

## Биогенные ультрамикроструктуры в строматолитах и перспективы их изучения

Т. В. Литвинова

Геологический институт РАН, 119017, г. Москва, Пыжевский пер., 7, стр. 1, e-mail: litvinova-geo@rambler.ru

Поступила в редакцию 26.11.2024 г., принята к публикации 01.04.2025 г.

**Объект исследования.** Цианобактерии и биогенные ультрамикроструктуры в строматолитах. **Цель.** Анализ методов, базирующихся на систематизации строматолитов по морфологическим признакам, и достигнутые с его помощью результаты. Обоснование необходимости продолжения исследования строматолитов. Описание способа выявления в них остатков микроорганизмов, выделение основных морфотипов, и определение их состава. Обсуждение возможностей, достоинств и недостатков нового подхода к изучению биогенных ультрамикроструктур в строматолитах; достоверность данных, получаемых с его помощью, и особенности их интерпретации. Продемонстрировано на примерах, в результате деятельности каких микроорганизмов происходило формирование той или иной микроструктуры строматолитов, положенной в основу их формальной классификации. Метод многократно опробован автором в процессе изучения строматолитов и онколитов разного возраста, результаты опубликованы в ряде ведущих журналов. **Материалы и методы.** Пробы преимущественно из докембрийских биогенных пород, отобранных автором в различных регионах России. Исследование проводилось с помощью сканирующего электронного микроскопа. Механическим способом от образцов отделялись пробы размером около 20 × 20 мм. Напыление осуществлялось золотом в вакуумной установке. Остатки организмов в строматолитах и онколитах устанавливались с помощью TesScanMV-2300 SEM. Их элементный состав фиксировался микроанализатором системы EDS (INCA 200, Oxford Instruments), диаметр сканирования 1 мкм, чувствительность измерений рассеяния поляризованного света 0.001%. **Результаты.** Выявлены многочисленные фоссилизированные остатки организмов в строматолитах. Установлены критерии изменения их состава, в том числе, в результате воздействия вторичных процессов. Интерпретирована роль бактериально-водорослевого сообщества в формировании текстурно-структурных особенностей этих пород. Выделены основные морфотипы биогенных ультрамикроструктур в строматолитах. Обсуждаются обязательные критерии получения достоверных данных и их контроль другими методами. Рассматриваются дальнейшие перспективы исследования организмов в биогенных постройках. **Выводы.** С помощью сканирующего электронного микроскопа и описанной впервые методики стало возможным выявление многочисленных остатков микроорганизмов в строматолитах. Определение их элементного состава и сопоставление этих данных с вмещающей породой помогают контролировать генезис находок и получать полезную дополнительную информацию. Создание классификации строматолитообразующих микрофоссилий и анализ участия организмов в построении текстурно-структурных особенностей строматолитов значительно расширят представления об особенностях формирования этих пород и их возрасте.

**Ключевые слова:** строматолиты, биогенные ультрамикроструктуры, морфотипы, цианобактериальное сообщество, новый метод

### Источник финансирования

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Геологического института РАН (г. Москва), FMMG-2023-0004Б

## Biogenic ultramicrostructures in stromatolites and prospects for their study

Tatiana V. Litvinova

Geological Institute, RAS, 7/1 Pyzhevsky lane, Moscow 119017, Russia, e-mail: litvinova-geo@rambler.ru

Received 26.11.2024, accepted 01.04.2025

**Research subject.** Cyanobacteria and biogenic ultramicrostructures in stromatolites. **Aim.** Analysis of methods based on the systematization of stromatolites according to morphological characteristics, as well as the results obtained using these methods. Justification of the need to continue the study of stromatolites. Description of a method for detecting microbial residues in stromatolites, highlighting the main morphotypes and determining their composition. Discussion of the

**Для цитирования:** Литвинова Т.В. (2025) Биогенные ультрамикроструктуры в строматолитах и перспективы их изучения. *Литосфера*, 25(6), 1282-1297. <https://doi.org/10.24930/2500-302X-2025-25-6-1282-1297>. EDN: PPUUDA

**For citation:** Litvinova T.V. (2025) Biogenic ultramicrostructures in stromatolites and prospects for their study. *Lithosphere (Russia)*, 25(6), 1282-1297. (In Russ.) <https://doi.org/10.24930/2500-302X-2025-25-6-1282-1297>. EDN: PPUUDA

possibilities, advantages, and disadvantages of a new approach to studying biogenic ultramicrostructures in stromatolites, the reliability of the as-obtained data, and the specifics of their interpretation. Examples are provided to demonstrate the activity of which microorganisms resulted in the formation of a particular microstructure of stromatolites, forming the basis for their formal classification. The method described has been repeatedly tested by the author in the process of studying stromatolites and oncoliths of different ages; the results have been published in a number of leading journals. *Materials and methods.* Samples for analysis were collected primarily from Precambrian biogenic rocks in various regions of Russia. The study was conducted using scanning electron microscope. Specimens measuring approximately 20 × 20 mm were mechanically separated from the samples. Gold was deposited in a vacuum chamber. Organism remains in stromatolites and oncoliths were identified using a TesScanMV-2300 scanning electron microscope. Their elemental composition was recorded using an EDS microanalyzer (INCA 200, Oxford Instruments), with a scan diameter of 1 μm and a polarized light scattering sensitivity of 0.001%. *Results.* Numerous fossilized remains of organisms in stromatolites are identified. Criteria for changes in their composition are established, including as a result of exposure to secondary processes. The role of the bacterial-algal community in the formation of textural and structural features of these rocks is discussed. The main morphotypes of biogenic ultramicrostructures in stromatolites are identified. The mandatory criteria for obtaining reliable data and their control by other methods are discussed. Further prospects for the study of organisms in biogenic structures are considered. *Conclusions.* The use of scanning electron microscope and the technique described by the author for the first time has made it possible to identify numerous microbial residues in stromatolites. Determination of their elemental composition and comparison of these data with the host rock facilitate monitoring the genesis of finds and obtaining useful additional information. The creation of a classification of stromatolite-forming microfossils and the analysis of the participation of organisms in the construction of textural and structural features of stromatolites will significantly expand the understanding of the formation features of these rocks and their age.

**Keywords:** *stromatolites, biogenic ultramicrostructures, morphotypes, cyanobacterial community, new method*

#### **Funding information**

*This work was funded by the budget of the Geological Institute of the Russian Academy of Sciences (Moscow), FMMG-2023-0004B*

## ВВЕДЕНИЕ

Строматолитами называют первично карбонатные тонкослоистые породы, представляющие собой литифицированный продукт жизнедеятельности цианобактериального сообщества, сопровождаемого осадконакоплением. В результате сложно функционирующей и устойчивой экосистемы, в которой происходили взаимодействия биогенных и абиогенных процессов, возникали протяженные строматолитовые рифы. Их формирование практически не прекращалось в истории Земли, но наибольшее распространение рифовые постройки получили в докембрии. Их строители обладали способностью не только вписываться в изменчивые природные условия, существовавшие на заре жизни, но и влиять на них, сыграв заметную роль в формировании атмосферы (Заварзин, 1984). Биологическая сущность процесса строматолитообразования, прямые и обратные связи между организмами сообщества (продуцентами и редуцентами), геохимические критерии осадконакопления, проходившего с активным участием микроорганизмов, — эти и другие вопросы вызывают неизменный научный интерес.

