

УДК 551.72:56.016:593.7

О КОНСТРУКТИВНЫХ ВОЗМОЖНОСТЯХ РИФЕЙСКИХ МИКРОФОССИЛИЙ EOSACCHAROMYCES

© 2013 г. Т. Н. Герман, В. Н. Подковыров

Институт геологии и геохронологии докембрия РАН, Санкт-Петербург

e-mail: vpodk@mail.ru

Поступила в редакцию 29.02.2012 г.

Принята к печати 18.04.2012 г.

Изучены дрожжевидные микрофоссилии, из пограничных отложений мезо-неопротерозоя Юго-Восточной Сибири. Прослежены и описаны конструктивные особенности ископаемых организмов, жизненный цикл которых начинался с развития почкующихся одиночных клеток, формирующих сложные многоклеточные микроколонии. Древние дрожжевидные клетки обладали рядом адаптивных стратегий. Способность к ревертированию приводила к формированию замкнутого пространства. Псевдомицелиальная структура совершенствовалась посредством ее модульной организации. Изменение морфологии и увеличение размера некоторых клеток в колонии контролировалось кооперацией клеток друг с другом. Присутствие в отложениях миллиардного возраста популяции дрожжеподобных микрофоссилий может указывать на радиацию аскомицетов в протерозойское время.

DOI: 10.7868/S0031031X13020050

ВВЕДЕНИЕ

В настоящей работе рассматриваются ископаемые почкующиеся организмы, морфологически сравнимые с дрожжевыми грибами, которые, в свое время, получили близкое таким грибам название *Eosaccharomyces ramosus* Hermann, 1979 (Герман, 1979, 1990; Герман, Подковыров, 2006). На природу этих микрофоссилий существуют разные точки зрения. По определению палеонтолога А. Нолла (Knoll, 2003), предполагается их близость миксомицетам – slime molds, их жизненный цикл показан на рис. 1. Н. Баттерфилд (Butterfield, 2009) склонен рассматривать их как ценобиальные агрегаты. В то же время, ссылаясь на работы по дрожжевым грибам (Gladfelder, 2006; Seccato-Antonini, 2008), он не исключает возможной близости лахандинских микрофоссилий современным дрожжевым *Saccharomyces*. Авторы статьи рассматривают ископаемые остатки как дрожжевидные микроорганизмы.

Микрофоссилии *Eosaccharomyces*, развивавшиеся в условиях природной среды представляют большой интерес с микологической точки зрения. В силу огромной роли грибов в современной и древней биосфере Земли, до настоящего времени ведутся дискуссии о системе грибов, о времени их первого появления и родственных связях (Heckman et al., 2001; Малахов, 2003; Hoffland et al., 2004; Padovan et al., 2005; Steenkamp et al., 2006; Gaidos et al., 2007 и др.).

Грибам свойственна метаболическая активность и большая генетическая трансформация. Ультраструктурные особенности позволяют им быстро адаптироваться в новых условиях. Грибы одними из первых колонизируют самые разные субстраты, в том числе глубоко внедряются в горные породы, выполняя основную роль в выветривании пород и создании палеопочв (Gorbushina, 2003, 2007; Hoffland et al., 2004; Заварзин, 2009; Bonneville et al., 2009; Астафьева, Розанов, 2010; За-

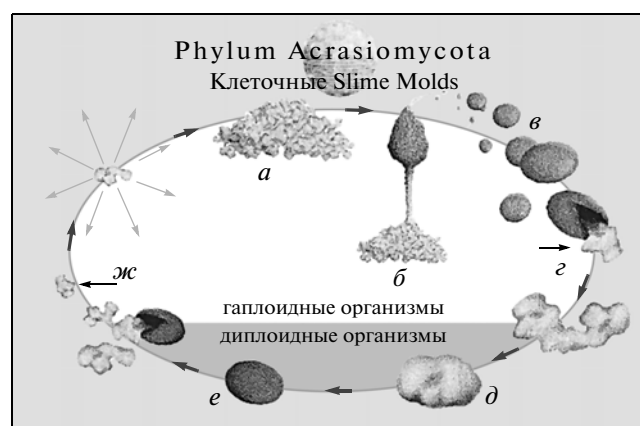


Рис. 1. Жизненный цикл клеточных Slime Molds: а – псевдоплазмодий; б – плодовое тело на ножке; в – споры; г – образование клеточных гаплоидных slime molds; д – диплоидная зигота; е – циста; жс – гаплоидные клеточные slime molds и слияние клеток.

