

# Морфологические особенности биогенных ультрамикробразований в строматолитах и интерпретация их происхождения

Т.В. Литвинова

*Геологический институт РАН, 119017 Москва, Пыжевский пер., 7  
litvinova-geo@rambler.ru*

На протяжении длительного времени неизменный интерес у исследователей, работающих в различных направлениях естественных наук (микробиологии, литологии, палеонтологии и др.), вызывает генезис строматолитов – пород, которые являются первыми свидетельствами появления жизни на Земле. Несмотря на это, долгое время не представлялось возможным получить хоть какой-либо фактический материал об их строителях, сыгравших важную роль в возникновении этих пород и сформировавших их необычные текстурно-структурные особенности. Использование электронного микроскопа позволило сделать первый шаг в этом направлении, то есть установить биогенные ультрамикроструктуры, fossilized бактерии и водоросли и их следы в строматолитах, а так же определить химический состав, изучить морфологию этих образований и их взаимодействие с неживой природой. Все это привело к попытке систематизировать биогенные ультрамикроструктуры и выявить закономерности их распределения в породах разного возраста.

Напомним, что строматолиты – это породы, сформировавшиеся в результате сложного взаимодействия жизнедеятельности сообщества синезеленых водорослей и бактерий и процессов осадконакопления [Комар, 1964, 1966; Крылов, 1966, 1975; Раабен, 2005, 2006; Семихатов, 1974; Серебряков, 1975; и др.]. В разрезах они представлены пачками тонких, нарастающих друг на друга слоев, часто скорлуповатых, иногда даже концентрически-слоистых, и сложены преимущественно карбонатными породами, известняками и доломитами. Обычно изучение строматолитов осуществлялось с помощью метода графического препарирования и с применением бинокулярной лупы, что позволило выделить таксоны по текстурно-структурным особенностям породы и составить их формальную классификацию.

Большинство исследователей предполагали, что слоистость строматолитовых построек, обусловленная чередованием в породе двух слоев

разной окраски и строения, связана с попеременным формированием органогенного и минерального слоев. Изучение их с максимально возможным увеличением, то есть с помощью электронного микроскопа, показало, что тонко чередующиеся слои действительно представлены этими двумя типами. Первый из них сложен пелитоморфным материалом, а второй включает разнообразные по форме частицы неминерального происхождения и их следы, которые представляют собой fossilized биогенные ультрамикробразовании или, точнее, ультрамикроструктуры. Таким образом, было установлено, что в строматолитах и при большом увеличении фиксируются эти же два слоя, имеющие различную генетическую природу. Причем в зависимости от морфологического строения fossilized биочастиц и их взаиморасположения в органогенных слоях, разделяемых минеральными слоями, и формировались своеобразные микроструктуры пород (полосчатая, ленточная, сгустковая и т.д.), положенные в основу формальной классификации строматолитов [Литвинова, 2009, 2014б].

Детальное исследование строматолитовых построек разного возраста позволило установить в них разнообразные биогенные ультрамикробразовании, часть из которых присутствует повсеместно. При этом некоторые из них встречаются только в определенном временном интервале. Обнаружение этих частиц и изучение их морфологии, состава и закономерностей распределения в строматолитах разного возраста и, соответственно, местонахождения стало возможным с помощью нового метода исследования, основанного на использовании электронного микроскопа. Несмотря на его недавнее появление, уже получены интересные данные, на базе которых возможна некоторая первичная систематика биогенных ультрамикробразований, углубление и уточнение которой открывает широкие возможности для детальнейшего изучения генезиса строматолитовых построек и даже их более точного датирования.

