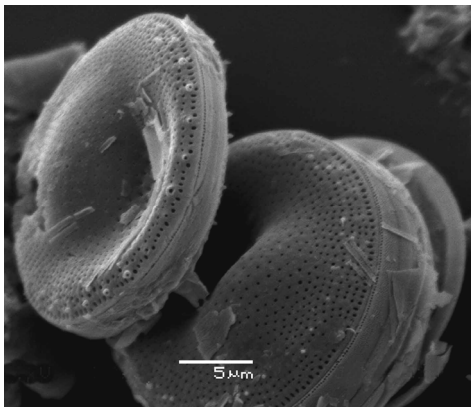
Ca^{2+} нараства в хидросферата по време на биогеохимичната история на Земята. Появата на биологичните системи, използващи Si променя концентрацията на SiO_2 в световния океан. Концентрацията на SiO_2 не се е променяла в продължение на милиони години преди това.

● Si е основен елемент на древните организми (протоорганизми). Той се замества от по-лесно асимилирания и реагиращ Ca^{2+}. Или калцият се явява биогеохимичният антипод на Si. Като резултат силициевите организми съдържат по-малко Ca, а Ca предоминира Si при висшите растения и животни.

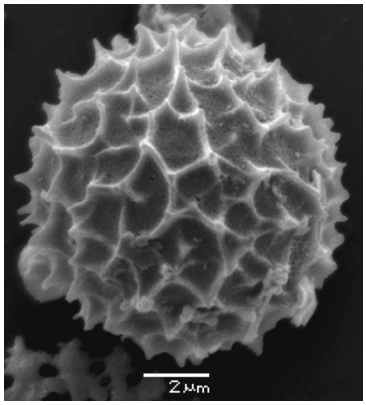
● Древните силициеви организми спират развитието си на нисък еволюционен етап, не по-висок от Coelenterata.

● Съществуват организми, които не променят морфологията и химичната си структура във времето, т.нар. "задържащи се" организми (Вернадский, 1954). Именно силициевите организми са подобна група. Кремъчните водорасли са "задържаща се група" високо специализирани водорасли, едноклетъчни, диплоидни, имат само кокоиден морфологичен тип на вегетативната клетка. Еволюцията на кремъчните водорасли е свързана единствено с промени в структурата на черупката (Strelnikova, 2000).

Изследван е химическият състав на няколко типа силициеви организми, установени в неогенски седименти с морски генезис: диатомеи, силикофлагелати и спонгии (фиг. 1-4).

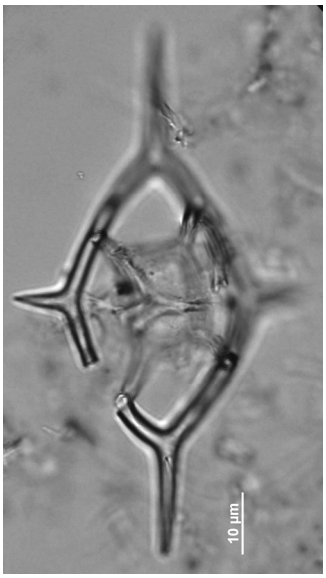


Фиг. 1. Сканираща електронна микроскопия на скалообразуващи диатомеи (*Coscinodiscus lineatus* Ehrenberg)



Фиг. 2. Силициеви организми, установени в неогенски седименти с морски произход – циста на хризофитови водорасли (сканиращ електронен микроскоп)

Фиг. 3. Силициеви организми, установени в неогенски седименти с морски произход: диатомеи, силикофлагелат и циста на хризофитови водорасли (светлинен микроскоп)



Фиг. 4. Силициеви организми, установени в неогенски седименти с морски произход: силикофлагелат (светлинен микроскоп)

В анализите не са включени само радиоларии, тъй като изследваните седименти са образувани при ниски стойности на солеността на водата и те не са установени при проведените биостратиграфски и палеоекологични изследвания (Ognjanova-Rumenova, 1997). Съставът на изследваните обекти е характеризиран с 10 микросондови анализи (Таблици 1-3).

По своя химизъм трите типа изследвани организми, притежаващи силициева структура са твърде близки. От сравняването на посочените представителни съставки все пак проличават следните по ясни различия. В състава на силикофлагелатите съдържанието на Ca е най-висок (3.23), докато в спонгиите е 0.01, Na – варира също от 7.55 (при силикофлагелатите) спрямо 3.93 (при диатомеите) и 0.24 (при спонгиите). Вариациите по отношение на SiO_2 са в пределите на 68.83% (при диатомеите) и 87.7% (при спонгиите), а H_2O е с най високи стойности при диатомеите – 20.25%.

