

ПАЛЕОВИРУСЫ

В палеонтологической литературе отсутствуют сведения о достоверных находках микрофоссилий древних вирусов, несмотря на то, что в современных экосистемах вирусы самая многочисленная биологическая форма и спутники всей клеточной жизни. По общепринятому мнению, древние вирусы, как и современные, имели чрезвычайно маленькие размеры, из-за чего их идентификация в горных породах невозможна. Вместе с тем, в последние десятилетия обнаружены нескольких видов гигантских вирусных структур – паразитов амеб, превосходящие традиционные вирусы по линейным размерам в тысячу раз и более, а по объему в один миллиард раз (Ghigo, et. al. 2008; Arslan, 2011; Jônatas Abrahão et al., 2018; Львов и др. 2018). Геномы гигантских вирусов включают как ДНК, так и РНК и от одного до полутора миллиона пар оснований, тогда как большинство вирусов содержат либо молекулы ДНК, либо РНК, и от трёх до ста генов. Также появились сведения об экспериментальной фоссилизации вирусов кремнеземом, проникающим в различные вирусные структуры – белки и оболочки (James, et al. 2010), что предполагает возможность присутствия окаменевших вирусных структур в горных породах.

Весьма вероятно, что при микропалеонтологических исследованиях микрофоссилии древних вирусов были отнесены к ископаемым остаткам одноклеточных организмов неясного происхождения – акритархам. Анализ предыдущих данных показал, что некоторые микрофоссилии, относимые к акритархам докембрия и раннего палеозоя по морфологии подобны современным гигантским вирусам, представителям семейств *Mimiviridae*, *Reoviridae* и рода *Pandoravirus*. Однако для определения вирусной природы микрофоссилий внешнего морфологического сходства с некоторыми современными вирусами недостаточно. Не хватает информации о деталях их внутреннего строения и взаимоотношениях с другими микроорганизмами. Лучше всего детали внутреннего строения планктонных микроорганизмов сохраняются в процессах окремнения и ожелезнения, в условиях подводного вулканизма (Беляев, 2017, 2018; Belyaev, 2018).

В метаосадочных кремнистых породах (микрокварцитах) среди базальтов и риолитов Хогландской свиты с возрастом 1640 миллионов лет (на острове Гогланд в Финском заливе) впервые найдены зональные шестиугольные образования по внешней и внутренней морфологии подобные нуклеокапсидам современных гигантских вирусов представителей семейства *Mimiviridae* (Беляев, 2018; Belyaev, 2018). Вирусоподобные образования находятся в тесной ассоциации с амебообразными структурами и многочисленными микроостатками, морфологически близкими к микрофоссилиям спиральных и коккоидных цианобактерий, и эукариотам – диатомовым водорослям, фораминиферам, флагеллатам, а также многоклеточных микроорганизмов. Предполагается, что эти структуры представляют собой микрофоссилии окремненных и ожелезненных сообществ планктонных микроорганизмов, и с их присутствием связано обогащение кремнистых пород лёгким изотопом углерода: $\delta^{13}C = -27.1 - -29.5\%$ (Беляев, 2018; Belyaev, 2018).

