

УДК 563.14:577.118

## **БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ**

© 2014 М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*  
*afanasieva@paleo.ru, amon@paleo.ru*

Анализируются вопросы биоминерализации скелетов радиолярий. Процесс формирования любого скелета контролируется посредством заранее образованной органической матрицы, являющейся «слепок» будущей раковины и обеспечивающей ее развитие как единого образования за счет взаимодействия органического и минерального компонентов скелета. Теоретическое и экспериментальное исследование органической и минеральной составляющих скелетов современных и ископаемых радиолярий и фораминифер позволило построить гипотетическую модель биоминерализации, которая начинается с появления в органической матрице будущего скелета первичных кристаллических единиц, группирующихся во все более крупные, иерархически соподчиненные, элементы скелета E, D, C, B, A, каждый из которых окружен органическими ламеллами. Предложена последовательная схема взаимодействия минерального и биогенного факторов, проявляющихся на пяти структурных уровнях: молекулярном, нано-, ультра-, микро- и макроуровнях.

*Ключевые слова:* Radiolaria, Foraminifera, биоминерализация, органическая матрица, единицы ультраструктуры A, B, C, D, E, структурные уровни.

Матрицируемая биоминерализация появилась впервые у древних прокариот еще в криптозое. Ее широкое распространение, выразившееся в образовании скелетов одноклеточных и многоклеточных организмов (эукариот), явилось в конце докембрия кульминационным моментом в развитии органического мира (Соколов, 1976; Розанов, 1989). В атдабанском веке раннего кембрия появляются первые радиолярии с кремневым скелетом.

Радиолярии очень малы. Размеры их живой клетки изменяются от нескольких десятков микрон до 1–3 мм, составляя, как правило, 100–800 мкм. Внутри цитоплазматического тела радиолярий находится минеральный скелет.

Живые организмы и минералы являются наиболее сложными и структурно-совершенными иерархическими системами материального мира. При этом первые представлены относительно независимыми живыми формами, морфология и функционирование которых определяются, в большей степени, внутренними факторами, чем внешними. Поэтому в сложной системе геологических и палеонтологических исследований изучение биоминеральных взаимодействий имеет фундаментальное значение. Одним из наиболее актуальных направлений биоминералогических исследований является изучение биогенного минералообразования в живых и вымерших организмах (Юшкин, 1996).

### ПОЯВЛЕНИЕ КРЕМНЕВОГО СКЕЛЕТА

Химический анализ опаловых скелетов радиолярий из подтипа Polycystina показал наличие 98 % аморфного  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$  (Hurd, Takahashi, 1981; Петрушевская, 1981; Takahashi, Nonjo, 1981) с незначительной примесью от 1 до 4 % Mg, Ca, Al, Na (Anderson, 1983)<sup>1</sup>. Спектральный анализ скелетов Phaeodaria выявил преобладание  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ , затем Al и до 1 % Mg, Ca и Cu (Решетняк, 1966; Takahashi, Anderson, 2002).

Скелеты ближайших родственников радиолярий из типа Acantharia построены из целестина ( $\text{SrSO}_4$ ). При этом очень примечателен факт, что у всех представителей типа Radiolaria скелет закладывается **вне** центральной капсулы, окружая ее, и, наоборот, у Acantharia первые зачатки скелета в виде группы сходящихся к центру коротких иголочек появляются **внутри** центральной капсулы.

Между тем Й.П. Мюллер (Müller, 1858) еще в 1858 г. описал у колониальных радиолярий из подтипа Collodaria (род *Collosphaera*) наличие в центральной капсуле кремневого скелета большого количества кристаллов продолговатой формы размером до 50 мкм. При зарождении кристаллов (рис. 1) сначала возникают удлиненные прилегающие к ядру гранулы (Hertwig, 1876, 1879; Brandt, 1881). Первичные гранулы медленно вырастают в мелкие кристаллы, которые затем переходят в гаметы (рис. 1,а). Крупные кристаллы после выхода гамет остаются внутри центральной капсулы и кремневого скелета (рис. 1,б-з). Эти кристаллы обнаруживали большое сходство с кристаллами целестина, что подтверждалось как значениями межплоскостных углов ( $103\text{--}105^\circ$  у биокристаллов и  $104^\circ 50'$  у целестина), так и химическими реакциями.

---

<sup>1</sup> В этой связи вызывает недоумение утверждение P. De Wever с соавторами о том, что “The skeleton of polycystine radiolarians is made of pure silica ( $\text{SiO}_2, n\text{H}_2\text{O}$ )” (De Wever et al., 2001, p. 10).

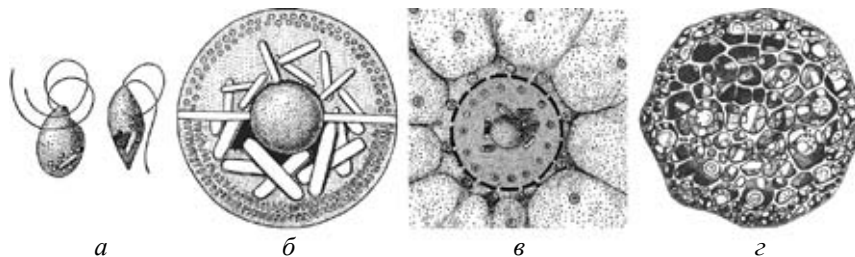


Рис. 1. Кристаллы целестина ( $\text{SrSO}_4$ ) в клетке Collodaria: а – гаметы (Brandt, 1885); б, в – центральная капсула (Стрелков, Решетняк, 1971); з – скелет *Collosphaera huxleyi* (Müller) (Догель, 1950).

Э. Геккель (Haeckel, 1862) тоже обратил внимание на кристаллы в количестве от 5 до 30 внутри центральной капсулы *Collosphaera*. По его мнению, форма их была удивительно похожа на кристаллы сернокислого стронция ( $\text{SrSO}_4$ ) с характерными межплоскостными углами  $103\text{--}105^\circ$ .

В.А. Догель (1950) придавал большое значение кристаллам целестина в филогении Radiolaria. Наличие у колониальных радиолярий в центральной капсуле крупных кристаллов целестина (рис. 1, б-з) рассматривалось Догелем как важное доказательство примитивности колониальных форм, от предков которых произошли все остальные таксоны Radiolaria.

Но этим фактам долгое время не придавали значения, пока Догель (1950) в 1950 г. не высказал впервые предположение о едином общем корне для всех представителей типов Radiolaria и Acantharia в виде форм, близких к коллодариям. Далее, по его мнению, происходила дифференцировка протистов по двум направлениям: «одни группы утратили способность синтезировать  $\text{SrSO}_4$  и стали чисто кремневыми, другие, то есть Acantharia, наоборот, утратили способность к синтезированию опала и стали в отношении образования скелета целестиновыми формами» (Догель, 1950, с. 563).

Анализ эволюции скелетов радиолярий и акантарий и дальнейшее развитие идей Догеля позволяют предложить несколько иную и крайне важную в филогенетическом отношении картину зарождения и эволюции кремневого скелета радиолярий (Афанасьева, Вишневская, 1992; Афанасьева, 2000; Афанасьева, Амон, 2006).