варзина, 2010). Важнейший этап в эволюции жизни на Земле — симбиогенез — связан с грибами, легко вступающими в различные взаимоотношения с цианобактериями и зелеными водорослями.

Грибная часть биосферы представляют собой особое царство эукариотных бесхлорофильных гетеротрофных организмов, питающихся преимущественно осмотрофно, и большинство из которых способны размножаться с помощью спор и вегетативно. В этом случае мицелий грибов образован трубчатыми гифами, имеющими модульное строение.

Половое размножение происходит путем слияния гаплоидных гиф от двух разных грибных организмов с образованием двуядерной клетки — дикариона, который может сохраняться в течение многих лет. Часть грибов потеряла способность к половому размножению и перешла к вегетативному образу жизни. Такие грибы выделены в группу несовершенных грибов (*Fungi Imperfecti*), к которым относятся современные дрожжи, адаптированные к водной среде и существующие в виде одиночных почкующихся или делящихся клеток (Курсанов, 1953).

С общебиологической точки зрения *Eosaccharomycetes* рассматриваются в данной работе как ископаемые организмы, представляющие собой природную популяцию древнейших эукариотных организмов, показывающих процессы последовательной трансформации одиночных клеток и образование ими многоклеточных колоний разной архитектуры (рис. 1). В истории эволюции органического мира Земли проблема происхождения многоклеточных организмов остается также дискуссионной до настоящего времени (Иванов, 1968; Малахов, 2003; Fedonkin, 2003; Gaidos et al., 2007; Довгаль, 2010; Akst, 2011).

В последнее десятилетие повышенное внимание исследователей сосредоточено на изучении современных дрожжей, особенно *Saccharomyces cerevisiae*. Эти организмы рассматриваются как наиболее перспективная группа одиночных эукариот, способных быстро образовывать многоклеточные структуры (Koschwanetz et al., 2011; Ratcliff et al., 2012). В связи с выше отмеченной важностью грибной компоненты для функционирования биосферы Земли, особенности развития древних дрожжевидных организмов могут определенно представлять интерес в качестве индикаторов динамики исторического развития дрожжевидных грибов.

МАТЕРИАЛ

Микрофоссилии происходят из отложений лахандинской серии Учуро-Майского региона

Юго-Восточной Сибири (возраст пород 1015–1025 млн. лет; Семихатов и др., 2000). Комплекс органических остатков лахандинской микробиоты (Тимофеев, Герман, 1979; Герман, 1990; Герман, Подковыров, 2011) приурочен к тонкозернистым силикокластическим осадкам нерюенской свиты, накопившимся в мелководных морских обстановках, варьировавших от периодически осушавшихся илистых равнин супралиторали до тиховодных фаций литорали.

На территории Сибирской платформы в среднем и позднем рифее существовал крупный массив суши, поставлявший основную массу обломочного материала (Семихатов, Серебряков, 1983). Его конфигурация испытывала значительные изменения, но являлась основным элементом области размыва, он представлял собой сочетание участков с расчлененным рельефом, на которых периодически развивалась кора выветривания (Нужнов, 1967; Казанский, 1973; Давыдов, 1975; Складаров, 1981; Podkovyrov, 2009). Переход области поднятий в зоны осадконакопления отличен для разных частей Сибирской платформы. В начале позднего рифея (неопротерозоя) отчетливый и широкий шельф существовал в ее северной части и более узкий пояс отмечен С.В. Нужновым (1967) на востоке — юго-востоке платформы, в Учуро-Майском регионе, где обнажаются выходы лахандинской серии. Для лахандинского палеобассейна характерно усиленное осадконакопление глинистых отложений за счет разрушения близлежащих кор выветривания гумидного тропического климата (Складаров, 1981). Снос тонкодисперсного высокоглиноземистого, обогащенного нутриентами материала платформенных кор выветривания способствовал установлению оптимальных условий для развития органической жизни в бассейне седиментации (Подковыров, 2008).