В 1960–1970-х гг. осуществлен крупный прорыв в изучении строматолитов (Маслов, 1960; Корлюк, 1960; Кордэ, 1961; Вологдин, 1962; Семихатов, 1962; Крылов, 1963, 1975; Комар, 1964; Комар и др., 1965; Раабен, 1972; Шаповалова, 1974; Серебряков, 1975; и др.), который произошел во

многим благодаря появлению оригинальных методик исследования. Систематическая детальная работа, охватившая многочисленные разрезы, и создание формальной классификации строматолитов сыграли заметную роль в стратиграфическом расчленении докембрийских толщ. Но к 2000 г. потенциал старых методов был исчерпан, и изучение этих пород практически прекратилось. Огромная работа, проведенная по докембрийским строматолитам мира, была полностью завершена, и это направление исследований практически прекратило существование, хотя сканирующий электронный микроскоп уже давно был известен. Но ни с его помощью, ни с использованием мощного оптического микроскопа в карбонатах ничего не удавалось обнаружить. Возникла острая необходимость создания принципиально нового подхода с использованием существующей аппаратуры. И такой метод появился. Он впервые позволил изучать биогенные остатки в строматолитах. Именно изучать, а не фиксировать отдельные находки. Цель работы — рассказать об этом методе, его возможностях и перспективах, и о результатах, полученных с его помощью.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ СТРОМАТОЛИТОВ

Первые упоминания о строматолитах появились в конце XIX в. В те времена их структурные особенности рассматривались как органические остат-

ки, происхождение которых связывалось в основном с животным миром. Попытки систематизации этих пород сводились в основном к описанию литологических особенностей. В результате обнаружения все большего количества строматолитов, исследователи обратили внимание, что определенные формы построек характерны для конкретного отрезка времени, впоследствии это было подтверждено радиометрическими данными (Гаррис и др., 1964).

Априори предполагалось, что морфология построек определяется прежде всего составом микроорганизмов-строматолитостроителей и их жизнедеятельностью, однако обнаружить остатки цианобактерий не удавалось. Отмечалась и роль условной осадконакопления, в особенности сторонниками хемогенного происхождения строматолитов.

Казалось бы, с появлением новых методов (графического препарирования и изучения микроструктур) принципиальные представления не изменились, однако их использование значительно расширило возможности специалистов и заметно продвинуло это направление исследования в целом.

### Метод графического препарирования

Этот метод (Крылов, 1963) позволял определять форму построек благодаря нескольким параллельным спилам штуфа, включающим строматолитовый столбик с ответвлениями. Простой, доступный и информативный, он буквально открыл новую эру в исследовании строматолитов, позволяя объективно, по единому принципу, сопоставлять различные постройки. Появилась возможность графическим способом отделять столбики от вмещающей породы (рис. 1а–е), проводя таким образом объемную реконструкцию построек.

Устанавливались форма столбиков, особенности их ветвления, характер бокового ограничения (Королюк, 1960), фиксировалось наличие или отсутствие карнизов, козырьков, соединительных мостиков и др. Метод стал широко использоваться, с его помощью получен обширный детализированный и единообразно описанный фактический материал. Он позволял исследователям независимо друг от друга систематизировать постройки и встраивать их в формальную классификацию строматолитов, пополняя, уточняя и расширяя ее таким образом.

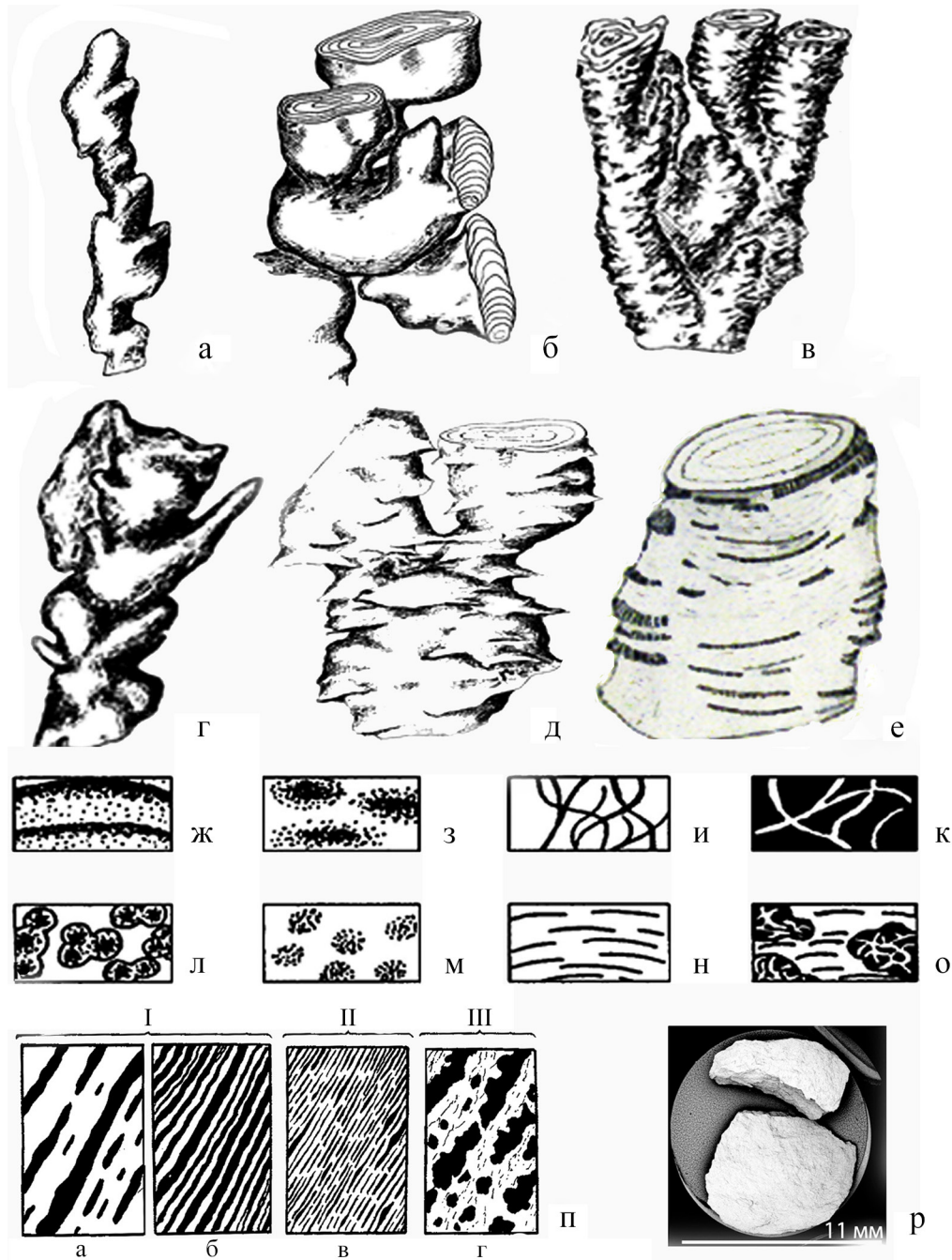
### Метод изучения микроструктур строматолитов

Визуальное сходство микроструктуры строматолитов со строением слоистых пачек современных отложений, зависящим от состава синезеленых водорослей, впервые отметил Ч. Уолкотт (Wolcott, 1914). Впоследствии В.П. Маслов (1939) стал использовать микроструктуру строматолитов в ка-

честве диагностического признака. Под этим термином подразумевались форма и размеры главных компонентов породы – ступков криптокристаллического карбоната (Комар, 1989), наблюдаемых с помощью бинокулярной лупы. Микроструктура позволяла определять характерные взаимоотношения чередующихся слоев и составляющих ее компонентов для тех или иных разновидностей строматолитов. Попытки привлечения к работе оптического микроскопа не привели к желаемому результату: дальнейшее увеличение фиксировало только однообразный криптокристаллический карбонатный материал.