В истории эволюционного становления древние предки радиолярий и акантарий изначально стали образовывать свои раковины из целестина: возможно, сульфатные воды палеоморей были более благоприятны для синтеза  $\text{SrSO}_4$ . Запись об этих событиях сохранилась в генах у Acantharia и реализовалась в форме целестинового скелета, который они, видимо, смогли пронести через весь фанерозой. По мнению К.А. Микрюкова (2000), основой для образования скелетов древних протистов могли быть продукты метаболизма – кристаллы какой-либо из минеральных солей, ионами которой были богаты палеозойские моря. Подобные кристаллы отлагаются

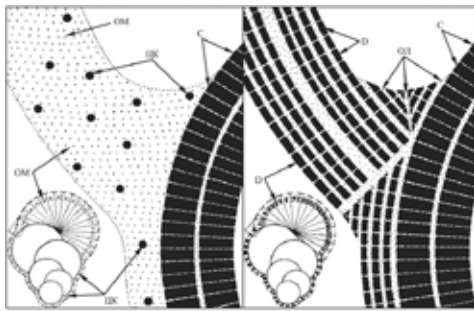
у многих современных морских простейших. Они могли бы отлагаться и у сидячего предка радиолярий. Возможно, этой солью был сернокислый стронций – целестин. Споры радиолярий и в настоящее время имеют большой кристалл сернокислого стронция (Hollande, Martoja, 1974), что увеличивает их сходство с *Acantharia*. Кристаллы целестина также обнаружены и в цитоплазме жгутиковых *Radiolaria* (Микрюков, 2000).

Далее развитие радиолярий, вероятно, пошло по пути отказа от сернокислого стронция ( $\text{SrSO}_4$ ) и начала синтеза опала ( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ) – твердого геля кремнекислоты. Следы этого столь необычного перехода к принципиально иной химической основе скелета (соль → гель кислоты) можно и сейчас наблюдать в раковинах радиолярий *Collodaria* (под *Collosphaera*). Они обладают способностью откладывать в своем скелете как опал, так и целестин. Причем у *Collosphaera* кристаллы целестинового типа формируются внутри центральной капсулы (рис. 1, б, в), т. е. там, где у *Acantharia* образуется пучок из скелетных игл. Возможно, *Radiolaria* утратили способность синтезировать  $\text{SrSO}_4$  и стали чисто опаловыми.

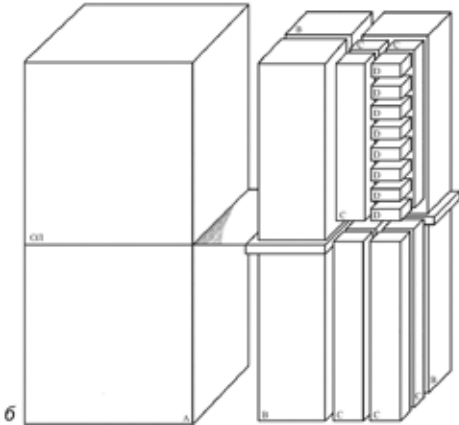
Общим гипотетическим предком всех радиолярий могли быть организмы с целестиновым скелетом, напоминающим скелет акантарий. Присутствие кристаллов целестина в клетках отдельных представителей радиолярий подтипа *Collodaria* свидетельствует в пользу предположения о первичности целестинового скелета у древних представителей *Radiolaria* и его последующей замене опаловым (Микрюков, 2000).

## БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ

Основные закономерности матрицируемой биоминерализации заключаются в том, что процесс формирования любого скелета контролируется посредством заранее образованной органической матрицы, являющейся «слепком» будущей раковины и обеспечивающей ее развитие как единого твердого образования за счет взаимодействия органического и минерального компонентов скелета. Хотя, конечно, не следует забывать, что у разных организмов существуют частные различия как в составе органических матриц, так и в процессах их минерализации. Кроме того, в настоящее время является общепризнанным положение о существовании иерархически соподчиненных структурных единиц в скелетах всех представителей органического мира, включая позвоночных животных (Барсков, 1975, 1982, 1984; Lowenstam, 1981; Голубев, 1981, 1987; Афанасьева, 1982, 1990, 2000; Лоуэнстам, 1984; Мутвей, 1984; Afanasieva, 1990, 2006; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Голубев, Голубев, 2009). Например, минерализация известковых скелетов *Coccolithophorales*, *Foraminifera*, *Radiolaria*, *Spongia* и *Mollusca* начинается с появления в органической матрице будущей раковины мелких первичных кристаллитов, группирующихся во все более крупные кристаллические единицы.



a



б

Рис. 2. Гипотетическая модель биоминерализации раковин фораминифер (Афанасьева, 1982): *a* – начальные стадии формирования стенки раковины; *б* – схема иерархического соподчинения кристаллических единиц А, В, С, D в стенке раковин; OM – органическая матрица; ОЛ – органические ламеллы; ЦК – центры кристаллизации.

Минерализация известковых раковин Foraminifera начинается с появления в органической матрице будущей раковины отдельных центров кристаллизации – мелких первичных кристаллитов, наблюдаемых в скрещенных николях оптического микроскопа в виде ярких точек (рис. 2, *a*) (Bellemo, 1974; Angell, 1979). Постепенно первичные кристаллиты группируются во все более крупные кристаллические единицы **D**, **C**, **B**, **A** (рис. 2; табл. I, фиг. 1–9) (Афанасьева, 1982; Afanasieva, 2006; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Наименьшие из них ромбические единицы **D** группируются вместе, образуя колонку кристаллической единицы **C**. Из единиц **C** формируются кристаллические единицы **B**, объединяющиеся, в свою очередь, в единицы **A**. Единицы **A** и **B** выделяются в пределах предложенного ранее единого элемента ультраструктуры стенки «кристаллическая единица» (Hansen, 1970; Bellemo, 1974).

Интересное иерархическое соподчинение структурных блоков показано на примере шестилучевых стеклянных губок *Euplectella* sp. (рис. 3, *a–d*). В скелете губок различается до семи уровней структурной иерархии от нанометрового диапазона до макроскопических масштабов. Консолидированные нано-сферы опала (рис. 3, *a*) расположены в четко выявленных травлением концентрических слоях (рис. 3, *a, б*), которые объединены органической матрицей в слоистые спикулы (рис. 3, *в, г*). Последующая сборка этих спикул в пучки скелета осуществляется на основе кремневого цемента и приводит к образованию макроскопической решетки (рис. 3, *д*). Далее пучки собираются в иерархически более сложные конструкции макроскелета целого организма губки (Aizenberg et al., 2005).

Данные о формировании скелета современных губок блестяще подтвердили наше предположение о центростремительном нарастании спикул