Таблица 1

Элементарный состав нескольких бактериальных пленок (пробы №1–4) и вмещающей их породы (проба №5)

Элемент	№ пробы									
	1		2		3		4		5	
	В	А	В	А	В	А	В	А	В	А
С	36,35	51,27	52,91	67,02	38,49	50,31	54,76	66,34	10,26	17,05
О	33,71	35,69	25,45	24,20	42,64	41,84	31,12	28,30	48,51	60,53
Mg	0,28	0,19	0,35	0,22	0,48	0,31	0,38	0,23	0,88	0,72
Al	0,56	0,35	0,56	0,32	0,54	0,31	0,29	0,16	3,07	2,28
Si	1,06	0,64	2,32	1,26	1,42	0,79	0,57	0,30	0,04	0,87
К			0,48	0,19	0,28	0,11				
Ca	28,04	11,85	17,93	6,81	16,15	6,33	12,88	4,67	37,25	18,56

Примечание. В – весовой состав, %; А – атомный состав, %.

В настоящее время все биогенные образования в строматолитах можно разделить по форме на пять крупных групп, включающих различные морфотипы. Первая группа включает обрывки бактериальных биопленок. Вторая объединяет различные вытянутые образования, у которых длина в десятки-сотни раз превышает ширину. Третья группа обособляет различные округлые образования, то есть кокковидные формы. К четвертой мы отнесли группу биогенных образований необычной, редкой формы, характерной для строматолитов определенного отрезка геологического времени. Пятая группа объединяет колонии разнообразного строения, включающие различные по внешнему облику, форме, размеру и составу биогенные образования. Следует отметить также присутствие в некоторых из строматолитов органических сгустков, характеризующихся высоким содержанием углеродного вещества и неопределенной, нечеткой формой. Происхождение их не совсем понятно.

Наиболее распространенными морфотипами в строматолитах является группа бактериальных пленок, скопление которых возможно наблюдать даже в пределах небольшого участка и без того маленькой пробы (табл. I, фиг. 1). Они присутствуют в строматолитах практически повсеместно, независимо от возраста, от протерозойских (табл. I, фиг. 2) до современных (табл. I, фиг. 6) построек. Размер их составляет от 20 до 50 мкм, при большом увеличении видно, что бактериальные биопленки обычно смяты и расплющены, поверхность таких образований сморщена в результате уплотнения и обезвоживания осадка при формировании породы (табл. I, фиг. 2–4). Некоторые из них включают пучки нитевидных бактерий (табл. I, фиг. 4, 6). Такие биопленки обычно достаточно плотные, другие сопровождаются кокковидными бактериями (табл. I, фиг. 2), иногда в одной биопленке можно увидеть и те, и другие (табл. I, фиг. 3, 3<sub>1</sub>, 3<sub>2</sub>).

Покровные бактериальные пленки (табл. I, фиг. 5) существенно отличаются от вышеописанных. Они представляют собой тончайшие образования, обволакивающие породу и нивелирующие ее поверхность, иногда частично (табл. I, фиг. 5) или полностью (табл. I, фиг. 5<sub>1</sub>) перекрывая кокковидные бактерии, просматривающиеся сквозь биопленку. Все минерализованные бактериальные пленки близки по составу к вмещающим их породам, но отличаются от них достаточно высоким содержанием углерода (табл. I).

Среди различных вытянутых образований можно выделить несколько морфотипов. Наиболее распространенными из них являются нитевидные бактерии (табл. II, фиг. 1) или их следы (табл. II, фиг. 4) – единичные находки последних хорошо фиксируются в пелитоморфном минеральном слое. Это указывает на то, что после каждого выпадения осадка, захоранивающего бактериально-водорослевое сообщество, осуществлялось продвижение отдельных особей (трихом) на поверхность для создания нового сообщества, что позволяло колонии восстановиться. Если попытка оказывалась удачной для трихомы, в минеральном слое породы оставался след, а если она погибала во время продвижения на поверхность нового осадка, фоссилизированный организм сам достаточно хорошо сохранялся в его пелитоморфном материале [Литвинова, 2009]. В бактериальном слое, включающем преимущественно нитевидные бактерии, сохранность последних в породе несколько хуже. Однако хорошо просматривается, что структура сформирована перекристаллизованными нитевидными образованиями, формирующими ленточную микроструктуру, как, например, в *Colonella laminata* Komar [Комар, 1966]. На новом минеральном осадке возникала тончайшая биопленка, объединенная слизистой оболочкой, фоссилизированные обрывки которой были показаны выше