Одни исследователи предполагали, что микроструктура имеет косвенное значение для систематики строматолитов, так как в шлифе невозможно разделить ее биологические и экологические составляющие (Королюк, 1960). Другие, напротив, характеризовали ее как остаточную клеточную структуру водорослей (Кордэ, 1961; Вологдин, 1962). Третьи отмечали, что на данной стадии изучения микроструктура не является ясным диагностическим признаком, но достаточно информативна при анализе первичных и вторичных (наложенных) процессов в породе (Крылов, 1963). Однако практически все, в той или иной степени, уделяли внимание особенностям микроструктуры строматолитов и ее эволюции в разрезе (Семихатов и др., 1963).

Несмотря на разнообразие объектов, основные характеристики микроструктуры в строматолитах повторялись, что позволило систематизировать ее, применяя единую терминологию. Выделены полосчатая, ступковая, сетчатая, губчатая, комковатая, зернистая, штриховая (рис. 1ж–н) и другие разновидности (Маслов, 1960; Шаповалова, 1974; и др.). Вскоре возникла необходимость сочетания нескольких из перечисленных выше характеристик, например, появилось обозначение “губчато-штриховая микроструктура” (рис. 1о). В некоторых работах использовался бинарный подход: ленточная (рис. 1п, I), штриховая (рис. 1п, II) и ступковая (рис. 1п, III) микроструктуры рассматривались как типы (Комар и др., 1965), внутри которых устанавливались подтипы: прерывисто-ленточный (рис. 1п, Ia), равномерно-волнисто-ленточный (рис. 1п, Ib), линейно-штриховой (рис. 1п, Iv), прерывисто-ступковый (рис. 1п, IIIg) и т. д. Применение этого метода позволило обоснованно дифференцировать даже неветвящиеся строматолиты – колоннеллы и конофитоны (Комар и др., 1965; Комар, 1966). По своей сути, он явился логическим продолжением того же морфологического подхода, только на следующем, более детальном, этапе исследования. Оба метода внесли большой вклад в биостратиграфическое расчленение и корреляцию докембрийских толщ.



**Рис. 1.** Морфологические особенности строматолитов.

а–е – объемная реконструкция строматолитовых построек методом графического препарирования: а–д – (Крылов, 1965); е – (Литвинова, 2009); ж–о – основные типы микроструктур строматолитов (Маслов, 1960, дополнения в (Шаповалова, 1974)): ж – полосчатая (ленточная), з – сгустковая, и – сетчатая, к – губчатая, л – комковатая, м – зернистая, н – штриховая, о – закономерное сочетание губчатой и штриховой; п – бинарная систематика микроструктур (Комар, 1966): I – ленточный, II – штриховой, III – сгустковый типы; а – прерывисто-ленточный, б – равномерно-волнисто-ленточный, в – линейно-штриховой, г – прерывисто-сгустковый подтипы; р – пробы на предметном столике сканирующего электронного микроскопа.

**Fig. 1.** Morphological features of stromatolites.

а–е – volumetric reconstruction of stromatolite structures by graphic preparation: а–д – (Krylov, 1965); е – (Litvinova, 2009); ж–о – the main types of microstructures of stromatolites (Maslov, 1960, additions by (Shapovalova, 1974)): ж – striped (ribbon), з – clot, и – mesh, к – spongy, л – lumpy, м – granular, н – dashed, о – a regular combination of spongy and dashed; п – binary systematics of microstructures (Komar, 1966): I – ribbon, II – dashed, III – clot types; а – intermittent-ribbon, б – uniformly wavy-ribbon, в – linear-dashed, г – intermittent-clot; р – samples on the scanning electron microscope slide subtipes.

### Классификация строматолитов

Классификация строматолитов вырабатывалась и корректировалась на протяжении десятилетий. Она объединила большинство таксонов строматолитов, отобранных из пород докембрия России, Индии, Китая, Африки, Америки и Австралии, и дифференцировала их на более чем 250 родов и 1500 видов (Раабен, 2002). Классификация носила формальный характер, она основывалась на морфологических особенностях породы, а не организмов, и имела иерархическую структуру: последующие уровни организации детализировали ее усложнение, а для низших таксонов использовалась биномиальная номенклатура. Первоначально строматолиты подразделяли на три типа (Королюк, 1960): столбчатый, пластовый и желваковый, позднее было предложено выделить также столбчато-пластовый тип (Крылов, 1975). В классификации М.Е. Раабен (1986) таксонам первого–второго ранга присвоены латинские наименования, строматолиты делились на пять типов: столбчатые, пластовые, желваковые, столбчато-желваковые и микростроматолиты. Первые четыре типа дифференцировались по форме построек, пятый включал все перечисленные выше морфотипы, но ограничивался размером до первых десятков сантиметров. В последней схеме (Semikhatov, Raaben, 2000) принято предложение К.Н. Конюшкова (1978) рассматривать строматолиты в ранге типа, соответственно, понизив последующие категории. Таксон “строматолит” (*Stromatoliti* Pia), наряду с онколитами и тромболитами, выделялся как разновидность биолитов. Эта схема включает надродовые единицы пяти рангов: тип, подтип, класс, отряд, семейство. Строматолиты подразделены на три подтипа: нестолбчатые, столбчатые, микростроматолиты. В ранге классов в состав первого входят пластовые и желваковые, второго – столбчатые ветвящиеся и неветвящиеся. Классам подчинены 10 отрядов и 19 семейств. Таксоны всех рангов определяются конкретными признаками, роды и высшие таксоны – морфологическими, виды – микроструктурными (Раабен, 1986; Semikhatov, Raaben, 2000; Raaben et al., 2001). Однако и сейчас называют типами столбчатые, пластовые, столбчато-пластовые, желваковые строматолиты, что допустимо, учитывая формальный характер классификации этих пород.

Итак, форма построек ассоциировалась с составом бактериально-водорослевого сообщества, однако изучение самих организмов оставалось недоступным. Новый подход на фактическом материале подтвердил обоснованность этого предположения и предоставил возможность выявления остатков микрофоссилий в строматолитах практически любого возраста.

### ИЗУЧЕНИЕ БИОГЕННЫХ МИКРОСТРУКТУР В СТРОМАТОЛИТОВ

С появлением электронного микроскопа его не раз пытались использовать для изучения строматолитов. Однако и в прозрачных, и в полированных шлифах наблюдался лишь криптокристаллический однообразный материал, в котором обнаружить организмы либо их реликты практически не удавалось. В то же время, прибор эффективно использовался при лабораторном моделировании роста строматолитов и поэтапного фиксирования процессов окремнения в современных отложениях (Крылов, Орлеанский, 1988; Крылов, Тихомирова, 1988; Орлеанский и др., 2000; Ушатинская, 2002; и др.).