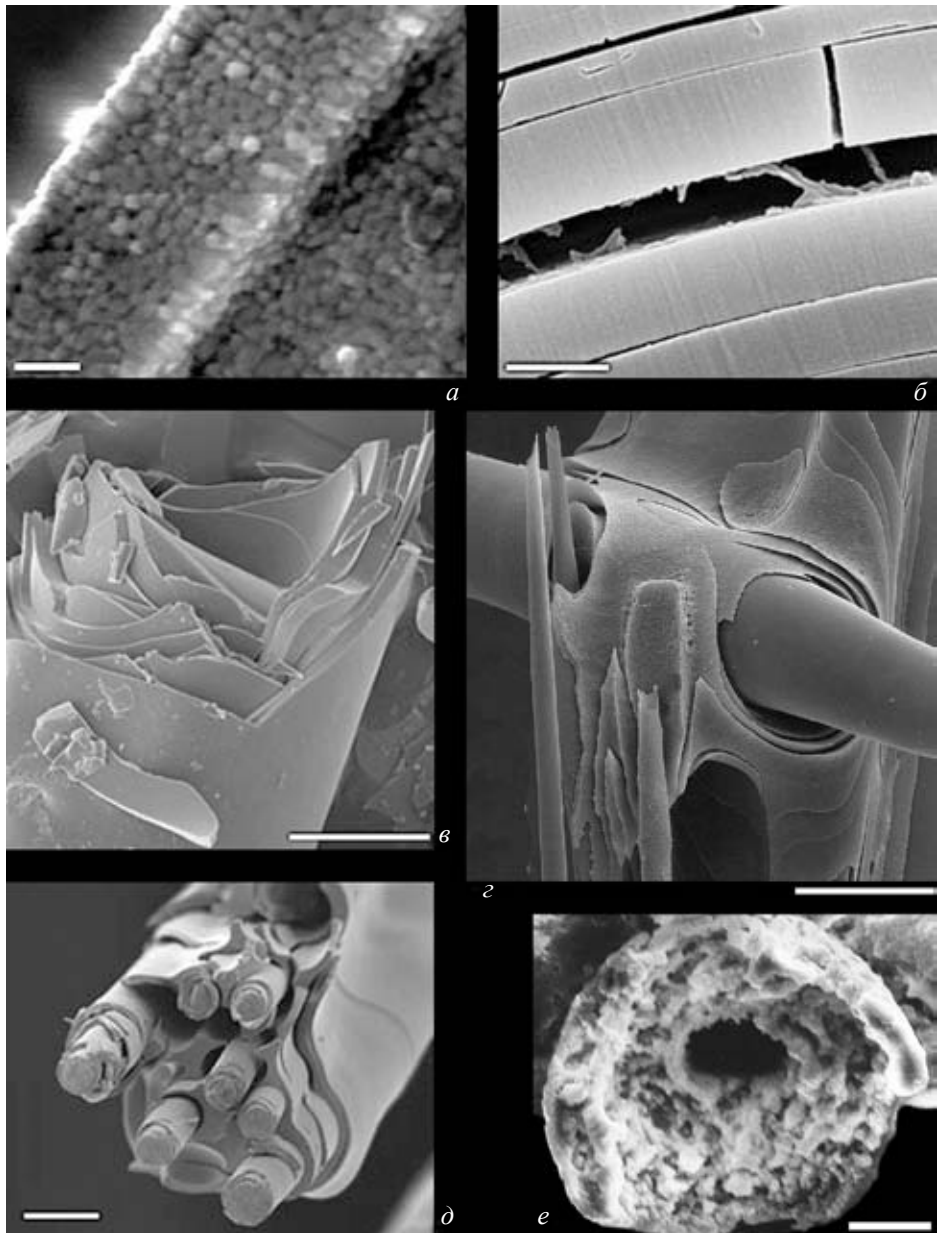


Рис. 3. Биоминерализация скелета губок. *a-d* – скелет современной губки *Euplectella* sp., травление 10 мин в HF или в 2.5 % NaOCl (Aizenberg et al., 2005): *a* – наночастицы опала на поверхности поперечного скола спикулы (штрих = 500 нм); *b-c* – слои, выявленные травлением на поперечном сколе спикулы: *b* – (штрих = 1 мкм), *в* – (штрих = 10 мкм), *г* – (штрих = 25 мкм); *д* – объединение отдельных спикул в единый пучок (штрих = 20 мкм); *e* – поперечный скол спикулы губки *Triaxonida?* sp. 403, экз. ПИН, № 5311/12513, фрагмент (штрих = 15 мкм); верхний девон, среднефранкий подъярус, доманиковая свита; Тимано-Печорский бассейн, р. Доманик, карьер 2, обр. 5 (Афанасьева, 2000, 2007; Afanasieva et al., 2005).

(рис. 3,е), установленное на ископаемом материале (Афанасьева, 2000, 2007; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Каждый элемент скелета от элементарного кристаллита до слоев стенки раковины и всего скелета оказывается окруженным остаточной, неминерализованной органической матрицей. И чем крупнее структурный элемент скелета, тем толще и сложнее устроены обволакивающие его органические ламеллы, вплоть до очень сложных «чехлов» призм у моллюсков (Барсков, 1975, 1982, 1984; Голубев, 1981, 1987; Голубев, Голубев, 2009). Получается нечто аналогичное «кладке кирпичей», скрепленных цементом. Причем эта структура такова, что практическая прочность скелета во многом определяется энергией связи органического и минерального компонентов.

Подобное соотношение органической и минеральной составляющих скелета, вероятно, является именно тем «своеобразным инструментом борьбы за существование, страховкой против окаменения» (Белов, 1976, с. 287), необходимость существования которого у организмов предвидел известный кристаллограф Н.В. Белов. Он не занимался вопросами биоминерализации, но подчеркивал, что у организмов должен существовать механизм, обеспечивающий в нужный момент остановку процесса минерализации. Остаточная органическая матрица, относительное содержание которой в скелетах живых организмов обычно достигает 20–30 %, препятствует контакту и слиянию соседних минеральных единиц (Голубев, 1981). Эта остаточная, неминерализованная матрица, по-видимому, представляет собой «консервирующее» вещество, способствующее сохранению в латентном состоянии первичной структуры скелета в течение длительного геологического времени.

Кристаллографические исследования Р.В. Галиулина (1994, 1996) показали, что если внутренняя геометрия зародыша кристалла совпадает с геометрией пространства, в котором он растет, то структура некоторое время продолжает расти. Однако пространство, в частности, пространство органической матрицы скелетов, неоднородно, и для того, чтобы присоединить очередной атом, кристалл должен сначала подготовить для него место. В связи с этим в процессе роста кристалл меняет кривизну пространства (Кузьменков, 1977; Галиулин, 1994). Для роста кристалла достаточно, чтобы его структура была комбинаторно правильной. И «если бы эта комбинаторная правильность могла сохраниться, то ничто бы не помешало собрать всю Вселенную в один кристалл. Однако комбинаторная правильность неустойчива, она всегда скатывается к метрической правильности, которая уже несовместима с меняющейся кривизной пространства. В противоположность кристаллам живые организмы не столь детерминированы. Эта недетерминированность проявляется в виде мутаций, которые снимают напряжения, возникающие между растущей структурой и пространством. Но главное, чем жизнь отличается от кристалла – это непредсказуемость и обязательное присутствие элементов нерациональности» (Галиулин, 1996, с. 103–104).

## Структурные уровни организации скелета

Конечная форма и структурированность скелета являются результирующим итогом взаимодействия двух основных факторов: абиогенного и биогенного. Первичный гидратированный  $\text{SiO}_2$  поступает в клетку-организм радиолярий из морской воды. При этом в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Это пластичный и гибкий строительный материал, в изобилии предоставляемый гидро- и литосферой.

Глобулярный опал органической матрицы скелетов радиолярий можно рассматривать как генерацию  $\text{SiO}_2$ , сформировавшуюся в результате перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному. Процесс роста скелета в клетке радиолярий контролируется цитобиохимическими реакциями, управляемыми аппаратом Гольджи. Взаимодействие живых и минеральных систем не позволяет  $\text{SiO}_2$  в полной мере кристаллизоваться так, как это присуще ему в мире минералов.

Взаимодействие минерального и биогенного факторов проявляется на пяти уровнях: молекулярном, нано-, ультра-, микро- и макроуровнях (Афанасьева, Амон, 2006). Этот условный ряд построен в порядке возрастания размера частиц и структур скелета и, одновременно, в порядке возрастания эффекта биогенного фактора.

**Молекулярный уровень** почти целиком и полностью определяется характеристиками атомов Si и O и энергетических свойств связи Si–O. Благодаря кристаллохимическим свойствам  $\text{SiO}_2$  минеральное вещество всегда пространственно структурировано и ориентировано на молекулярном уровне в виде цепей, лент и слоев (рис. 4).