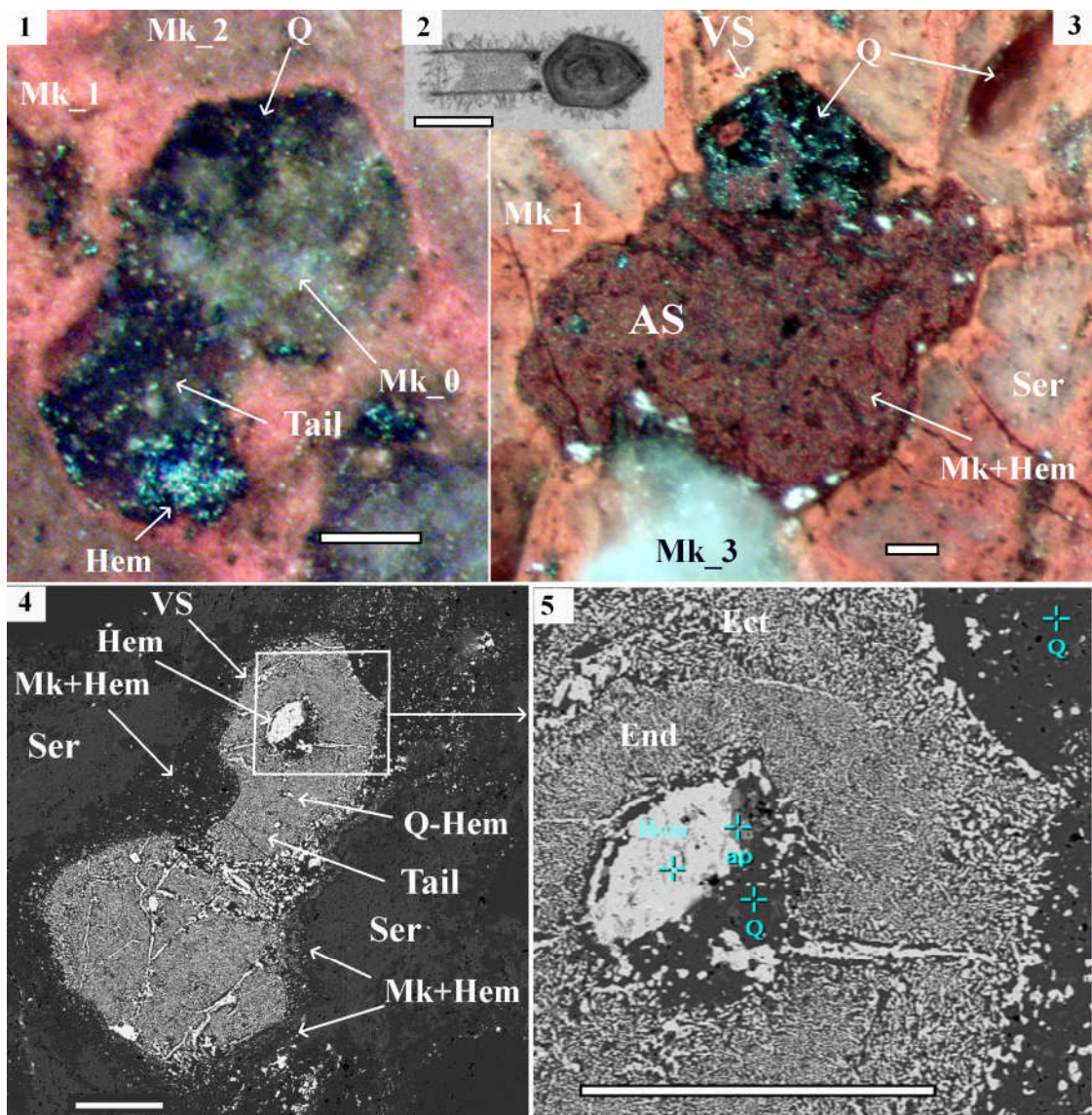
Древние вирусоподобные структуры (предварительное название ***Dinoviridae incertae sedis***) распространены в микрокварцитах базальтов и в цементе брекчий в риолитах. Обнаружены несколько разновидностей шестигранных или пятигранных структур, различающихся размерами, морфологией, внутренней структурой и минеральным составом псевдоморфоз. По внешней морфологии они подобны икосаэдрическим капсидам гигантских вирусов семейства *Mimiviridae*, однако по линейным размерам превосходят их в тысячу раз. Микрофоссилии вирусов представляют собой псевдоморфозы окремненных и ожелезненных структур, сложенных микрокварцитом (Mk_0) и гематитом. Они «погружены» в серицитовый агрегат (метаморфизованный глинистый осадок), и окружены последовательно

образовавшимися микрокварцитами нескольких генераций: Mk_1, Mk_2, Mk_3 (Фототабл.). У некоторых разновидностей вирусоподобных структур видны образования, подобные хвостам (Tail) (Фиг. 1, 4), с помощью которых они, как и тупанвирусы (Фиг. 2) или бактериофаги, проникали в клетки. Часто фрагменты вирусных структур контактируют с амeboобразными структурами, как бы «внедряясь» в них (Фиг. 3, 4).