Выявление биогенных микрообъектов при работе на электронном микроскопе на протяжении многих лет успешно осуществлялось в Палеонтологическом институте (ПИН РАН) под руководством А.Ю. Розанова (Бактериальная палеонтология, 2002; и др.). В пробах, после химического протравливания кислотой, выявлены органические остатки в самых разнообразных породах, в том числе, в некоторых строматолитах. Однако изучение последних вызывало затруднение: “К сожалению, среди карбонатных строматолитов сравнительно редко наблюдаются остатки fossilized микроорганизмов” (Ископаемые бактерии..., 2011, с. 14). Отдельные находки цианобактерий не представляли перспективы для продолжения целенаправленного изучения докембрийских строматолитов, метод протравливания проб кислотой исключал также возможность анализа их микроструктуры.

В статье излагается метод, позволяющий не только выявлять остатки fossilized микроорганизмов, но и систематизировать их. На протяжении длительного срока он апробирован автором при изучении докембрийских и некоторых фанерозойских строматолитов. Все образцы и изготовленные из них палеонтологические шлифы и пробы хранятся в Геологическом институте РАН, коллекции № Ф-2004, ЮУ-2006, ЦК-2011, КЧ-2015, ПН-2016.

Выявление биоса в строматолитах осуществляется на свежем сколе породы (Литвинова, 2008), что позволяет обнаружить остатки микроорганизмов за счет их рельефной поверхности, тогда как в шлифах они практически не видны. Исследования проводились с помощью растрового электронного микроскопа TesScan MV-2300, снабженного энергодисперсионным спектрометром, пробы напылялись золотом.

Подготовительные работы заключались в установлении, с применением стереоскопа, участков, имеющих характерную для данного таксона мик-

роструктуру и не подвергнувшихся интенсивным вторичным изменениям, и отделении их от породы. Пробы опылялись золотом и помещались в вакуумную колонну. Обычно на один столик диаметром 11 мм (рис. 1р) микроскопа TesScan MV-2300 прикреплялось от 2 до 5 проб. Изучение нескольких объектов для каждого таксона со сколами по разным поверхностям позволяет получить наиболее полную информацию.

Подготовленные таким образом пробы открывают возможность устанавливать остатки цианобактерий, реликты и их отпечатки по морфологическим критериям и, что самое главное, контролировать их генезис, используя аналитический микроанализатор. Обобщенно эти находки следует называть биогенными ультрамикроструктурами.

### Морфология биогенных ультрамикроструктур

При описании органических остатков морфология в палеонтологии является основной характеристикой, она способна служить диагностическим признаком и для цианобактерий (Заварзин, 1984). Однако определение фоссилизированных организмов с помощью электронного микроскопа сопряжено с определенными сложностями, игнорируя которые, можно получить ошибочные данные. Биогенные остатки могут быть перекристаллизованы, существенно изменены в результате вторичных процессов и неотличимы по внешнему облику от акцессорных минералов осадочных пород. И хоть количество последних в строматолитах невелико, их присутствие может создавать определенные затруднения для определения микробиоты.

Другая сложность диагностирования фоссилизированных остатков организмов может возникнуть в результате загрязнения пробы современными гифами грибов (разветвленные нитевидные образования, разделенные поперечными перегородками – септами). При благоприятных условиях они интенсивно прорастают между мельчайшими частицами породы, что может ввести в заблуждение и послужить причиной принципиальных ошибок. Образцы, из которых будут изготовлены пробы, должны храниться в сухом и хорошо проветриваемом помещении, пробы желательно подготавливать непосредственно перед их опылением, стараясь не касаться исследуемой поверхности руками. Предусмотрительность и аккуратность не всегда гарантируют отсутствие таких новообразований в открытых шлифах и в каменном материале.

Все перечисленные проблемы так бы и повисли в воздухе, создавая недоверие к методу, если бы не было возможности определять точечный химический состав предполагаемых остатков микроорганизмов.

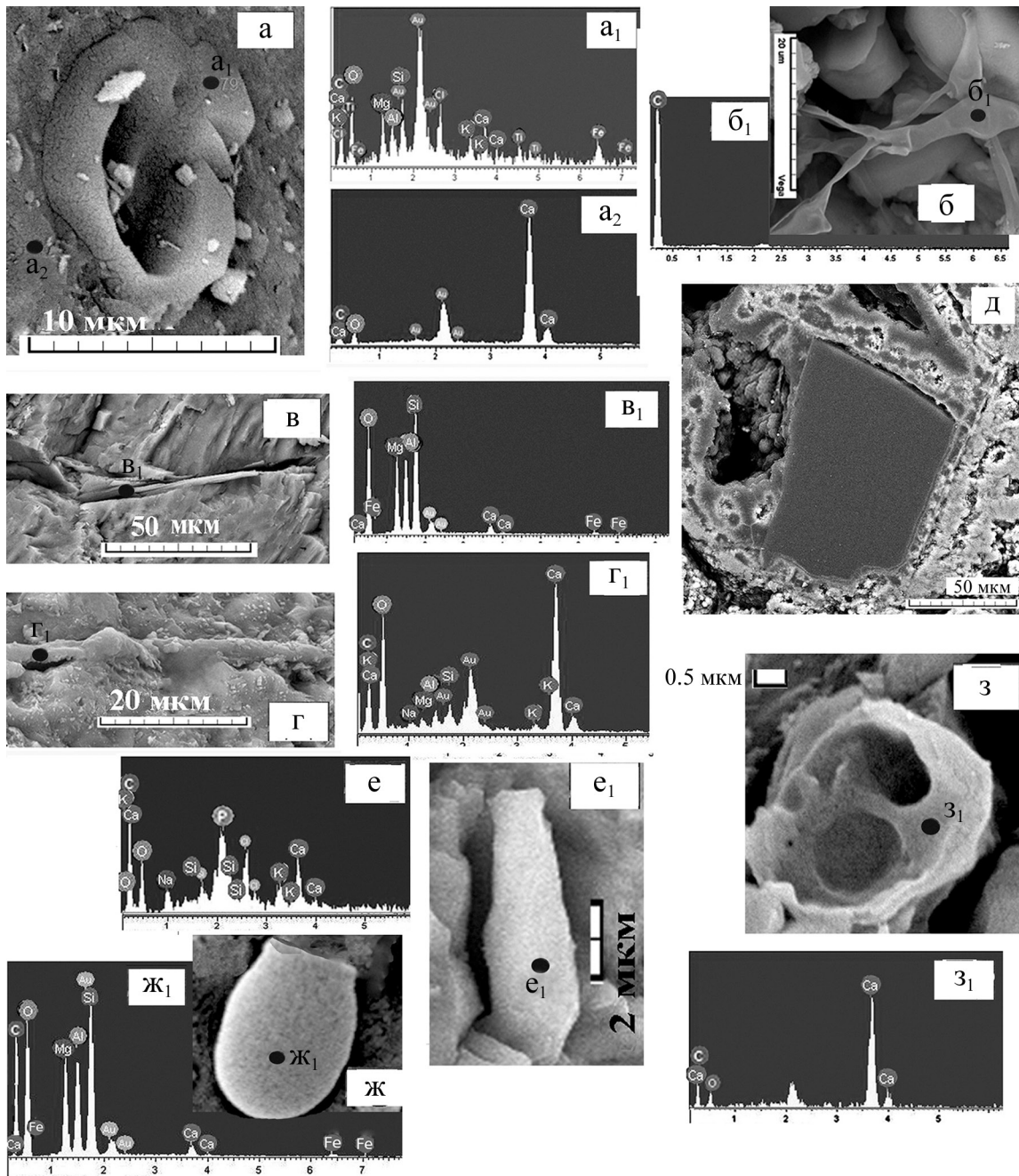
### Микроэлементный состав биогенных ультрамикроструктур

С помощью микроанализатора Cambridge Instruments INCA-200, чувствительность которого по легкой матрице составляет 0.001%, возможно установить элементный состав с участка диаметром 1 мкм. Этот анализ помогает подтвердить или опровергнуть предполагаемый генезис исследуемых объектов, выделенных по морфологическим признакам, а также получить полезную дополнительную информацию.