**Наноуровень** обуславливает возникновение первичных частиц – мицелл золя полимеризованной кремнекислоты. Важной особенностью этого уровня является то, что мицеллы способны к самопроизвольному росту и наращиванию молекулярного веса, а также к образованию сетчатых структур. На наноуровне сохраняется способность образования плоских и объемных форм  $\text{SiO}_2$ -золя.

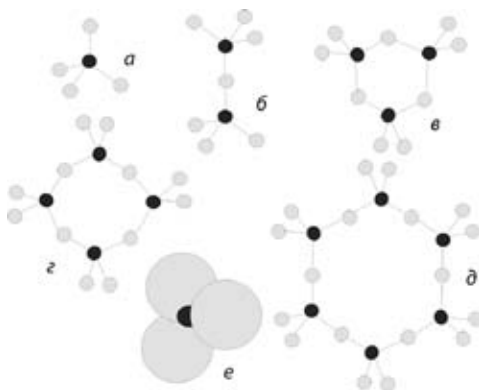


Рис. 4. Основной кремнекислородный тетраэдр  $[\text{SiO}_4]$  и сложные конечные группы из тетраэдров (Куколев, 1966): *a* –  $(\text{SiO}_4)^{4-}$ ; ортогруппа; *б* –  $(\text{Si}_2\text{O}_7)^{6-}$ ; диортогруппа; *в* –  $(\text{Si}_3\text{O}_9)^{6-}$ ; *г* –  $(\text{Si}_4\text{O}_{12})^{8-}$ ; *д* –  $(\text{Si}_6\text{O}_{12})^{12-}$ ; *е* – плотно упакованные тетраэдрические группы  $\text{O}^{2-}$  вокруг  $\text{Si}^{4+}$  в плотнейшей кубической упаковке; черным выделен атом кремния.



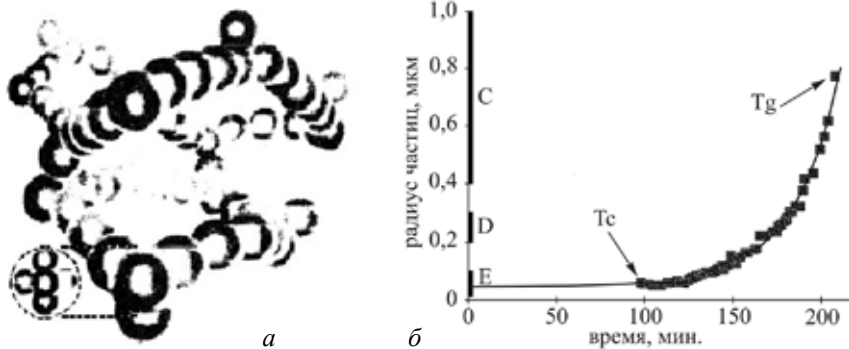


Рис. 5. Особенности процесса гелеобразования: *a* – электронная фотография цепочек, образующих структуру геля (Фрике, 1988); *б* – зависимость среднего радиуса частиц геля от времени (Попов, Тихонов, 1996):  $T_g$  – точка гелеобразования,  $T_c$  – критическая точка выхода реакции; C, D, E – размеры кристаллических единиц ультраструктуры кремневого скелета радиолярий (Афанасьева, 2000).

Роль биогенного фактора на наноуровне невелика и сводится, главным образом, к генетически predetermined «выбору строительного материала». Этот материал потенциально «разрешает» формировать конечные скелетные конструкции любой формы.

**Ультрауровень** отражает начало формирования скелета радиолярий по заданной генетической программе. Оно отмечается с того момента, когда первичные глобулы геля (рис. 5) полимеризованной кремнекислоты размером 3–6 нм приобретают возможность образования сорбционного монослоя и попадают под контроль цитобиохимической среды. Первые шаги биоминерализации скелета радиолярий связаны с зарождением на гексагональных пластинах органической матрицы будущей раковины первичных глобул аморфного опала **E** (рис. 5; 6, *a*). Глобулы **E** постепенно группируются во все более крупные, иерархически соподчиненные, элементы ультраструктуры скелета **D**, **C**, **B**, **A**, каждый из которых оказывается окруженным органическими ламеллами (рис. 6, *б*). Важно подчеркнуть матричную природу формирования скелета, поскольку процесс биоминерализации контролируется органической матрицей, что свойственно всем скелетным организмам (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

**Микроуровень** определяет формирование составляющих морфологических элементов структуры скелета, имеющих таксономическое значение. При этом структура первичного опала, возможно, лежит в основе формирования первичной четырехлучевой спиккулы радиолярий, т.е. наноуровень проявляется на микроуровне.

**Макроуровень** характеризует собственно весь скелет радиолярий. Именно этот уровень дает основания для построения классификационной схемы радиолярий на уровне высоких таксонов.

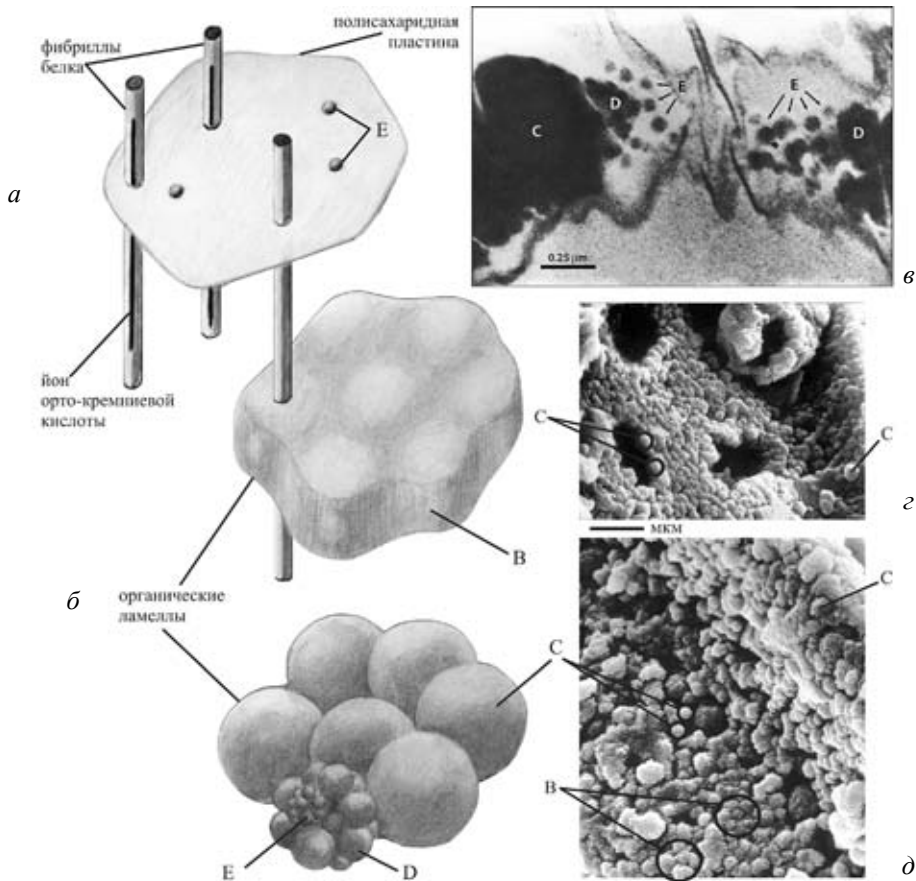


Рис. 6. Гипотетическая модель биоминерализации скелета радиоларий: а – начальная стадия биоминерализации скелетов (Голубев, 1987); б – иерархическое соподчинение ультраструктурных элементов В, С, D, E (Афанасьева, 1990; Afanasieva, 1990); в – первичные глобулы опала на ультратонком срезе живых радиоларий в трансмиссионном электронном микроскопе (Anderson, 1981, fig. 13–14); г, д – агрегация глобул С в ультраструктурные единицы В на примере радиоларии *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston); обр. 5/41, экз. ПИН, № 5481/02504: г – штрих = 6 мкм, д – штрих = 2 мкм; Южный Урал, р. Урал, с. Донское; нижняя пермь, артинский ярус.