Таблица 1. *Представителни микросондови анализи на стената на диатомеи*

Елемент	Тегловен %	Нормализи-ран атомен %	Оксиди	Оксиди (тегл.%)
H	2,27	30,79	H_2O	20,25
O	58	49,65	-	-
Na	3,93	2,34	Na_2O	5,3
Mg	0,86	0,48	MgO	1,42
Al	0,71	0,36	Al_2O_3	1,34
Si	32,18	15,69	SiO_2	68,83
K	0,31	0,11	K_2O	0.37
Ca	1,6	0,55	CaO	2,24
Ti	0,14	0,04	TiO_2	0,24
Cr	0	0	Cr_2O_3	0
Mn	0	0	MnO	0
Fe	0	0	FeO	0

Таблица 2. *Представителни микросондови анализи на скелет на силикофлагелати*

Елемент	Тегловен %	Нормализи -ран атомен %	Оксиди	Оксиди (тегл.%)
H	0,67	11,86	H_2O	5,97
O	50,56	56,53	-	-
Na	7,55	5,88	Na_2O	10,1
Mg	2,21	1,63	MgO	3,67
Al	1,12	0,75	Al_2O_3	2,13
Si	33,95	21,62	SiO_2	72,62
K	0,46	0,21	K_2O	0.55
Ca	3,23	1,44	CaO	4,51
Ti	0,09	0,03	TiO_2	0,15
Cr	0,03	0,01	Cr_2O_3	0,04
Mn	0,01	0	MnO	0,01
Fe	0,13	0,04	FeO	0,16

Таблица 3. *Представителни микросондови анализи на стената на спонгии*

Елемент	Тегловен %	Нормализи -ран атомен %	Оксиди	Оксиди (тегл.%)
H	1,22	19,3	H_2O	10,88
O	56,9	56,87	-	-
Na	0,24	0,17	Na_2O	0,33
Mg	0	0	MgO	0
Al	0,43	0,25	Al_2O_3	0,8
Si	41	23,34	SiO_2	87,7
K	0,03	0,01	K_2O	0,04
Ca	0,01	0	CaO	0,02
Ti	0,04	0,01	TiO_2	0,06
Cr	0	0	Cr_2O_3	0
Mn	0,13	0,04	MnO	0,17
Fe	0	0	FeO	0

Еволюция и филогения на диатомеите

Въпреки многобройните изследвания и възникналите в тази връзка хипотези, анцесторът на кремъчните водорасли е неизвестен. Сходството им с хризофитовите "sensu lato" се дискутира от Round (1981) и включването на диатомеите в едничен "heterokont" таксон не се потвърждава. Приемането на "heterokont"-на линия на еволюция води до идеята за общ анцестор на целия кластер на "кафявопигментираните" форми, която е свързана и със съвременните биохимични данни. Детайлно проучване на Cavalier-Smith (1986) е свързано с предложено царство Chromista, в което кремъчните водорасли се отделят в клас Diatomophyceae, тясно свързан с клас Synurea, който се разграничава от Chrysophyceae и съдържа родовете Synura, Mallomonas и Mallomonopsis. Cavalier-Smith (1986) предполага, че дивергенцията на двата класа е настъпила преди загубата на хлорофил "с" при клас Synurea. Наблюдават се обаче и сходства с други хризофитови групи, например Parmales (Mann, Marchant, 1989).

Вероятно диатомеите произлизат от сферични еднакви люспести монади (Round, 1981; Round, Crawford, 1981, 1984) с един преден флагелум (Cavalier-Smith, 1986). Това предположение съвпада и с теорията за отделянето на общ анцестор на ранните монадни Synurea. Другата хипотеза за произхода на диатомеите е от подобна на циста форма, сходна със съществуващите Parmales, хризофитови водорасли. Наличието на люспи върху клетъчната стена на диатомейната зигота доказва съществуването на люспест анцестор на определено филогенетично ниво. Трудно е да се намерят фосилни доказателства и да се докаже наличието на флагелум. Тези доказателства са косвени, но бъдещи детайлни електронно микроскопски изследвания върху подвижни мъжки гамети на диатомеи са неотложни. Наличието на люспеста гамета може да бъде ново доказателство за по-ранния им произход.

Сегашната филогения се основава на молекулярни изследвания, свързани с рибозомна РНК и поставящи диатомеите във водорасловата линия на пигментирания хетероконт и специфично свързана с групи водорасли с редуциран флагелатен апарат, при който липсват двете централни микротубули (Saunders et al., 1995).