(табл. I). Она быстро разрасталась, захватывая все большую площадь. Когда поколение организмов в колонии достигало максимального размера, происходило истощение субстрата и сообщество лишалось полноценной питательной среды. Уменьшалась концентрация полезных для роста клеток элементов, прежде всего количество углерода, являющегося источником энергии, а также макро- и микроэлементов. Как только бактериальное сообщество исчерпывало возможности субстрата, рост и размножение организмов становились невозможными, что привело бы к гибели сообщества. Однако, в результате изъятия многочисленными организмами углекислого газа, значение pH воды повышалось значительно быстрее, что ускоряло выпадение осадка и, следовательно, приводило к захоронению лишённой питания колонии. Молодые сильные организмы пробирались на поверхность нового осадка, где было достаточно питания для их роста и, соответственно, размножения, которое происходило очень быстро. Для создания новой колонии достаточно было даже одной особи, при этом каждая трихома окружала себя слизистой оболочкой, которая и оберегала ее и ее потомство, сохраняла влагу в засушливое время и служила источником питания. Поэтому высохшие остатки биопленок с высоким содержанием углерода так широко распространены в строматолитах.

Значительно реже, чем нитевидные фоссилизованные бактерии, среди группы вытянутых образований встречаются минерализованные организмы в форме трубочек (табл. II, фиг. 5), часто с полостью внутри (табл. II, фиг. 2, 3, 7), однако в некоторых отдельных таксонах строматолитов они или их следы могут быть распространены достаточно широко. Обычно форма биогенных ультрамикроструктур и повышенное содержание в них углерода сохраняются хорошо, если в составе образований присутствует хотя бы небольшое количество кремнезема. Такие частицы-трубочки встречаются в докембрийских строматолитах разного возраста – от раннепротерозойских (табл. II, фиг. 3) до позднерифейских (табл. II, фиг. 5). Однако в фанерозойских образованиях и при отсутствии кремнезема биогенные полые трубочки сохраняются. Так, некоторые таксоны пермских строматолитов Актюбинской области изобилуют такими трубочками, их можно наблюдать как в продольном (табл. II, фиг. 2), так и в поперечном разрезе, иногда они бывают сдвоенные (табл. II, фиг. 7). Однако эти образования полностью замещены карбонатным материалом, углерод и другие биофильные элементы в них отсутствуют.

Несколько иного облика частицы, относящиеся к этой же группе, можно наблюдать в одном

из таксонов протерозойских строматолитов Карелии. В нем установлены своеобразные гибкие длинные ультрамикробразовании, располагающиеся в отверстиях («норах»). В пределах одного небольшого участка пробы (400×400 мкм) можно встретить скопление таких форм (табл. II, фиг. 6). Каждая из них находится в углублениях внутри породы, скручиваясь несколько раз и опоясывая стенки «нор». Эти образования характеризуются гомогенной структурой и высоким содержанием углерода, сопоставимым по количеству только с бактериальными пленками (химический состав этих образований определялся из образцов керна сверхглубокой Онежской скважины). У этих низших растений – синезеленых водорослей – отсутствует проводящая система, корни и стебли, любое движение воды могло бы их легко смыть, поэтому им было необходимо каким-то путем закрепиться на месте, размещаясь в «норах». Это, по-видимому, указывает на то, что они являлись эндолитами, то есть сверлящими организмами, которые поселялись на поверхности субстрата, а затем внедрялись в него за счет выделения органических кислот, растворяющих находящийся под ними известковый ил. При этом организмы не теряли связи с внешней средой – им были необходимы свет, определенная температура, содержание в воде биологически активных веществ, макро- и микроэлементов, а также неорганического источника углерода, который должен был компенсировать его недостаток в водорослях, уже способных к фотосинтезу.