Ультра-, микро- и макроуровни характеризуются полным цитобиохимическим контролем организма. На этих уровнях кристаллохимическая сущность опала уступает место сущности другого рода, которую условно можно назвать «биологической». Начиная с ультрауровня опал, как исходный строительный материал, но уже в качестве биокристалла, превращается в элемент конструкции скелета, которая формируется организмом в соответствии с его собственными целями и задачами.

## Биоминерализация скелетов радиолярий

Физиологические и морфологические особенности скелетов радиолярий долгое время были областью гипотез и догадок в биологической литературе, хотя еще в 1887 г. Э. Геккель высказал общие соображения о способе построения скелетов радиолярий<sup>2</sup>: «Можно допустить, что скелеты образуются, главным образом, химической метаморфозой (минерализация, окремнение и пр.) псевдоподий и протоплазматической сети, особенно оправданной в случае астроидного скелета *Acantharia*, спонгоидного скелета *Spumellaria*, плектоидного скелета *Nassellaria*, канноидного скелета *Phaeodaria* и некоторых других типов. Однако при тщательном исследовании кажется более вероятным возникновение скелета не благодаря прямой химической метаморфозе протоплазмы, а секреции из нее, поскольку по мере того как растворенный скелетный материал (кварц, акантин) переходит из жидкого состояния в твердое, то он появляется не как внедренный в протоплазму, а как отложенный из нее. Тем не менее, следует помнить, что нельзя провести жесткую границу между этими двумя процессами» (Haeckel, 1887, p. 124).

Но это предложение не дискутировалось, поскольку экспериментальные исследования не проводились. И только спустя почти полвека П. Энрикес (Enriques, 1931) вновь сделал предположение, что окремнение скелета контролируется биологическими факторами.

Первые достоверные сведения о биоминерализации скелетов радиолярий были получены в 1971 г., когда Жан и Моника Кашон (Cachon, Cachon, 1971) обнаружили в эктоплазме живых радиолярий мелкие вакуоли со слоистыми мембранами, содержащими в межслойном пространстве кремнезем. При этом считалось, что сначала на мембранах появляются отдельные глобулы кремнезема размером 0.01–0.05 мкм, которые затем «сливаются» друг с другом, образуя скелет радиолярий.

Через 10 лет О.Р. Андерсон (Anderson, 1981, 1983) показал, что формирование скелетов современных полицистин начинается с образования органической матрицы будущего скелета (рис. 6,в). Она представляет собой органическую модель раковины, обуславливающую ее конечное строение и скульптуру.

---

<sup>2</sup>“It may indeed be assumed that these skeletons arise directly by a chemical metamorphosis (silicification, acanthinosis, etc.) of the pseudopodia and protoplasmic network; and this view seems especially justified in the case of the Astro-troid skeleton of the *Acantharia*, the Spongoid skeleton of the *Spumellaria*, the Plectoid skeleton of the *Nassellaria*, the Cannoid skeleton of the *Phaeodaria*, and several other types. On closer investigation, however, it appears yet more probable that the skeleton does not arise by direct chemical metamorphosis of the protoplasm, but by secretion from it; for when the dissolved skeletal material (silica, acanthin) passes from the fluid into the solid state, it does not appear as imbedded in the plasma, but as deposited from it. However, it must be borne in mind that a hard line of demarcation can scarcely, if at all, be drawn between these two processes” (Haeckel, 1887, p. 124).

В 1990 г. М.С. Афанасьева предложила гипотетическую модель биоминерализации и фоссилизации скелетов радиолярий, основанную на экспериментальных данных искусственного отжига скелетов (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

### **Допущения, необходимые для раскрытия процесса биоминерализации**

Для того чтобы представить гипотетическую модель биоминерализации и раскрыть последующие стадии преобразования скелетов радиолярий в процессе литогенеза, необходимо сделать следующие три допущения.

1. В последние годы большое внимание уделяется гелям. Они широко распространены в живой природе в виде биополимерных гелей. В гелевой системе происходит зародышеобразование и рост кристаллов (Демин, 1996; Ракин, 1996). Ярким примером такого минералообразования является опал – гель орто-кремниевой кислоты  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ .

Исследованиями К.Г. Попова и Н.А. Тихонова (1996) было показано, что если рассматривать гелеобразование как некий эволюционный процесс становления и развития структуры, то можно предположить существование нескольких критических точек, характеризующих переходы между различными структурами и определяющих резкие изменения в макроскопических параметрах геля (рис. 5).

Одной из них является «критическая точка выхода реакции». Размер золь в первые 100 минут формирования структурных фрагментов геля увеличивается незначительно. Но при достижении частицами золь размеров в несколько десятков нанометров скорость их роста ограничивается, и на первый план выходит образование цепочек, образующих структуру геля. На электронной фотографии аэросиликагеля (рис. 5,а), приведенной в работе Й. Фрике (1988), отчетливо видны цепочки, образующие структуру геля, с зольными частицами размером около 3 нм. Точка изменения скорости роста размера частиц и является «критической точкой выхода реакции» (Попов, Тихонов, 1996). И именно здесь начинается рост структурных фрагментов будущего геля, гидродинамический радиус которых описывается критической экспонентой (рис. 5,б).

Другая точка называется «точкой гелеобразования» (рис. 5,б). Она определяет момент установления макроскопической структуры и свидетельствует о качественных модификациях системы при ее количественных изменениях.

Если допустить, что таким же образом формируются  $\text{SiO}_2$ -золи в первичной органической матрице скелета радиолярий, то в определенной степени можно объяснить возникновение глобулярного опала – геля кремниевой кислоты, принимающего участие в строении скелетов радиолярий.

2. При лабораторных исследованиях структуры гидрозоль кремнезема Ю.П. Мельником с коллегами (1973) было установлено, что при разных значениях pH существенно меняется соотношение между коллоидной и

молекулярно-растворимой составляющей орто-кремниевой кислоты: в щелочной среде при pH 8.3–9.0 получается гидрозоль SiO<sub>2</sub> с преобладанием коллоидных глобулярных частиц размером 0.01–0.1 мкм.

Протоплазма большинства животных и растительных клеток содержит почти нейтральную смесь веществ кислого и основного характера (pH 7.0) (Вилли, 1968). Поэтому можно допустить, что из морской воды (pH 7.5–8.5) в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Затем ионы SiO<sub>2</sub>, по-видимому, поступают в особое органическое вещество матрицы, pH которого должно отражать слабощелочную среду, и где может происходить агрегация глобул опала. Поэтому глобулярный кремнезем скелетов радиолярий можно рассматривать как генерацию SiO<sub>2</sub>, сформировавшуюся в результате перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному (рис. 5). Наличие коллоидов – типичная черта биосферы, они широко распространены в структуре живого и минерального веществ поверхности Земли (Вернадский, 1987).