ХАРАКТЕРИСТИКА ИСКОПАЕМЫХ МИКРОФОССИЛИЙ

Ископаемые остатки представлены популяцией почкующихся дрожжевидных клеток, сохранившихся на биопленках в виде колоний разной формы, у которых мицелий редуцирован и способен к почкованию. Этот признак сближает микрофоссилии с аскомицетными грибами. Колонии микрофоссилий образованы одиночными почкующимися, иногда делящимися клетками (табл. XIII, фиг. 1, см. вклейку) круглой, овальной, цилиндрической и треугольно-овальной формы. Размеры их несколько варьируют. Диаметр у сфероидальных клеток 5–20 мкм, овальные длиной 5. Присутствие в колониях клеток вытянутой формы до 100 мкм заметно отличает их от остальных кле-

ток, напоминая мешковидную форму конидий аскомицетов (табл. XIII, фиг. 4).

Клеточная стенка микрофоссилий прочная. На это указывает отсутствие у *Eosaccharomyces* разрушенных экземпляров. Хорошая сохранность может отражать наличие пигмента меланина и некоторых каротиноидов, придающих особую прочность клеточной стенке грибов (Gorbushina, 2003).

Особенностью *Eosaccharomyces* является характер взаимодействия клеток друг с другом. Он направлен на достижение возможно большего количества соприкосновений каждой из клеток с соседними клетками. Просматривается расположение многоклеточных цепочек в колонии по спирали (табл. XIII, фиг. 2). При такой аранжировке клетки соединены как полюсами, так и боковыми сторонами. В последнем случае клетки могли сливаться без образования разделительной стенки, т.е. происходил процесс анастомоза (см. стрелку в верхней части фиг. 2). У большинства контактирующих клеток отмечается изменение сфероидальной формы на треугольно-овальную, цилиндрическую и даже раздвоение клеточной стенки (см. стрелку, табл. XIII, фиг. 2 — в нижней части более крупного мицелия). Кроме того, *Eosaccharomyces* могли отпочковывать дополнительные мелкие дочерние почки, выполнявшие своеобразную роль клеток-посредников (табл. XIII, фиг. 2, клетка в центре меньшей колонии). Так клетка — посредник удерживает отрывающуюся от материнской колонии, двухрядную цепочку клеток в процессе возможного разделения колоний (табл. XIV, фиг. 1, см. вклейку; см. стрелку). Посредством таких клеток устанавливалась кооперация всех членов колонии и усложнялся характер поведения клеток. В связи с выше указанными наблюдениями следует отметить особый механизм соединения дрожжевидных клеток.

При соприкосновении клетки в трех—четырёх точках она приобретает треугольно-овальную форму (табл. XIII, фиг. 2). Для достижения соприкосновения одной клетки с двумя соседними клетками, лежащими в одной плоскости на разной высоте, такой клетке приходилось несколько увеличиться в диаметре и слегка раздвоиться (табл. XIII, фиг. 2, см. нижнюю стрелку) или развить изогнутый росток (табл. XIV, фиг. 5, см. верхнюю стрелку). Соприкосновение клетки в пяти точках не изменило ее круглой формы, но заметно повлияло на увеличение размера (табл. XIV, фиг. 4). Увеличение объема клетки у грибов может отражать полиплоидность дрожжевых грибов. Полиплоидия в онтогенезе вегетативных популяций у современных дрожжей обуславливает определенную направленность метаболизма при фер-

ментативной деятельности и синтезе органических соединений. К таким клеткам применимо название ферментативных клеток, которые выполняют функции брожения в анаэробных условиях и могут образовываться и при доступе кислорода (Мацкевич, 1981). Имеются данные о большой устойчивости диплоидных и полиплоидных форм дрожжей и других грибов к разным видам облучения по сравнению с гаплоидными (Арман, Ардашников, 1964). Изменение формы и размера клеток у рифейских организмов предполагает развитие у них такого механизма как манипулирование клеточной стенкой. Стенка становилась подвижной в зависимости от количества полученной цитоплазмы от соседних клеток.