Наиболее удобные условия для роста последующих водорослей создавались в этих же отверстиях. Вода в них была обогащена органическим веществом и микроэлементами, освещения хватало, в то же время они были защищены от прямых солнечных лучей, но не изолированы от течения, выносившего продукты разрушения. Такие организмы сопровождалась и различными другими биогенными образованиями [Литвинова, 2013], которые являлись в прошлом и продуцентами и деструкторами – отмирающие водоросли служили и им, и своему потомству источником питания. Следует отметить, что подобные образования установлены пока лишь в одном таксоне карельских строматолитов, причем они являются для него структурообразующими [Литвинова, 2013].

Следующая группа ультрамикроструктур объединяет округлые частицы. Некоторые из них представляют собой довольно крупные единичные образования овальной формы размером до 50 мкм в диаметре (табл. II, фиг. 8) и характеризуются высоким содержанием углерода (табл. 2). Другие имеют правильную шарообразную фор-

Таблица 2

Элементарный состав сложного (табл. II, фиг. 8) биогенного образования (проба №1) и вмещающей его породы (проба №2)

Элемент	№ пробы			
	1		2	
	В	А	В	А
С	39,29	52,07	11,98	19,98
О	37,94	37,75	47,93	59,99
Na	1,94	1,34		
Mg	0,73	0,48		
Al	0,44	0,26		
Si	1,79	1,01		
Cl	3,81	1,71		
K	1,53	0,62		
Ca	10,54	4,19	40,09	20,03
Fe	2,00	0,57		

Примечание. Условные обозначения см. на табл. 1.

му, размер их не достигает и 10 мкм; между ними и вмещающими их отложениями в процессе обезвоживания и дальнейшей литификации осадка образуется полое пространство (табл. II, фиг. 10); при нарушении целостности породы шарики выпадают, оставляя пустоты (табл. II, фиг. 9). Такие образования могут быть достаточно широко распространены в отдельных таксонах миоценовых строматолитов и даже играть роль структурообразующих, они присутствуют и в более древних породах, но распространены там гораздо меньше. Такие минерализованные кокковидные бактерии могут быть различными по химическому составу: и карбонатными с заметным повышением углерода и присутствием других биофильных элементов, и кремневыми. Последние встречаются только в докембрийских строматолитах.

В строматолитах докембрия часто остаются отпечатки организмов, причем в некоторых из них прекрасно сохраняется углерод, отсутствующий во вмещающей их породе. Так, в верхнерифейских кремневых строматолитах Малого Каратау (Казахстан) достаточно широко распространены «расходящиеся круги» (табл. II, фиг. 11). Эти отпечатки включают от трех до пяти концентрических кольцевых структур все возрастающего диаметра; самый маленький из этих «кругов» составляет 5–7 мкм в диаметре, а самый большой – 100 мкм.

В отдельную группу следует выделить образования сложной формы, встречающиеся достаточно редко и обычно в строматолитах одного возраста. Возможно, при массовом использовании метода именно с помощью этих биогенных ультрамикрообразований станет возможно определять или уточнять возраст строматолитов. Они

могут быть самой различной формы (табл. II, фиг. 12–14, 16), в среднем их размер составляет ~10 мкм, но встречаются и более крупные образования. Некоторые из них разделяются на две три части – «ветки», на конце которых находятся округлые частицы (табл. II, фиг. 12), другие имеют конусовидную «ножку» с круглой «чашей» наверху (табл. II, фиг. 13), третьи напоминают сложный объемный многогранник (табл. II, фиг. 14). Они так же могут иметь форму «розочки» (табл. II, фиг. 6) или «стрелки» (табл. II, фиг. 17), встречаются и образования другой конфигурации [Литвинова, 2014а]. Хорошая сохранность и химический состав позволяют легко отличить их от минеральных агрегатов.