3. Детальное теоретическое и экспериментальное исследование органической матрицы было предпринято С.Н. Голубевым (1987) для известковых и кремневых скелетов различных организмов от цианобактерий *Mastigocladus* sp. до эукариот: полихеты *Serpula* sp., кремневые губки *Hyalospongia* sp., *Euplectella aspergilum*, скелеты членистоногих *Balanus* sp., раковины цефалопод *Sepia* sp. и *Nautilus* sp., бивальвия *Mytilus edule*, гастропода *Astrea rugosa*, брахиопода *Picthyris* sp., панцирь черепахи, ребро и мозговой песок человека. Он показал, что структура любой органической матрицы подобна трехмерной сетке, состоящей из вытянутых по вертикальной оси фибрилл белка и расположенной в горизонтальной плоскости системы полисахаридных эллиптических или гексагональных пластин длиной около 1.5 мкм (рис. 6,а).

Эти пластины образуются в аппарате Гольджи и при минерализации скелета входят в состав органической матрицы. При этом между органическим веществом полисахаридных пластин и минеральными частицами реализуется условие эпитакии, т. е. направленной минерализации одного вещества на поверхности другого при условии стереохимического соответствия двух веществ (по принципу «ключа и замка») (Голубев, 1987; Голубев, Голубев, 2009). Показано, что полисахариды прямо руководят (манипулируют) образованием гибридных нанокомпозитов кремнезема в процессах золь–гель (Shchipunov et al., 2005).

Таким образом, полисахаридные пластины участвуют в управлении первичной ориентации минеральных частиц и дальнейшем формировании скелета. Более того, существуют явные черты биофизической общности соответствующих механизмов биоминерализации от прокариот до человека, что показывает глубокое сходство процессов биоминерализации в

органическом мире. При этом биофизическое единообразие реализуется в нескольких химических вариантах, как по составу матриц, так и по составу минеральной части (Голубев, 1987; Голубев, Голубев, 2009).

Следовательно, можно допустить, что слоистые мембраны радиолярий, обнаруженные Жаном и Моникой Кашон (Cachon, Cachon, 1971) в вакуолях живых радиолярий, аналогичны гексагональным пластинам, которые были установлены Голубевым (Голубев, 1987) в известковых и кремневых скелетах различных биологических объектов: цианобактерий, брахиопод, панцире черепах (табл. I, фиг. 10–12).

### Гипотетическая модель биоминерализации скелета

Итак, исходя из сделанных допущений и на основании экспериментального и теоретического исследования скелетов современных и ископаемых радиолярий можно предположить следующую последовательность биоминерализации скелетов (рис. 6) (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

1. Процесс окремнения скелета, по-видимому, начинается с зарождения первичных глобул кремнезема **E** на полисахаридных гексагональных пластинах органической матрицы (рис. 6,а). При этом образование наименьших единиц ультраструктуры скелета **E** (0.01–0.15 мкм) в органической матрице будущего скелета отвечает «критической точке выхода реакции», т. е. именно той точке, где, согласно данным Попова и Тихонова (1996), начинается рост структурных фрагментов будущего геля  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$  (рис. 5,б).

Похожие глобулы были обнаружены Андерсоном (Anderson, 1981, фиг. 13–14) в трансмиссионном электронном микроскопе на ультратонком срезе живых радиолярий в виде округлых темных пятнышек размером около 0.08 мкм (рис. 6,в). Кроме того, по данным К.Р. Бьёрклунда и Р.М. Голла (Bjørklund, Goll, 1986), гладкая поверхность скелетов живых радиолярий образована тонким слоем эпивитриума, имеющего толщину около 0.75 мкм, который, вероятно, также состоит из первичных глобул опала **E**.

2. Следующий этап характеризуется первым объединением первичных глобул кремнезема **E** в более крупные единицы ультраструктуры скелета **D** (рис. 6,б). Формирование единиц **D** соответствует интервалу между двумя точками: «критической точкой выхода реакции» и «точкой гелеобразования» (рис. 5,б). В ультратонком срезе современных живых радиолярий (Bjørklund, Goll, 1986) и на поверхности ископаемых скелетов (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006) размер глобул **D** равняется 0.2–0.3 мкм (рис. 6,б).

Наблюдение в СЭМ скелетов раннепермских, артинских радиолярий *Biantactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) позволило выявить на поверхности фоссилизованных скелетов остатки глобул **D** в форме самых мелких зерен кремнезема размером 0.06–0.15 мкм (рис. 6,з, д) (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

**Таблица 1.** Минеральные единицы ультраструктуры скелетов кокколитофорид, фораминифер и радиолярий (в мкм).

Минеральные единицы	Coccolithophorales	Foraminifera	Radiolaria		
	Голубев, 1981, 1987	Афанасьева, 1982	Cachon, Cachon, 1971	Anderson, 1981	Афанасьева, 1990
A	—	2–9	—	—	3–8
B	~ 1.5	0.6–2	—	—	1–3
C	—	0.2–0.6	—	0.5–0.08	0.4–1
D	—	0.6 x 0.6 x 0.05	—	0.2–0.3	0.2–0.3
E	0.01–0.05	—	0.01–0.05	0.08	0.06–0.15

3. Далее происходит объединение отдельных глобул **D** в более крупные единицы ультраструктуры – глобулы **C**, размером от 0.4 до 1 мкм (рис. 6,б-д). Эта модификация скелета, по-видимому, связана с собственно «точкой гелеобразования» (рис. 5,б). При относительно медленном окремнении скелета современных радиолярий отмечено заполнение первичными глобулами **E** промежутков между глобулами **C** (рис. 6,в) (Anderson, 1981, фиг. 13–14).

У раннепермских радиолярий fossilizированные глобулы кремнезема **C** хорошо видны на поверхности и на ребрах скелета *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (рис. 6,з, д). При этом можно часто видеть, что глобулы **C** объединяют глобулы **D**. Кроме того, на внутренней поверхности пор обнаружен слой толщиной около 0.6 мкм, составляющий стенку скелета и соизмеримый с величиной глобул **C** (рис. 6,з).

4. Дальнейшая реализация процесса минерализации выражается в агрегации глобул кремнезема **C** в ультраструктурные единицы **B**, представляющие собой изометрические таблички, часто напоминающие по абрису очертание шестигранника (рис. 6,б). Диаметр табличек **B** изменяется от 1 до 3 мкм при толщине, равной величине глобул **C** (0.4–1 мкм). Структурные единицы **B** установлены на поверхности скелетов раннепермских *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (рис. 6,д). Они соизмеримы с гексагональными полисахаридными пластинами (рис. 6,а), и их форма, вероятно, является производной от «управляемой» биоминерализации скелета.

5. Самые крупные элементы ультраструктуры скелета **A** (3–10 мкм в диаметре) были выделены при термической обработке скелетов<sup>3</sup> ранне-

<sup>3</sup> Подробно вопросы fossilизации и экспериментального исследования органической и минеральной составляющих скелетов современных и ископаемых радиолярий рассмотрены в работах: Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2006, и в статье Афанасьева, Амон «Fossilизация скелетов радиолярий» настоящего сборника.

пермских *Ruzhencevispongia plumatus* Nazarov et Ormiston, растрескавшихся по их границам (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2006).

Теоретически ультраструктурные единицы **A** объединяют в иерархической последовательности все перечисленные выше единицы **B, C, D, E**. Установленные в скелетах радиолярий ультраструктурные единицы **A, B, C, D, E** по своим размерам и функциональному значению хорошо сопоставляются с аналогичными минеральными единицами фораминифер и кокколитофорид (табл. 1). Это подтверждает положение о том, что основные закономерности биоминерализации едины для всех представителей органического мира.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В настоящее время является общепризнанным положение о существовании иерархически соподчиненных структурных единицах в скелетах всех представителей органического мира от протистов до позвоночных животных. Процесс формирования любого скелета контролируется посредством заранее образованной органической матрицы, являющейся «слепок» будущей раковины и обеспечивающей ее развитие как единого твердого образования за счет взаимодействия органического и минерального компонентов скелета.