Органические остатки в строматолитах (рис. 2а) характеризуются существенным повышением (см. рис. 2а<sub>1</sub>), по сравнению с вмещающей породой (см. рис. 2а<sub>2</sub>), количества углерода, часто сопровождаемого микродозами других биофильных элементов (Na, Cl, реже Fe, Mn, значительно реже TR, P, B), эта закономерность и позволяет уточнить их генезис. В некоторых случаях гифы грибов легко спутать с нитчатыми или трубчатыми органическими остатками. Визуально они могут отличаться от микрофоссилий наличием новых клеток на конце нити, ветвистостью (рис. 2б) и чрезвычайно широким распространением в породе. Но самым бесспорным фактором является их состав: гифы современных грибов полностью сложены углеродом (см. рис. 2б<sub>1</sub>). В отличие от докембрийских цианобактерий, они не минерализованы, поскольку процесс фоссилизации организмов возможен только при длительном нахождении в воде.

Кроме того, морфологически сходные объекты (рис. 2в, г) могут оказаться как минеральными образованиями (слюда, см. рис. 2в<sub>1</sub>), так и остатками организмов (см. рис. 2г<sub>1</sub>). В некоторых случаях безошибочно установить их генезис возможно только с помощью микроанализатора.

При работе с ультрамикроструктурами биогенного происхождения огромное значение для их сохранения имеют интенсивность переработки первичного материала и степень его замещения. Сложный минеральный состав и повышенное количество углерода в фоссилизированных организмах докембрийских толщ наблюдаются в том случае, если в них присутствуют хотя бы микродозы кремнезема, играющего роль консерватора. С существенным увеличением его количества возрастает и содержание органического углерода (рис. 2ж, ж<sub>1</sub>), однако в результате интенсивных преобразований с участием кремнезема ряд биогенных ультрамикроструктур могут быть частично либо полностью перекристаллизованы. Прежде всего, это касается тонких спрессованных объектов, таких как нитчатые бактерии (рис. 2д). Формы более объемных образований частично нивелируются, следы и отпечатки организмов стираются. Изучение кремневых строматолитов показало (Литвинова, 2014а), что подобный процесс



**Рис. 2.** Биогенные ультрамикроструктуры в строматолитах и спектры их химического состава.

а, а<sub>1</sub> – биогенная ультрамикроструктура и ее состав; а<sub>2</sub> – спектр химического состава вмещающей ее породы; б, б<sub>1</sub> – современные новообразования (гифы грибов) и спектр их химического состава; в, в<sub>1</sub> – слюда и ее состав; г, г<sub>1</sub> – нитчатая микрофоссилия и ее состав; д – окремненные нитчатая ультрамикроструктура; е, е<sub>1</sub> – окремненная ультрамикроструктура и ее состав; ж, ж<sub>1</sub> – фосфатизированная ультрамикроструктура и ее состав; з, з<sub>1</sub> – биогенная ультрамикроструктура в строматолитах фанерозоя и спектр ее химического состава

а, в, г – р. Фомич, С. Прианабарье, R<sub>1</sub>; д – Карелия, оз. Сундозеро, PR<sub>1</sub>; е, ж – Куса, Ю. Урал, R<sub>1</sub>; з – Жиль-Тау, Актыбинская обл., P<sub>1</sub>.

**Fig. 2.** Biogenic ultramicrostructures in stromatolites and spectra of their chemical composition.

а, а<sub>1</sub> – biogenic ultramicrostructure and its composition; а<sub>2</sub> – the spectrum of the chemical composition of the rock containing it; б, б<sub>1</sub> – modern neoplasms (hyphae of fungi), and the spectrum of their chemical composition; в, в<sub>1</sub> – mica and its composition; г, г<sub>1</sub> – filamentous microfossils and its composition; д – silicified filamentous ultramicrostructure and its composition; е, е<sub>1</sub> – silicified ultramicrostructure and its composition; ж, ж<sub>1</sub> – phosphatized ultramicrostructure and its composition; з, з<sub>1</sub> – biogenic ultramicrostructure in Phanerozoic stromatolites and the spectrum of its chemical composition

а, в, г – R. Fomich, S. Prianabarye, R<sub>1</sub>; д – Karelia, lake Sundozero, PR<sub>1</sub>; е, ж – Kusa, Yu. Ural, R<sub>1</sub>; з – Giltau, Aktobe region, P<sub>1</sub>.

наблюдается в основном локально, обычно биогенные объекты содержат заметно большее количество углерода, чем вмещающие их породы (см. рис. 2а, а<sub>1</sub>). С существенным увеличением его доли в составе биогенной ультрамикроструктуры (см. рис. 2ж) возрастает и содержание органического углерода (см. рис. 2ж<sub>1</sub>), что, скорее, указывает на лучшую сохранность этого элемента, чем на какие-либо иные условия жизнедеятельности организма или особенности осадконакопления. Тем более, кремневый состав строматолитов имеет, как правило, вторичную природу: кремнезем частично или полностью замещает в них карбонатный матрикс.

Следует отметить, что этот элемент практически всегда сопровождается микродозами алюминия (см. рис. 2а<sub>1</sub>, г<sub>1</sub>, ж<sub>1</sub>).

При появлении небольшого количества фосфора, замещающего, в отличие от кремнезема, прежде всего биогенный материал (рис. 2е), углерод сохраняется (см. рис. 2е<sub>1</sub>). Однако увеличение его количества приводит к преобразованию породы в фосфорит. Полное замещение карбонатного матрикса фосфатным веществом сглаживает морфологические особенности объектов исследования и делает бессмысленным определение их состава, что усложняет работу. Установление фосфатных строматолитов может указывать на вторичность процесса и подтверждаться присутствием в этом же регионе аналогичных одновозрастных карбонатных строматолитов. Так, в пределах Змеиных гор (Ю. Урал) известны карбонатные, кремневые и фосфатные строматолиты, во всех пробах которых выявлены биогенные ультрамикроструктуры разной степени сохранности, зависящей от их состава (Литвинова, 2014а).

В строматолитах докембрия биогенные объекты практически всегда включают кремнезем и микроэлементы, но иначе обстоит дело в фанерозойских постройках, однако и сохранность организмов в них гораздо лучше (рис. 2з, з<sub>1</sub>), поэтому проблем при их диагностике обычно не возникает.