Микрофоссилии *Eosaccharomyces*, подобно современным *Saccharomyces*, не имеют настоящего мицелия, но зато древние дрожжевидные организмы развили прогрессивный механизм для совершенствования мицелиальной структуры. Он выражен в увеличении охвата площади питания посредством модульного строения псевдомицелия (табл. XIV, фиг. 1). Образование отдельных надстроек осуществлялось благодаря способности грибов к ревертированию (росту в обратном направлении). Начало такого процесса отмечается при формировании клетками трихомо-подобного строения (рис. 2, б), которое быстро переходило в псевдонитчатое с появлением у клеток боковых дочерних почек, иногда расположенных по одной стороне многоклеточной гифы и развивающихся по направлению к материнской гифе. При контакте с гифой происходило образование замкнутого пространства (табл. XIV, фиг. 2).

Процесс петлеобразного поворота и обратного роста к родительскому типу можно наблюдать на примере развития многоклеточного псевдомицелия *Eosaccharomyces* (табл. XIII, фиг. 3) и экземпляра, в котором от центральной уплотненной части многоклеточного псевдомицелия, от раздвоенной клетки влево отходит цепочка двурядных клеток (табл. XIV, фиг. 5). Цепочка надстроена дочерними почками и повернута в обратную сторону к родительскому мицелию и заканчивается контактом клетки, заметно увеличенной и раздвоенной для того, чтобы одновременно вступить в соприкосновение с несколькими клетками родительского мицелия. В результате обратной связи и контакта клеток создана замкнутая индивидуальная многоклеточная структура — колония, способная к функционированию. Колонии могли увеличиваться в размерах или, наоборот, распадаться при достижении критической плотности популяции *Eosaccharomyces* (рис. 2).