2. Конечная форма и структурированность скелета являются результатом взаимодействия двух основных факторов: абиогенного и биогенного, что не позволяет  $\text{SiO}_2$  и  $\text{CaCO}_3$  в полной мере кристаллизоваться так, как это присуще им в мире минералов.

3. Исследование органической и минеральной составляющих скелетов радиолярий и фораминифер позволило построить гипотетическую модель биоминерализации скелетов. Биоминерализация известковых скелетов Foraminifera и кремневых скелетов Radiolaria начинается с появления в органической матрице будущей раковины первичных кристаллических единиц, группирующихся во все более крупные, иерархически соподчиненные, элементы ультраструктуры скелета. При этом каждый элемент скелета, от элементарного кристаллита до слоев стенки раковины и всего скелета, оказывается окруженным остаточной, неминерализованной органической матрицей.

4. Первичный гидратированный  $\text{SiO}_2$  поступает в клетку-организм радиолярий из морской воды. При этом в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Глобулярный опал органической матрицы скелетов радиолярий можно рассматривать как генерацию  $\text{SiO}_2$ , сформировавшуюся в результате перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному. Процесс роста скелета в клетке радиолярий контролируется цитобиохимическими реакциями, управляемыми аппаратом Гольджи.



5. Взаимодействие минерального и биогенного факторов проявляется на пяти уровнях: молекулярном, нано-, ультра-, микро- и макроуровнях. Этот условный ряд построен в порядке возрастания размера частиц и структур скелета и, одновременно, в порядке возрастания эффекта биогенного фактора.

6. Ультра-, микро- и макроуровни характеризуются полным цитобиохимическим контролем организма. На этих уровнях кристаллохимическая сущность опала уступает место сущности другого рода, которую условно можно назвать «биологической». Начиная с ультрауровня опал, как исходный строительный материал, но уже в качестве биокристалла, превращается в элемент конструкции скелета.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М.С.* 1982. Структурные элементы стенки раковин булимид (фораминиферы) // Палеонтол. журн. № 4. С. 14–20.
- Афанасьева М.С.* 1990. Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. № 1. С. 28–38.
- Афанасьева М.С.* 2000. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир. 480 с.
- Афанасьева М.С.* 2007. Скелет радиолярий: морфология игл, внутреннего каркаса и первичной внутренней сферы // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–14.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2006. Радиолярии. М.: ПИН РАН. 320 с.
- Афанасьева М.С., Вишневская В.С.* 1992. Возможные причины появления кремневого скелета радиолярий // Докл. АН. Т. 325. № 3. С. 590–596.
- Барсков И.С.* 1975. Биохимические и микроструктурные методы в палеонтологии // Итоги науки и техники. Сер. Стратиграфия. Палеонтология. Т. 6. Биохимические методы в палеонтологии и древнейшие следы жизни на земле. М.: Наука. С. 5–59.
- Барсков И.С.* 1982. Биоминерализация и эволюция // Палеонтол. журн. № 4. С. 5–13.
- Барсков И.С.* 1984. Палеонтологические аспекты биоминерализации // Докл. XVII МГК. Т. 2. Секц. С.02. Палеонтология. М.: Наука. С. 61–66.
- Белов Н.В.* 1976. Очерки по структурной минералогии. М.: Наука. 344 с.
- Вернадский В.И.* 1987. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. Изд. 2. М.: Наука. 340 с.
- Вилли К.* 1968. Биология. М.: Мир. 808 с.
- Галушин Р.В.* 1994. Идеальные кристаллы в пространствах постоянной кривизны // Кристаллография. Т. 39. № 4. С. 581–585.

- Галиулин Р.В.* 1996. Как жизнь спасает Вселенную от минерализации // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 103–104.
- Голубев С.Н.* 1981. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука. 164 с.
- Голубев С.Н.* 1987. Минеральные кристаллы внутри организмов и их роль в происхождении жизни // Журн. общ. биол. Т. 48. № 6. С. 784–806.
- Голубев С.Н., Голубев С.С.* 2009. Взгляд на физический микромир с позиций биолога. Владивосток: Дальнаука. 245 с.
- Демин Ф.И.* 1996. Исследование процессов гелеобразования и зародышеобразования методом оптического (рэлеевского) рассеяния // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 22–23.
- Догель В.А.* 1950. Новые данные по филогении радиолярий // Зоол. журн. Т. 29. Вып. 6. С. 562–565.
- Кузьменков Л.С.* 1977. Рост структур с сохранением их подобия. Теория А.А. Власова. Процессы реального кристаллообразования. М.: Наука. С. 227.
- Лоуэнстам Х.* 1984. Процессы и продукты биоминерализации и эволюция биоминерализации // Докл. XVII МГК. Т. 2. Секц. С.02. Палеонтология. М.: Наука. 1984. С. 51–56.
- Мельник Ю.П., Дроздовская А.А., Воробьева К.А.* 1973. Новые экспериментальные и расчетные данные об условиях отложений докембрийских железо-кремнистых осадков // Геол. журн. Т. 33. Вып. 2. С. 12–23.
- Микрюков К.А.* 2000. Современное состояние системы саркодовых // Радиоляриология на рубеже тысячелетий: итоги и перспективы. Мат-лы 11 семинара по радиоляриям. СПб–М. С. 46–47.
- Мутвей Г.* 1984. Ультроструктурное исследование перламутра моллюсков // Докл. XVII МГК, Т. 2. Секц. С. 02. Палеонтология. М.: Наука. С. 56–61.
- Петрушевская М.Г.* 1981. Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана (Определитель по фауне СССР). Л.: ЗИН АН СССР. Вып. 128. 406 с.
- Попов К.Г., Тихонов Н.А.* 1996. Особенности процесса гелеобразования в окрестности критической точки выхода реакции // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 12–14.
- Ракин В.И.* 1996. Самоорганизация гелевой системы кристаллообразования // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 11–12.
- Решетняк В.В.* 1966. Глубоководные радиолярии Phaeodaria северо-западной части Тихого океана. Фауна СССР. Радиолярии. М.–Л.: Наука. 208 с.
- Розанов А.Ю.* 1989. Эволюция биосферы и скелетизация // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. М.: Наука. С. 18–27.