Таким образом, использование микроанализатора позволяет не только безошибочно отличить по составу фоссилизованные организмы от минеральных агрегатов и гифов современных грибов, но и получить полезную дополнительную информацию о вмещающей их породе, ее вторичных преобразованиях и акцессорных минералах. Следует помнить, что это качественный анализ, однако его вполне достаточно для уточнения генезиса объектов; в случае необходимости получения более точных количественных характеристик следует использовать шлифы.

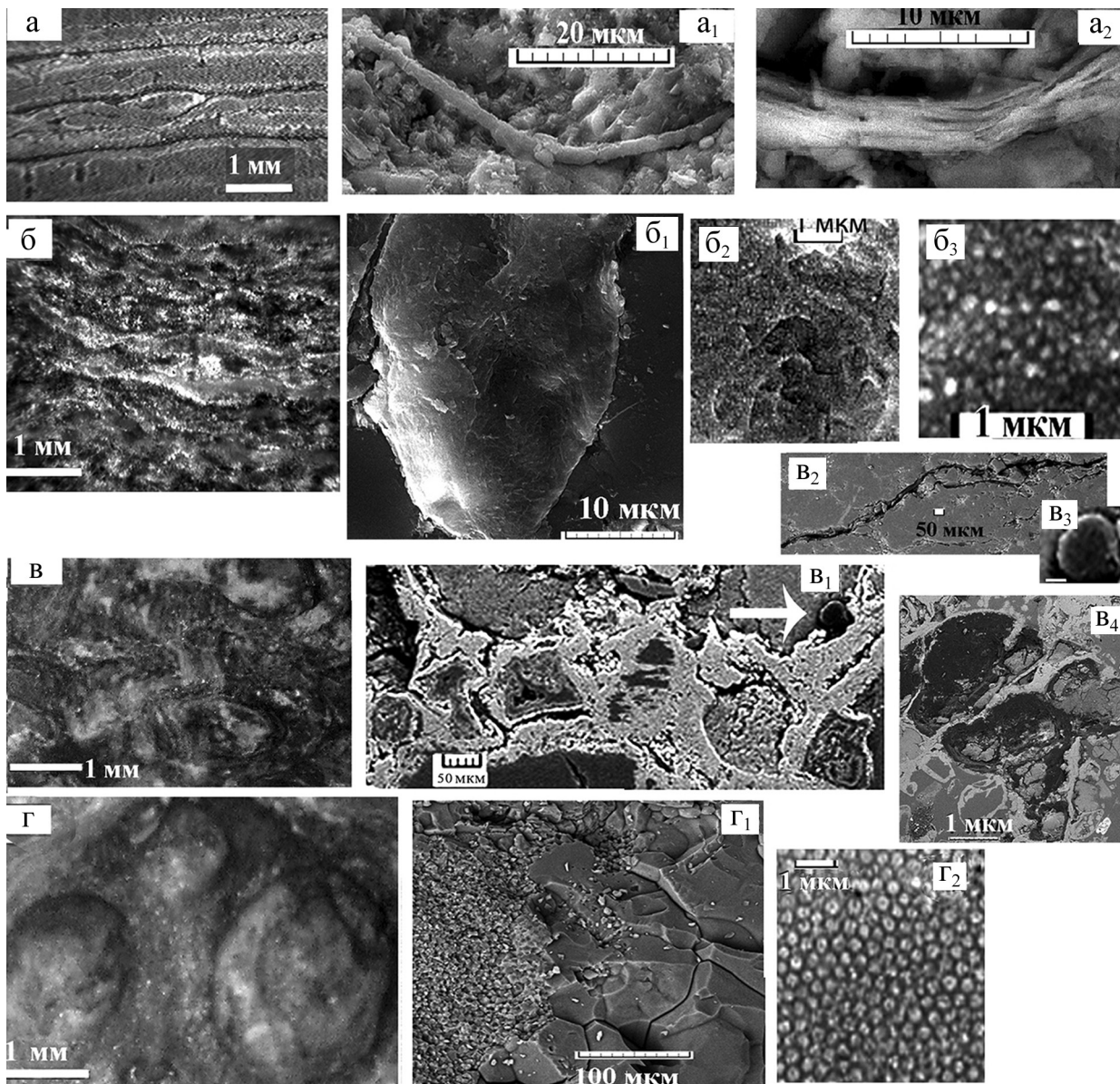
### Микроструктура и ультрамикроструктура строматолитов

При интерпретации данных, полученных таким образом, исследователь должен быть уве-

рен, что установленные им организмы существовали синхронно с осадконакоплением, а не попали туда позднее, в уже сформировавшуюся породу. Это можно определить путем сопоставления микроструктуры и ультрамикроструктуры строматолитов, характеристика которых, наблюдаемая как при помощи бинокулярной лупы, так и с использованием электронного микроскопа, практически одинакова, однако возможности методов различны. В первом случае увеличение компонентов породы не информативно: наблюдается лишь криптокристаллическая карбонатная порода (Крылов, 1975; Серебряков, 1975; Комар, 1989; и др.), во втором – появляется возможность увидеть остатки непосредственных участников построения рифа.

Органогенный слой может включать различные организмы, но среди них, как правило, выделяются доминирующие и сопровождающие их второстепенные таксоны. При работе на электронном микроскопе исследователь почти всегда может выявить остатки наиболее распространенных морфотипов (доминантов) и установить их роль в формировании ультрамикроструктуры. Например, два вида колоннелл рифея, *Colonnella laminata* Komar (1964) и *C. kyllachii* Shapovalova (Крылов и др., 1968), выделены на основании формы построек и взаимоотношения чередующихся слоев. Линейная микроструктура *C. laminata*, описанная для этого таксона при использовании бинокулярной лупы, определяется и при работе на электронном микроскопе (рис. 3а). Дальнейшее увеличение составляющих элементов рассматриваемого таксона показывает, что она возникла в результате жизнедеятельности нитчатых цианобактерий (см. рис. 3а<sub>1</sub>, а<sub>2</sub>). Изменение внешних факторов привело к перестройке внутри сообщества, и вверх по разрезу в тех же колоннеллах наблюдается иная, ступенчатая, микроструктура (рис. 3б), по которой и выделена *C. kyllachii*. Органогенный слой в ней сложен относительно крупными изолированными овальными образованиями (см. рис. 3б<sub>1</sub>), поверхность каждой из которых покрыта дугообразно вытянутыми цепочками (см. рис. 3б<sub>2</sub>). При большом увеличении видно, что цепочки сформированы многочисленным сообществом фоссилизованных наноорганизмов (см. рис. 3б<sub>3</sub>) размером ≈0.1 мкм. Каждое из крупных образований в данном таксоне представляло собой в прошлом, по-видимому, колонию, включающую многочисленные биогенные нанообразования. Следует отметить, что в процессе литификации породы размеры органических остатков значительно уменьшаются.