Особое место среди установленных биогенных образований и структур занимают колониальные сообщества различного строения (табл. II, фиг. 15), часть из которых занимает отверстия в породе. Некоторые организмы строят «паутинки», состоящие из сот с шестигранными или круглыми отверстиями, в которых помещаются кокковидные бактерии (табл. II, фиг. 18). Другие поселяются на сложных, оригинальных по форме образованиях (табл. II, фиг. 16). Их размер составляет не более 0,1 мкм, причем колония таких бактерий-паразитов оказалась сложена редкоземельными элементами, отсутствующими во вмещающих породах [Литвинова, 2009]. В некоторых строматолитах встречаются также колонии железобактерий, которые и окрашивают породу в розовые или бордовые цвета [Наугольных, Литвинова, 2014].

Несмотря на то, что размеры проб, изученных с помощью электронного микроскопа, не превышали 10 мм, нами было установлено большое количество различных биогенных ультрамикрообразований в строматолитах разного возраста, часть из которых и представлена в данной работе. Именно эти микроорганизмы формировали текстурно-структурные особенности породы, причем каждое конкретное сообщество функционировало в определенный отрезок времени. В некоторых строматолитах отмечается преимущественное развитие тех или иных морфотипов, что может говорить о распространении в данных условиях микроорганизмов с конкретными физиологическими функциями. Однако в основном сообщество характеризуется видовым разнообразием, что и способствовало устойчивому продолжительному функционированию экосистемы в целом [Заварзин, 1993].

На поверхности осадка возникла тончайшая бактериальная биопленка. Влияние жизнедеятельности организмов на геохимическую обстановку приводило к ускорению выпадения осадка и захоронению исчерпанного ими субстрата пи-

тания, что позволяло сообществу восстановить колонию на его поверхности. Ускоряемое таким образом осадконакопление прерывало реакцию фотосинтеза, сменяя ее деструкцией сообщества, в результате чего осуществлялось простран-

ственное разделение органогенных и минеральных слоев. Прямая и обратная связи осуществлялись не только при взаимодействии осадка и биоса, но также и между органогенными слоями путем переноса организмами биогенного материала.

## Литература

*Заварзин Г.А.* Развитие микробных сообществ в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. – М.: Наука, 1993. – С. 212–222.

*Комар В.А.* Столбчатые строматолиты рифея севера Сибирской платформы // Ученые записки Научно-исследовательского института геологии Арктики. Палеонтология и биостратиграфия. Вып. 6. – Л.: НИИ-ГА, 1964. – С. 84–105.

*Комар В.А.* Строматолиты верхнедокембрийских отложений севера Сибирской платформы и их стратиграфическое значение. – М.: Наука, 1966. – 122 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 154).

*Крылов И.Н.* Рифейские и нижнекембрийские строматолиты Тянь-Шаня и Каратау. – М.: Наука, 1966. – 88 с.

*Крылов И.Н.* Строматолиты рифея и фанерозоя. – М.: Наука, 1975. – 240 с.

*Литвинова Т.В.* Новые данные по строению и составу строматолитовых построек (С. Прианабарье) // Литология и полезн. ископаемые. – 2009. – №4. – С. 428–443.

*Литвинова Т.В.* Строматолитостроители и их роль в формировании структуры строматолитов Карелии // Водоросли в эволюции биосферы. – М., 2013. – С. 75–78.

*Литвинова Т.В.* Строматолитовые фосфориты Южного Урала и их генезис // Литосфера. – 2014а. – №2. – С. 50–59.

*Литвинова Т.В.* Ультрамикроструктуры строматолитового рифа Северного Прианабарья и их происхождение // Литология и полезн. ископаемые. – 2014б. – №5. – С. 443–454.

*Наугольных С.В., Литвинова Т.В.* Строматолиты из пермских отложений Пермского Приуралья: новый форм-род *Alebastrophyton* Naug. et Litvinova, gen. nov. // Палеонтология в музейной практике. Сб. научн. раб. – М.: Медиа-Гранд, 2014. – С. 33–43.