- Соколов Б.С. 1976. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации // Вестник АН СССР. № 1. С. 126–143.
- Фрике Й. 1988. Аэрогели // В мире науки. № 7. С. 50–56.
- Юшкин Н.П. 1996. Концепция углеводородной кристаллизации жизни // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 73–75.
- Afanasiyeva M.S. 1990. Experimental Evidence for Changes during Fossilization of Radiolarian Tests and Implications for a Model of Biomineralizations // Marine micropaleontol. № 15. P. 233–248.
- Afanasiyeva M.S. 2006. Biomineralization and development of radiolarian skeletons // Environmental micropaleontology, microbiology and meiobenthology. V. 3. P. 1–30.
- Afanasiyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. 2005. Radiolarians in the geological record // Paleontol. j. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
- Aizenberg J., Weaver J.C., Thanawala M.S. et al. 2005. Skeleton of Euplectella sp.: Structural Hierarchy from the Nanoscale to the Macroscale // Science. V. 309. P. 275–278.
- Anderson O.R. 1981. Radiolarian fine structure and silica deposition / Silicon and siliceous structures in biological systems. Eds T.L. Simpson, B.E. Volcani. N-Y: Springer-Verlag, P. 347–380.
- Anderson O.R. 1983. Radiolaria. N-Y: Springer-Verlag. 450 p.
- Angell R.W. 1967. The test structure and composition of the foraminifer Rosalina floridana // J. Protozool. V. 14. P. 299–307.
- Bellemo S. 1974. The compound and intermediate wall structures in Cibicidinae (Foraminifera) with remarks on the radial and granular wall structures // Bull. geol. inst. univ. Uppsala. New ser. V. 6. P. 1–11.
- Björklund K.R., Goll R.M. 1986. Final stages of skeletogenesis and early stages of disintegration for modern polycystine radiolarian // Marine Micropaleontol. V. 11. № 1–3. P. 171–184.
- Brandt K. 1881. Untersuchungen an Radiolarien // Monatsberichte der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. S. 388–404.
- Cachon J., Cachon M. 1971. Recherches sur le métabolisme de la silice chez les Radiolaires. Absorption et excretion // C. r. Acad. Sci. Paris. Gr. 12. T. 272. P. 1652–1654.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al. 2001. Radiolarians in the sedimentary record. Amsterdam: Gordon and Breach sci. publ. 533 p.
- Enriques P. 1931. Formazione e sviluppo dello scheletro siliceo nei radiolari // Boll. soc. Ital. biol. sperimentale. V. 6(4). P. 350–356.
- Haeckel E. 1862. Die Radiolarien (Rhizopoda radiata). Eine Monogr. Berlin. 572 s.
- Haeckel E. 1887. Report on the Radiolaria collected by H.M.S. „Challenger“ during the years 1873–1876 // Rep. sci. res. voyage H.M.S. Challenger. Zoology. Edinburgh. V. 18. S. 1–1803.
- Hansen H.J. 1970. Electron-microscopical studies of the ultrastructures of some perforate calcite radiate and granulate Foraminifera // Biologiske skrifter, Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. V. 7. № 2. P. 3–16.

- Hertwig R.* 1876. Zur Histologie der Radiolarien. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Sphaerzoiden und Thalassicolliden. Leipzig. 91 s.
- Hertwig R.* 1879. Der Organismus der Radiolarien. Jena. 149 s.
- Hollande A., Martoja R.* 1974. Identification du cristalloïde des isospores de radiolaires à un cristal de celestite (SrSO<sub>4</sub>). Détermination de la constitution du cristalloïde par voie cytochimique et à l'aide de la microsonde électronique et du microanalyseur par émission ionique secondaire // *Protistologica*. T. 10. Fasc. 6. P. 603–609.
- Hurd D.C., Takahashi K.* 1981. On the estimation of minimum mechanical lost during an in situ biogenic silica dissolution experiment // *Marine micropaleontol.* 1981. № 6. P. 169–182.
- Lowenstam H.* 1981. Minerals formed by organisms // *Science*. V. 221. № 4487. P. 1126–1131.
- Müller J.* 1858. Über die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres // *Abh. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*. S. 1–62.
- Shchipunov Yu.A., Kojima A., Imae T.* 2005. Polysaccharides as a template for silicate generated by sol–gel processes // *J. colloid interface sci.* V. 285. P. 374–380.
- Takahashi K., Anderson O.R.* 2002. Class Phaeodaria / The 2 illustrated guide to the Protozoa. Eds J.J. Lee, G.F. Leedale, P. Bradbury. Soc. Protozoologists. Lawrence, Kansas. P. 981–994.
- Takahashi K., Honjo S.* 1981. Sinking speed, residence time and dissolution of radiolarian // *Geol. soc. amer. proc.* V. 13(17). P. 564.

## **BIOMINERALIZATION OF RADIOLARIAN SKELETONS**

**M.S. Afanasieva, E.O. Amon**

Questions of radiolarian skeleton biomineralization are analyzed. The development of any skeleton is controlled by the previously formed organic matrix which serves as a cast or mould of the shell to be formed, and which determines its development as a single structure through interactions of the organic and mineral skeletal components, and by delineating the space within which the opal- or calcium-binding matrix is formed. Research on the organic and mineral constituents of foraminiferal and radiolarian skeletons provide a basis for the development of a hypothetical model of skeletal biomineralization. It begins with the appearance of small primary calcitic crystallites in the foraminiferal shell, and with the appearance of dense primary opal globules in the developing radiolarian skeleton; these particles are then deposited within an organic matrix enclosed by a living cytoplasmic envelope (the cytolymma). These primary biomineral particles are progressively grouped within hierarchically interrelated ultrastructural skeletal units E, D, C, B, A. The interaction of the mineral and biogenic factors occurs at five levels: molecular, nano-, ultra-, micro-, and macrolevels.

*Key words:* Radiolaria, Foraminifera, biomineralization, organic matrix, ultrastructural units A, B, C, D, E, structural levels.

## Объяснение таблицы I

Кристаллические единицы ультраструктуры стенки раковин фораминифер (1–9) и полисахаридные пластины (10–12)

Фиг. 1. *Bolinina dilitata* Reuss, 1850, экз. МГУ, № 229/051-088 (ТЭМ, штрих = 1 мкм); квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм; Средиземное море, Мальтийский пролив, гл. 400 м, станция 13, инт. 150-160 см; травление 20 минут в 10 % КОН, наружная поверхность средней части раковины, кристаллические единицы А.

Фиг. 2, 3, 9. *Uvigerina mediterranea* Hofker, 1932; Тирренское море, гл. 770 м, станция 25: 2, 3 – экз. МГУ, № 229/062-048, квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм, инт. 140-150 см, травление 20 минут в 10% КОН, наружная поверхность средней части раковины, кристаллические единицы А, В, С: 2 – (штрих = 10 мкм); 3 – деталь (штрих = 5 мкм); 9 – экз. МГУ, № 229/062-050, квартал, голоцен, инт. 100-110 см, травление 40 минут в 10 % КОН, наружная поверхность средней части раковины, кристаллические единицы D (штрих = 2 мкм).

Фиг. 4, 8. *Bulimina marginata* d'Orbigny, 1826; квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм; Средиземное море, залив Сидра, гл. 1000 м, станция 4: 4 – экз. МГУ, № 229/173-013, инт. 200-210 см, травление 20 минут в 10 % КОН, наружная поверхность и скол стенки последней восьмой камеры, кристаллические единицы А, В, (штрих = 5 мкм); 8 – экз. МГУ, № 229/173-012, инт. 160-170 см, травление 40 минут в 10 % КОН, наружная поверхность дистальной части раковины, кристаллические единицы В, С (штрих = 15 мкм).

Фиг. 5–7. *Bulimina gibba* Fornasini, 1902; квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм; Средиземное море, Лионский залив, гл. 260 м, станция 24: 5, 6 – экз. МГУ, № 229/126-016, инт. 53-55 см, травление 20 минут в 10 % КОН, скол стенки в месте соединения начальной и четвертой камеры, кристаллические единицы В, С: 5 – (штрих = 15 мкм), 6 – деталь, кристаллические единицы С (штрих = 5 мкм); 7 – экз. МГУ, № 229/126-018, инт. 60–62 см, травление 40 минут в 10 % КОН, средняя часть раковины, поверхность дополнительного слоя, кристаллические единицы А, В, С (штрих = 5 мкм).

Фиг. 10–12. Полисахаридные пластины (фотографии любезно представлены С.Н. Голубевым): 10 – цианобактерия *Mastigocladus* sp. (ТЕМ, штрих = 0.4 мкм); 11 – брахиопода *Picthothyris* sp. (ТЭМ, штрих = 0.4 мкм); 12 – панцирь черепахи (ТЭМ, штрих = 1.4 мкм).

Таблица I