Въпреки, че първите реално доказани фосили на центрични форми са от ранна юра (~185 Ma; Rothpletz, 1896), предполага се, че те имат по-ранен произход от тяхната фосилна индикация (Round et al., 1990). Вероятно по-ранните форми са разрушени или разтворени. След данните за ранна юра няма определени фосилни находки до ранна креда, когато са развити разнообразни центрични кремъчни водорасли. Те са установени в много находища и се счита, че са образувани в плитки морски заливи (115-110 Ma; Forti, Schulz, 1932; Стрельникова, Мартиросян 1981; Gersonde, Harwood, 1990; Harwood, Gersonde, 1990). Лошо запазени фосилни материали има в периода ранна креда (110 Ma) и късна креда (87-65 Ma). След което диатомоносни седименти са установени в много находища и този процес продължава до настоящи дни. Въпреки, че долно кредните диатомеи са изчезнали до края на кредния период (Harwood, 1988; Strelnikova, 1990), някои таксони преживяват този етап и са ясно свързани с изчезналите видове. За този период се съобщават и първите пенатни, безшевни (Moshkovitz et al., 1993).

Първите шевни форми на пенатните се появяват около 50 Ma (Strelnikova, 1990). Днес те образуват най-разнообразната група сред диатомеите (Round et al., 1990).

Молекулярните изследвания, използващи рибозомна РНК на 30 диатомеи (Medlin et al., 1996) възстановяват основната дивергенция в групата, която е в несъгласие с настоящата систематика. Нито една особеност, разграничаваща диатомейните класове (центрични, безшевни пенатни и шевни пинатни) не може да се сравни с двете клади, използвани в РНК-кладограмата. Вместо това, двете клади в кладограмата са сравними с морфологичните особености, съществуващи в известните ни долно кредни таксони и с подредбата на органелите в изчезналите видове. Беше показано, че центричните и бизшевните пенатни са парафилетични. По-късна публикация на Medlin et al. (1997) въвежда хипотезата за произход на диатомеите в края на перма, когато масовото измиране на организмите и промените, настъпили във водните обитания отварят нови пространства за хетероконтните водорасли, в тази връзка и за диатомеите.

Strelnikova (2000) счита, че диатомеите като силициеви организми възникват през първите етапи от еволюцията на еукариотите. Като доказателство за това твърдение тя представя тяхната устойчивост, подобна на синьозелените водорасли, при развитие в горещи термални води. Синьозелените водорасли са установени във води с температура, достигаща 78°C, а диатомеите – 56°C, въпреки че протеините се променят при температури над 60°C. По-високо съдържание на силиций е установено и в съвременни тропически растения, както и в бактериите – изолирани от термални води. Древните кафяви водорасли – Vendotaenidae, установени в горно прекамбрийските скали, също не трябва да бъдат пренебрегвани. Те напълно се различават обаче от рецентните кафяви водорасли, които са твърде млади като произход. Животът на Земята възниква и е свързан с присъствието на силиций в древната среда. Въглеродът се включва вторично в химическите структури на протоорганизмите и постепенно измества силиция. Източник на въглерода е калциевият карбонат, който е използван като структурен елемент в организмите, развиващи се на границата прекамбрий/камбрий. Вероятно диатомеите са възникнали още в първите етапи от еволюцията на еукариотните организми.

За съжаление изследванията в тази област са твърде хаотични, липсват достатъчно доказателства от добре запазени фосилни форми. Появиха се и публикации с твърде съмнителни описания на диатомейни таксони от долно камбрийски седименти в Южен Казахстан (Гапеев, 1992; 1995)

Литература

Вернадский, В. И. 1954. *Избраные сочинения. I.* М., Изд. АН СССР, 696 с.

Гапеев, А. 1992. Проблематики из раннекембрийских отложений Малого Каратау. – *Палеонтологический журнал*, 1, 101-103.

Гапеев, А. 1995. Кембрийские формы диатомовых водорослей в отложениях Малого Каратау? – *Литология и полезные ископаемые*, 3, 236-251.

Огнянова-Руменова, Н. 1992. *Кремъчни водорасли в неогенски седименти от Софийската котловина и тяхното стратиграфско значение.* Автореферат на докторска дисертация, С., 32 с.

Стрельникова, Н. И. 1972. *Диатомовые позднего мела*. Л., Наука, 200 с.