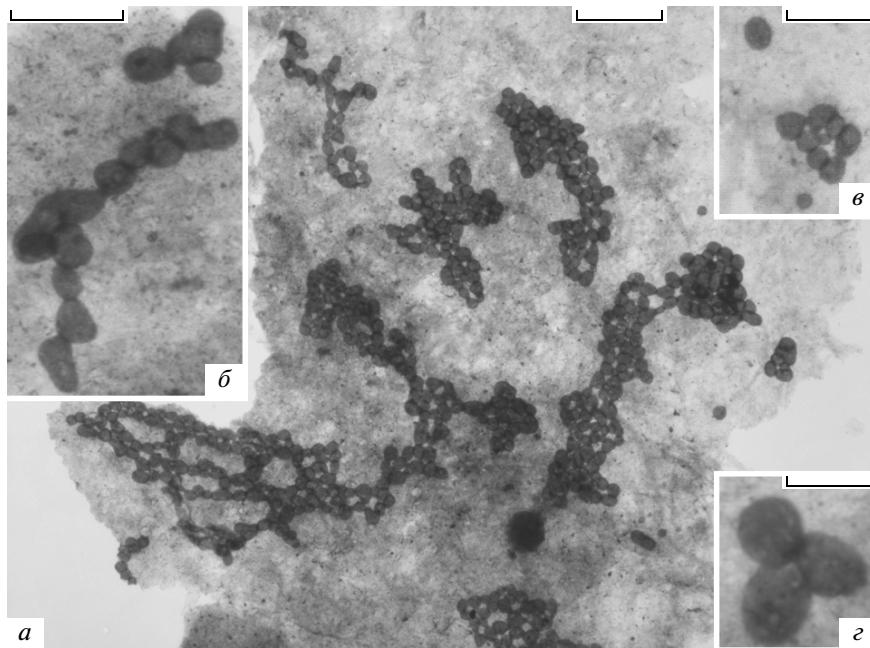


Рис. 2. Морфологическое разнообразие колоний *Eosaccharomyces*: *a* – фрагмент биопленки с микроколониями *Eosaccharomyces* разной архитектуры, показывающими тенденцию к секториальному разделению на колонии с меньшим количеством клеток; *b–c* – экземпляры с различными вариантами начального развития колоний, экз. № 5040-19-76; масштаб линейки: *a* – 100 мкм; *b–c* – 50 мкм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эукариотные микрофоссилии *Eosaccharomyces* показывают признаки эволюционных преобразований – развитие из относительно простого организма сложной многоклеточной колониальной структуры. Они дают представление об одном из предполагаемых многократных переходов организмов из одноклеточного состояния к многоклеточному (Knoll, 2011). В позднем рифее существовала такая биологическая организация, как быстрая трансформация одиночных организмов и создание ими структур с псевдотканевой многоклеточностью, что усложнение метаболической активности и развитие регуляторного типа формообразования, возможно, с разными их функциями.

Способность образования обратной связи и манипулирования клеточной стенкой приводило к образованию у *Eosaccharomyces* замкнутого пространства и формированию автономной многоклеточной структуры. Считается, что именно в колониальной популяции, а не в отдельной особи, могли возникать новые модификации (Shapiro, 1998).

Становление новых признаков у *Eosaccharomyces* происходило в силу специфики их организации, заключающейся в непосредственной связи клетка к клетке, позволяющей быструю передачу клеточных сигналов, и в возможности изменения

их морфологии благодаря вероятной системе регуляции экспрессии генов (Марков, 2004).

Для осмотрочно питающихся организмов необходимо разрастание мицелия для большего охвата площади и утилизации субстрата. С этой целью у *Eosaccharomyces* выработан модульный тип образования мицелия. С другой стороны, распадение колоний на секторы и поселение меньшей группой в удобную для грибов нишу – структурно выгодная стратегия, поскольку легче найти нишу для выживания и коллективно внедряться в субстрат, сообща защищаться, вырабатывая необходимые для этого энзимы (Gorbushina, 2007).

Микрофоссилии *Eosaccharomyces* могли выполнять важную роль в древней биосфере Земли. Подобно современным дрожжам, древние дрожжевидные организмы также обуславливали процессы брожения. Имея высокую скорость обмена веществ, с такой же скоростью древние организмы могли расти и размножаться и, в итоге, они оказывали существенное влияние на изменение окружающей среды, способствуя накоплению атмосферного кислорода, участвуя в выветривании и формировании глинистых пород. Есть предположения о раннем появлении организмов, подобных дрожжам, которые могли формировать стероиды (важный компонент клеточной мембраны некоторых организмов), используя минимальное количество кислорода, синтезируя стеролы из окружающей среды (Waldbauer et al., 2011). Обнаруженная у

дрожжей такая способность могла играть ключевую роль в образовании многоклеточности.