*Раабен М.Е.* Министроматолиты протерозоя и архея: таксономический состав последовательных комплексов // Стратигр. Геол. корреляция. – 2005. – Т. 13. – №4. – С. 35–48.

*Раабен М.Е.* Размерность столбчатых строматолитов как результат эволюции строматолитовых экосистем // Стратигр. Геол. корреляция. – 2006. – Т. 14. – №2. – С. 52–66.

*Серебряков С.Н.* Особенности формирования и размещения рифейских строматолитов Сибири. – М.: Наука, 1975. – 175 с.

*Семихатов М.А.* Стратиграфия и геохронология протерозоя. – М.: Наука, 1974. – 302 с.

## Объяснения к фототаблицам

**Таблица I**

Бактериальные биопленки в строматолитах разного возраста

Фиг. 1. Скопление биопленок; Якутия, р. Ура, венд.

Фиг. 2. Смятая биопленка с кокковидными бактериями; Карелия, нижний протерозой.

Фиг. 3. Биопленка со сморщенной поверхностью и пучком нитевидных и кокковидных бактерий; Оленекское поднятие, средний рифей; увеличенные фрагменты: 3<sub>1</sub> – пучки нитевидных бактерий; 3<sub>2</sub>, 3<sub>3</sub> – кокковидная бактерия.

Фиг. 4. Две биопленки со сморщенными поверхностями и минерализованным вытянутым образованием; Керченский п-ов, миоцен.

Фиг. 5. Покровная биопленка с кокковидными бактериями; Пермское Приуралье, Кунгур, верхняя пермь; увеличенный фрагмент: 5<sub>1</sub> – кокковидная бактерия, покрытая пленкой.

Фиг. 6. Современные биопленки с вытянутым образованием; Австралия, Шарк-Бей.

**Таблица II**

Биогенные ультрамикробразовании в строматолитах разного возраста

Фиг. 1. Фоссилизированная нитевидная бактерия; Северное Прианабарье, р. Фомич, верхний рифей.

Фиг. 2. Продольный разрез полой трубки; Северное Приуралье, Актюбинская обл., нижняя пермь.

Фиг. 3. Полая трубочка; Карелия, нижний протерозой.

Фиг. 4. След нитевидной бактерии; Северное Прианабарье, р. Фомич, нижний рифей.

Фиг. 5. Трубочка с бактериальными биопленками; Казахстан, Малый Каратау, верхний рифей.

Фиг. 6. Скопление водорослей; Карелия, нижний протерозой.

Фиг. 7. Поперечный разрез сдвоенных трубок; Северное Приуралье, Актюбинская обл., нижняя пермь.

Фиг. 8. Овальное образование; Пермское Приуралье, Кунгур, верхняя пермь.

Фиг. 9. Пустоты, оставшиеся после выпадения шариков; Керченский п-ов, Тобечикское оз., миоцен.

Фиг. 10. Шарик; Керченский п-ов, Тобечикское оз., миоцен.

Фиг. 11. Следы организма – расходящиеся круги; Казахстан, Малый Каратау, верхний рифей.

Фиг. 12. Разветвленное образование с округлыми частицами на конце; Южный Урал, Змеиные горы, нижний рифей.

Фиг. 13. Конусовидная ножка с округлой чашей наверху; Якутия, р. Ура, венд.

Фиг. 14. Сложный объемный многогранник с впадинами гранями; Карелия, нижний протерозой.

Фиг. 15. Колониальное сообщество; Северное Приуралье, Актюбинская обл., верхняя пермь.

Фиг. 16. Сложное образование «роза»; Северное Прианабарье, р. Фомич, нижний рифей.

Фиг. 17. Сложное образование «стрелка»; Пермское Приуралье, Кунгур, верхняя пермь.

Фиг. 18. Колониальное сообщество «паутинка», в отверстиях находятся кокковидные бактерии; Пермское Приуралье, Кунгур, верхняя пермь.