Стрельникова, Н. И., Г. Н. Мартиросян. 1981. Нижнемеловые диатомовые водоросли Ставрополья. – *Вестн. Ленингр. унив.,* 3, 52-57.

Cavalier-Smith, T.1986. The Kingdom Chromista: Origin and systematic. – *Progress in Phycological Research*, 4, 309-347.

Forti, A., P. Schulz. 1932. Erste Mitteilung über Diatomeen aus dem Hannoverschen Gault. – *Beih. Bot. Zbl., 50*, 241-246.

Gersonde, R., D. M. Harwood. 1990. Lower Cretaceous diatoms from ODP Leg 113 site 693 (Weddell Sea). Part 1: vegetative cells. – *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 113*, Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 365-402.

Hanna, G. D. 1927. Cretaceous diatoms from California. – *Occas. Pap. Calif. Acad. Sci*., *13*, 48 p.

Harwood, D. M. 1988. Upper Cretaceous and Lower Palaeocene diatom and silicoflagellate biostratigraphy of Seymor Island, eastern Antarctic Peninsula. – *Geol. Soc. Am. Mem., 169*, 55-129.

Harwood, D. M., V. Nikolaev. 1996. Cretaceous diatoms: morphology, taxonomy, biostratigraphy. – *Short Courses in Palaeontology, 8*, 81-106.

Harwood, D. M., R. Gersonde. 1990 Lower Cretaceous diatoms from ODP Leg 113 site 693 (Weddell Sea). Part 2: resting spores. – *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 113*, Ocean Drilling Program, College Station, Texas, 365-402.

Hasle, G., G. Fryxell. 1970. Diatoms: Cleaning and mounting for light and electron microscopy. – *Transact. Amer. Microsc. Soc., 89*, 4, 469-474.

Mann, D., H. J. Marchant 1989. *The origin of the diatom and its life cycle. The chromophyte algae: problems and perspectives*. Oxford, Clarendon Press, 307-323.

Medlin, L., W. Kooistra, R. Gersonde, U. Wellbrock. 1996. Evolution of the diatoms (Bacillariophyta): Molecular evidence for the origin of the Thalassiosirales. – *Nova Hedwigia, Beiheft 112*, 221-234.

Medlin, L., W. Kooistra, R. Gersonde, P. Sims, U. Wellbrock. 1997. Mini-review: Medlin et al., 1996Is the origin of the diatoms related to the end-Permian mass extinction. – *Nova Hedwigia, 65*, 1-11.

Moshkovitz, S., A. Ehrlich, D. Soundry. 1993. Siliceous microfossils of the Upper Cretaceous Mishash Formation, Central Negev, Israel. – *Cretaceous Research*, 4, 73-194.

Ognjanova-Rumenova, N. 1997. Middle Sarmatian diatom assemblages from the diatomite deposits, v. Loznica, North-East Bulgaria. – *Special Publication of Geoinstitute, 21; Proceedings of Field Meeting held in Yugoslavia in 1995 and 1996, Project IGCP 329*, 37-42.

Rothpletz, A. 1896. Über die Flysch-Fucoiden und einige andere fossile Algen, sowie über liasische, Diatomeen führende Hornschwämme. – *Zeitschr. Deutsche Geol. Ges., 48*, 854-914.

Round, F. E. 1981. Some aspects of the origin of diatoms and their subsequent evolution. – *Biosystems, 14*, 483-486.

Round, F. E., R. Crawford. 1981. The lines of evolution of the Bacillariophyta. I. Origin. – *Proceedings Royal Soc. London, Ser. B, 211*, 237-260.

Round, F. E., R. Crawford. 1984. The lines of evolution of the Bacillariophyta. II. The centric series. – *Proceedings Royal Soc. London, Ser. B, 221*, 169-188.

Round, F., R. Crawford, D. Mann. 1990. *The Diatoms. Biology & Morphology of Genera*. Cambridge. Cambridge Univ. Press.

Saunders, G., D. Potter, M. Paskind, R. Andersen. 1995. Cladistic analyses of combined traditional and molecular data sets reveal an algal lineage. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 92*, 244-248.

Strelnikova, N. I. 1990. Evolution of diatoms during the Cretaceous and Paleogene periods. – *Proceedings of Tenth International Diatom Symposium, Joensuu, Finland, 1988*, Koenigstein, Koeltz Scientific Books, 195-205.

Strelnikova, N. I. 2000. Silicium as the basis of existence of the diatoms – one of the oldest group of algae. – In: *The Origin and Early Evolution of Diatoms: Fossil, Molecular and Biostratigraphical Approaches*. Krakow, 7-13.