Морфология, циклы развития представленных организмов дают основание предполагать, что радиация дрожжеподобных грибов относится к позднему протерозою.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы 28 Президиума РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арман И.П., Ардашников С.Н. Зависимость выхода лабораторных биохимических мутаций у дрожжей от их плоидности и действий различных видов излучения // Докл. АН СССР. 1964. Т. 154. № 1. С. 212–215.
- Астафьева М.М., Розанов А.Ю. Древнейшие коры выветривания (на примере Карелии) и микрофоссилии // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. М.: ПИН РАН, 2010. С. 10–22.
- Герман Т.Н. Находки грибов в рифее // Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука, 1979. С. 129–136.
- Герман Т.Н. Органический мир миллиард лет тому назад. Л.: Наука, 1990. 50 с.
- Герман Т.Н., Подковыров В.Н. О грибах в позднем рифее // Палеонтол. журн. 2006. № 2. С. 89–95.
- Герман Т.Н., Подковыров В.Н. Роль цианобактерий в сообществе лахандинской микробиоты // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 81–92.
- Давыдов Ю. В. Рифейские отложения юго-востока Сибирской платформы и ее обрамления (состав и происхождение). Новосибирск: Наука, 1975. 108 с. (Тр. Ин-та геол. геофиз. СО АН СССР. Вып. 207).
- Довгаль И.В. Эволюционные перестройки онтогенеза и возникновение многоклеточности // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 2. С. 159–166.
- Заварзин Г.А. Субаэральные процессы в трансформации географической поверхности // Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем. М.: ПИН РАН, 2009. С. 23–27.
- Заварзина А. Г. Реконструкции возникновения палеопочв на основе современных процессов гумусообразования // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. М.: ПИН РАН, 2010. С. 36–75.
- Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетический очерк. Л.: Наука, 1968. 287 с.
- Казанский Ю.П. Рифейские отложения Сибирской платформы и прилегающих складчатых сооружений. Новосибирск: Наука, 1973. 208 с.
- Курс низших растений. М.: Высшая школа, 1981. 521 с.
- Курсанов Л.М. Микология. М.: Высшая школа, 1953. 480 с.
- Малахов В.В. Основные этапы эволюции эукариотных организмов // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 25–32.
- Марков А.В. Проблема происхождения эукариот // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 3–12.
- Мацкевич Н.В. Спонтанная изменчивость и кариология несовершенных грибов. М.: Наука, 1981. 183 с.
- Нужнов С.В. Рифейские отложения юго-востока Сибирской платформы. М.: Наука, 1967. 175 с.
- Подковыров В.Н. Палеоэкология и тафномия лахандинской микробиоты верхнего рифея Сибири // Проблемы зарождения и эволюции биосферы. М.: Либроком, 2008. С. 531–540.
- 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 // Докл. РАН. 2000. Т. 372. № 2. С. 216–221.
- Семихатов М.А., Серебряков С.Н. Сибирский гипостратотип рифея. М.: Наука, 1983. 223 с.
- Скляров Р.Я. Палеогеография позднего докембрия юго-восточной части Сибирской платформы в кумандинское время // Геология и металлогения докембрия Дальнего Востока. Л.: Наука, 1981. С. 77–84.
- Тимофеев Б.В., Герман Т.Н. Лахандинская микробиота // Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука, 1979. С. 104–111.
- Akst J. From simple to complex // The Scientist. 2011. V. 25. № 1. P. 38.
- Bonnreille S., Smits M.M., Brown A. et al. Plant-driven fungal weathering: early stages of mineral alteration at the nanometer scale // Geology. 2009. V. 37. P. 615–618.
- Butterfield N.J. Modes of pre-Ediacaran multicellularity // Precambrian Res. 2009. V. 173. P. 201–211.
- Ceccato-Antonini S.R. Biotechnological implications of filamentation in *Saccharomyces cerevisiae* // Biotechnol. Lett. 2008. V. 30. P. 1151–1161.
- Fedonkin M.A. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record // Paleontol. Res. 2003. V. 7. № 1. P. 9–41.
- Gaidos E., Dubuc T., Dunford M. et al. The Precambrian emergence of animal life: a geobiological perspective // Geobiol. 2007. V. 5. № 4. P. 351–373.
- Gladfelter A.S. Control of filamentous fungal cell shape by septins and formins // Nat. Rev. Microbiol. 2006. V. 4. P. 223–229.
- Gorbushina A.A. Microcolonial fungi: survival potential of terrestrial vegetative structures // Astrobiology. 2003. V. 3. P. 543–554.
- Gorbushina A.A. Life on the rocks // Environ. Microbiol. 2007. V. 9 № 7. P. 1613–1631.
- Heckman D.C., Geiser D.M., Eidell B.R. et al. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // Science. 2001. V. 293. № 5532. P. 1129–1133.
- Hoffland E., Kuyper T.W., Wallander H. et al. The role of fungi in weathering // Front Ecol. Environ. 2004. V. 2. P. 258–264.
- Knoll A.H. The geological consequences of evolution // Geobiology. 2003. V. 1. P. 3–14.
- Knoll A.H. The multiple origins of complex multicellularity // Ann. Rev. Earth and Planetary Sci. 2011. V. 39. P. 217–239.
- Koschwanetz J.H., Foster K.R., Murray A.W. Sucrose Utilization in Budding Yeast as a Model for the Origin of Undifferentiated Multicellularity. PLoS Biol. 2011. V. 9. № 8. e1001122.
- Padovan A.C.D., Sanson G.F.O., Brunstein A., Briones M.R.S. Fungi evolution revisited: application of the penalized like-