Вместе с тем, вирусоподобные структуры, по морфологии подобные некоторым видам из семейства Mimiviridae, имеют черты характерные для эукариот: ядра, вакуоли и признаки клеточного деления (Фиг. 4;5). Так, одна из структур с условным названием *Dinovirus hoglandi* (**D.h.**) имеет в сечении шестигранную головку и образование подобное хвосту (Tail). Структура сложена кварц-гематитовым агрегатом, заместившим эндоплазму (End) и эктоплазму (Ect) клетки-вируса. В центральной части «головки» округлое образование, подобное ядру, сложено гематитом и кварцем, между которыми находится зерно апатита (Ap) (Фиг. 5). Сохранение объема и некоторых деталей внутреннего строения вирусоподобных клеток впервые дает возможность приблизительно оценить массу содержащихся в них нуклеотидов. В цитоплазме всех современных клеток присутствуют молекулы нуклеозидфосфатов (АТФ). Их количество в среднем составляет 0,04% от сырой массы современных клеток (Lauha; et al., 2008). Зная объем икосаэдра структуры **D.h.** можно приблизительно оценить количество свободных нуклеотидов АТФ в цитоплазме клетки-вируса. Объем икосаэдра составляет приблизительно 16 миллионов мкм³ (исключая объем «ядра» 1 млн мкм³). Плотность цитоплазмы клеток немногим более плотности воды (1 г/см³), а 1 мкм³ воды имеет массу 1 пг (пикограмм, 1 пг = 10⁻¹² г). Следовательно, масса структуры *Dinovirus hoglandi* равна 16 миллионам пг, и в цитоплазме клетки-вируса могло содержаться – 6400 пг АТФ. Кроме того, в ядре **D.h.** присутствует зерно апатита (Ap) размером 30 x 30 x 6 мкм, объемом 5400 мкм³ и массой 17280 пг (при плотности апатита 3.2 г/см³), с содержанием фосфора 3200 пг. В геномах современных эукариотов нуклеиновые кислоты содержат около 10% фосфора. Таким образом, если апатит кристаллизовался из остатков фосфорной кислоты распавшегося генома (ДНК и РНК), то масса последнего могла составить 32000 пг. Масса нуклеотидов в 1 пг соответствует, приблизительно, 1 Gb – миллиарду пар оснований, следовательно, геном клетки вируса мог содержать 32000 миллиардов пар оснований. Для сравнения геном тупанвируса, самый большой среди вирусов гигантов, составляет 1.44–1.51 Mb (1 Mb – миллион пар оснований; Jônatas Abrahão et al., 2018), т.е. имеет массу генома 0.0015 пг. Однако икосаэдрический капсид тупанвируса по объему меньше капсида *Dinovirus hoglandi* в один миллиард раз. Первооткрыватели тупанвирусов допускают, что, скорее всего, предки гигантских вирусов были клетками и в процессе перехода к паразитическому образу жизни часть генов потеряли (Arslan et al., 2011).

Огромные геномы Dinoviridae, очевидно, могли сдержать лишь небольшое число кодирующих генов (сотые доли процента) и значительное количество некодирующих участков, различных повторов и копий. Функция некодирующих последовательностей огромного генома диновирусов, вероятнее всего, имела защитный характер и заключалась в уменьшении воздействия мутагенных факторов окружающей среды. Одним из таких факторов являлась высокая радиоактивность окружающей среды (в десять и более раз выше, по сравнению с современной), вызванная высокими концентрациями радиоактивного изотопа ⁴⁰K в морской воде во время подводных извержений (Беляев, 2018; Belyaev, 2018).

Таким образом, полученные результаты позволяют предполагать, что древние Dinoviridae incertae sedis являлись крупными эукариотическими клетками-паразитами, которые нападали на сопоставимые с ними по размерам микроорганизмы амeб и вирусов с целью «высасывания» АТФ. Возможно, супергигантские вирусоподобные структуры были представителями вымершего семейства одноклеточных факультативных паразитов, либо являлись предками гигантских вирусов семейства Mimiviridae.



Фототаблица. Микрофоссилии вирусоподобных структур (VS) в микрокварцитах (Mk), и серицитовом агрегате (Ser) из брекчий в риолитах. Масштабная линейка 0.2 мм. **Фиг. 1.** Шестигранная клеткоподобная структура с «хвостом», сложенная микрокварцитом (Mk₀), гематитом (Hem) и кварцем в микрокварцитах и серицитовом агрегате (Ser). Аншлиф. **Фиг. 2.** Тупанвирус. (Jônatas Abrahão et al., 2018). Масштабная линейка 500 nm. **Фиг. 3.** VS в «контакте» с амебообразной структурой (AS). Аншлиф. **Фиг. 4.** VS с «хвостом», в контакте с шестигранной структурой. Обе структуры сложены кварц-гематитовым агрегатом (Q-Hem) с симплектитовой структурой, находятся в серицитовом агрегате (Ser) и окружены микрокварцитом с вкрапленниками гематита (Mk+Hem) (темно-серое). Микрофото ППШ, на растровом электронном микроскопе JSM-6510LA в обратноотраженных электронах. **Фиг. 5.** Деталь внутреннего строения VS Фиг. 4. Округлое образование, подобное ядру, окружено кварц-гематитовым агрегатом, заместившим эндоплазму (End) и эктоплазму (Ect). Ядро сложено гематитом и кварцем, между ними зерно апатита (Ap).