На поверхности осадка возникала тончайшая бактериальная пленка (до 2 мм), включающая сообщество цианобактерий. Колония быстро разрасталась, жизнедеятельность организмов ускорила выпадение осадка: высокая степень минерализации и увеличение Ph водной среды в результате изъятия



**Рис. 3.** Микроструктура строматолитов и ее строители.

*Colonnella laminata*: а – линейная микроструктура, а<sub>1</sub>, а<sub>2</sub> – нитчатые цианобактерии; *Colonnella. Kyllachii*: б – сгустковая микроструктура, б<sub>1</sub> – крупное биогенное образование, б<sub>2</sub>, б<sub>3</sub> – цепочки наночастиц на его поверхности (фрагменты б<sub>1</sub>); *Sundia*: в, в<sub>1</sub> – беспорядочно-концентрическая микроструктура, в<sub>2</sub> – водоросль-эндолит в продольном отверстии, в<sub>3</sub> – поперечное сечение водоросли, в<sub>4</sub> – водоросль (темное), плотно опоясывающая округлое отверстие; *Colenia Olenica*: г – почковидная ультрамикроструктура, г<sub>1</sub> – строение почки, г<sub>2</sub> – скопление биогенных наночастиц в ее ядре.  
а, б – С. Прианабарье, р. Фомич, R<sub>1</sub>; в – Карелия, оз. Сундозеро, PR<sub>1</sub>; г – Карелия, Ю. Олений остров, PR<sub>1</sub>.

**Fig. 3.** Microstructure of stromatolites and its builders.

*Colonnella laminata*: а – linear microstructure, а<sub>1</sub>, а<sub>2</sub> – filamentous cyanobacteria; *Colonnella. Kyllachii*: б – clot microstructure, б<sub>1</sub> – large biogenic formation, б<sub>2</sub>, б<sub>3</sub> – chains of nanoparticles on its surface (fragments б<sub>1</sub>); *Sundia*: в, в<sub>1</sub> – randomly concentric microstructure, в<sub>2</sub> – algae-endolite in the longitudinal hole, в<sub>3</sub> – cross section of algae, в<sub>4</sub> – algae (dark), tightly encircling a rounded hole; *Colenia Olenica*: г – kidney-shaped ultramicrostructure, г<sub>1</sub> – the structure of the kidney, г<sub>2</sub> – the accumulation of biogenic nanoparticles in its core.  
а, б – S. Prianabarye, R. Fomich, R<sub>1</sub>; в – Karelia, lake Sundozero, PR<sub>1</sub>; г – Karelia, Yu. Oleniy island, PR<sub>1</sub>.

организмами CO<sub>2</sub> приводили систему в равновесие путем периодической разгрузки осадочного материала (Рифогенные формации..., 2011; Заварзин,

2011; и др.). Наиболее жизнеспособные особи выбирались на его поверхность и создавали новую колонию. Таким образом формировалось тонкое че-

редование органогенных и хемогенных слоев, наблюдаемое ныне как слоистая текстура, микро- и ультрамикроструктура строматолитов.

В случае жизненной необходимости колония цианобактерий была способна к смене доминантов, в результате чего возникала иная структура породы. Такой способ существования позволял сообществу перестраиваться при появлении каких-либо изменений в среде обитания. Подобная оперативность и гибкость биосистемы привели впоследствии к широкому распространению строматолитов в пространстве и длительному существованию во времени. В каждом отдельном таксоне строматолитов различный видовой состав микроорганизмов и их количественное соотношение формировали неодинаковые по строению органогенные слои, подчас подвергнувшиеся еще и вторичным изменениям. С появлением нового метода стала возможна интерпретация происхождения даже такой сложно характеризующейся микроструктуры, как ленточно-пятнисто-бахромистая (Литвинова, 2014б).

Нижнепротерозойские строматолиты Карелии существенно отличаются от остальных построек докембрия, но и здесь возможен такой же анализ. Так, род *Sundia* Butin (Бутин, 1966) имеет беспорядочно-округлую текстуру и аналогичную микроструктуру (рис. 3в, в<sub>1</sub>). В нем распространены вытянутые узкие образования неодинакового размера. Они погружены либо в соответствующие их форме ниши (от 50 мкм до 5 мм), либо в округлые углубления (см. рис. 3в<sub>2</sub>), в которых организмы свертывались по спирали. Морфология, строение этих образований, круглое поперечное сечение слоевища (см. рис. 3в<sub>3</sub>), а также характер распределения в пробе указывают на то, что их следует отнести к фоссилизированным водорослям – эндолитам. Они облегли стенки округлых углублений, скручиваясь по спирали, и полностью (см. рис. 3в<sub>4</sub>) либо частично занимали его, оставшееся пространство заполнялось осадочным материалом (см. рис. 3в<sub>1</sub>). Так возникали погруженные в породу округлые, с радиальным строением, элементы структуры таксона, впоследствии перекристаллизованные в той или иной степени (Литвинова, 2018).

Водоросли-эндолиты поселялись на поверхности карбонатного ила и растворяли его путем выделения органических кислот. В возникших таким образом отверстиях создавались комфортные условия для их роста и размножения. Водоросли были защищены от прямых солнечных лучей и сильных течений, но не лишены доступа к свету, вода в отверстиях обогащалась органическим веществом и микроэлементами, частичная изолированность не затрудняла доставку питательных веществ и кислорода и выноса продуктов разложения. В пробах этого таксона установлены многочисленные остатки фоссилизированных бактериальных пленок, нитчатых, коккоидных и других организмов (Литвинова,

2018), еще более усложнивших наблюдаемую ныне структуру *Sundia*. Жизнедеятельность водорослей-эндолитов создавала благоприятные условия для их существования и размножения колонии: они поставляли бактериям углеводы и другие энергетические материалы, содержащиеся в слизи и во внеклеточных выделениях (Ефимов, 2011).