likelihood method to a bayesian fungal phylogeny provides a new perspective on phylogenetic relationships and divergence dates of ascomycota groups // *J. Mol. Evol.* 2005. V. 60. P. 726–735.

Podkovyrov V.N. Mesoproterozoic Lakhanda Lagerstatte, Siberia: Paleoecology and taphonomy of the microbiota // *Precambrian Res.* 2009. V. 173. P. 146–153.

Ratcliff W.C., Denison R.F., Borrello M., Travisano M. Experimental evolution of multicellularity // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2012. V. 109. № 5. P. 1595–1600.

Shapiro J.A. Thinking about bacterial populations as multicellular organisms // *Annu. Rev. Microbiol.* 1998. V. 52. P. 81–104.

Steenkamp E.T., Wright J., Baldauf S.L. The protistan origins of animals and fungi // *Mol. Biol. Evol.* 2006. V. 23. № 1. P. 93–106.

Waldbauer J.R., Newman D.K., Summons R.E. Microaerobic steroid biosynthesis and the molecular fossil record of Archean life // *PNAS.* 2011. V. 108. № 33. P. 13409–13414.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1–4. Колонии ископаемых дрожжевидных клеток из лахандинской микробиоты: 1 – фрагмент микроколонии с незаконченным делением клеток, экз. № 10в.; 2 – разъединение мицелия на две колонии, форма клеток в колониях меняется от сферической до треугольно-овальной и цилиндрической, экз. № 5530-19-76; 3 – петлевидное закручивание многоклеточных нитей, экз. № 5536-19-76; 4 – колония, в которой часть клеток имеет подобие конидиального строения, экз. № 5530-19-76; масштаб линейки – 100 мкм.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–5. Морфологическое разнообразие колоний дрожжевидных клеток из лахандинской микробиоты: 1 – модульный тип образования псевдомицелия; 2 – псевдотрихомное строение дрожжевидных клеток; 3 – морфология современных почкующихся дрожжевых клеток (Курс низших растений, 1981); 4 – веточка ископаемого мицелия; фиг. 1, 2, 4 – экз. № 5540-19-76; 5 – многоклеточная колония с процессом ревертирования и образование обратной связи дрожжевидных клеток, экз. № 5529-19-76; масштаб линейки – 100 мкм.

On the Constructive Possibilities of the Riphean Microfossils *Eosaccharomyces*

T. N. Hermann, V. N. Podkovyrov

Yeast-like microfossils from the Meso-Neoproterozoic boundary beds of the Neruyen Formation (southeastern Siberia) are studied. The structural features of the fossil organisms the life cycle of which started with the development of single budding cells that subsequently formed complex multicellular microcolonies are described. Ancient yeast-like cells possessed a number of adaptive strategies. The ability of reverteration (backward growth) led to the formation of a closed space. The pseudomycelial structure was improved by means of its modular organization. The morphological change and enlargement of some cells in a colony were regulated by cooperation between cells. The presence of Riphean yeast-like fossils in billion-year-old rocks may suggest the radiation of Ascomycota in the Mesoproterozoic Eon.

Keywords: yeast fungi *Eosaccharomyces*, eukaryotic microfossils, Lakhanda Group, Neoproterozoic, southeastern Siberia