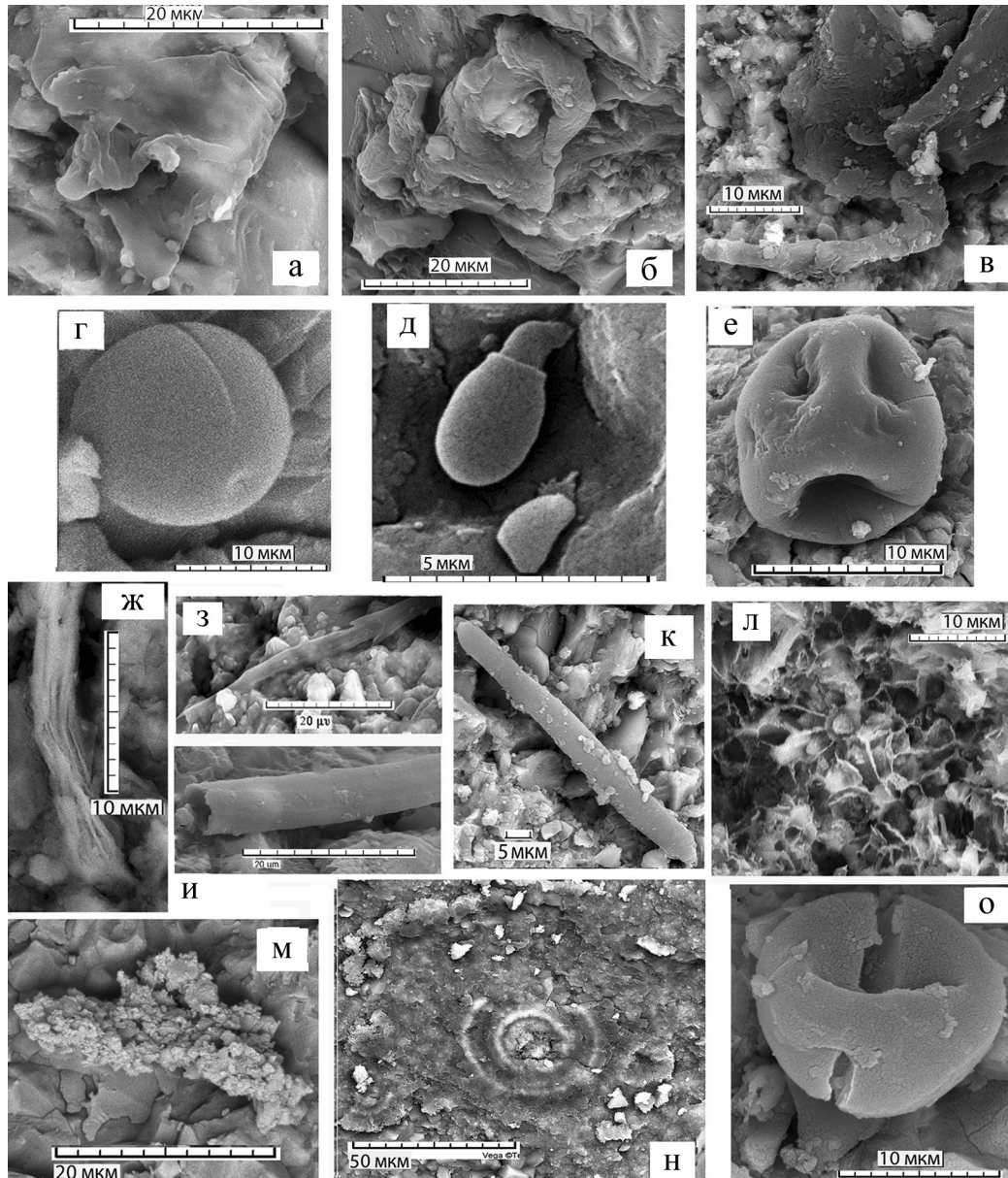
Род *Colenia Olenica* Riabinin (Рябинин, 1941) представляет собой разнонаправленные “почки” в пределах небольшого образования (рис. 3г). Исследования показали, что каждая из них имеет концентрическое строение (см. рис. 3г<sub>1</sub>): центральная часть заполнена остатками тесно соприкасающихся биогенных коккоидных организмов (см. рис. 3г<sub>2</sub>), по окружности она ограничена пелитоморфным карбонатно-кремневым материалом. Это указывает на то, что морфологические особенности данного таксона возникли за счет жизнедеятельности коккоидных бактерий, перерабатывавших карбонатный ил (см. рис. 3г<sub>1</sub>, г<sub>2</sub>) и собственную биомассу, что приводило к постоянному и эффективному круговороту органических компонентов в его пределах (Тугарова, 2016). По мере обезвоживания осадка отдельные особи покидали ареал скопления организмов и строили новую колонию, таким образом и возникла постройка с изолированными разнонаправленными округлыми возвышениями.

Изучение цианобактериального сообщества строматолитов с помощью нового метода позволяет оценить конечный результат их жизнедеятельности, обусловивший возникновение тех или иных текстурно-структурных особенностей породы, и подтвердить синхронность существования выявленных в них организмов и сопровождавшего их осадконакопления. Он применим также и для установления организмов в онколитах, и для поэтапной интерпретации их построения (Литвинова, 2023), что ранее считалось невозможным.

### Основные морфотипы биогенных ультрамикроструктур в строматолитах

В результате изучения строматолитов разного возраста и местонахождения, выделено 5 морфотипов и 14 видов биогенных ультрамикроструктур (Litvinova, 2016). В дальнейшем они послужат фундаментом для построения классификации органических остатков в этих породах, что станет весомым вкладом в микропалеонтологию и стратиграфию докембрия.

*Морфотип 1* объединяет обрывки уплощенных бактериальных пленок (ламин), широко распространенных в строматолитах любого возраста, от протерозойского до современного (рис. 4а–в). Они могут быть различного размера, от 10 до 50 мкм, и, как правило, заметно крупнее большинства других биогенных образований в пробе, имеют



**Рис. 4.** Морфотипы биогенных ультрамикроструктур в строматолитах разного возраста.

Морфотип 1. а–в – уплощенные смятые цианобактериальные пленки (ламинаы): а, б – совместно с коккоидными микрофоссилиями, в – сопровождается пучком нитчатых цианобактерий. Морфотип 2. г–е – округлые коккоидные микрофоссилии: г – шар правильной формы, д – кувшиноподобная микрофоссилия, е – полый частично сплюснутый чехол. Морфотип 3. ж–к – тонкие вытянутые образования: ж – пучки нитчатых организмов, з – стреловидные, и – трубчатые, к – палочковидные. Морфотип 4. л, м – колонии, л – сотоподобные, м – вкрапленник коккоидных частиц; н – отпечаток с повышенным содержанием углерода. Морфотип 5. о – панцирная амeba *Melanocyrrillium*.

а, и, к – Карелия, оз. Сундозеро, PR<sub>1</sub>; б – В. Сибирь, р. Оленек, R<sub>2</sub>; в, л – Керченский полуостров (Тобечикское оз. и с. Марфовка) N<sub>1</sub>; г, е, з – Пермский край, R<sub>2</sub>; д – Ю. Урал, Змеинные горы, R<sub>1</sub>; ж – С. Прианбарье, р. Фомич, R<sub>1</sub>; м, о – Байкало-Патомское нагорье, V; н – Казахстан, М. Каратау, R<sub>3</sub>.

**Fig. 4.** Morphotypes of biogenic ultramicrostructures in stromatolites of different ages.

Morphotype 1. а–в – flattened crumpled cyanobacterial films (laminas): а, б – together with coccoid microfossils, в – accompanied by a bundle of filamentous cyanobacteria. Morphotype 2. г–е – rounded coccoid microfossils: г – a ball of regular shape, д – jug-like microfossils, е – a hollow partially flattened cover. Morphotype 3. ж–к – thin elongated formations: ж – bundles of filamentous organisms, з – arrow-shaped, и – tubular, к – rod-shaped. Morphotype 4. л, м – colonies, л – honeycomb-like, м – an interspersed coccoid particles; н – an imprint with a high carbon content. Morphotype 5. о – shell amoeba *Melanocyrrillium*.

а, и, к – Karelia, Sundozero Lake, PR<sub>1</sub>; б – V. Siberia, Olenek River, R<sub>2</sub>; в, л – Kerch Peninsula (Tobechik lake and Marfovka village) N<sub>1</sub>; г, е, з – Perm Krai, R<sub>2</sub>; д – Yu. Ural, Zmeinye mountains, R<sub>1</sub>; ж – S. Prianabarye, R. Fomich, R<sub>1</sub>; м, о – Baikal-Patom Upland, V; н – Kazakhstan, M. Karatau, R<sub>3</sub>.

неопределенную, облаковидную форму и аморфную структуру, чем принципиально отличаются от любых хомогенных частиц. Ламини смяты, скручены, частично сплюснуты, имеют сморщенную поверхность, сформировавшуюся в процессе обезвоживания, литификации осадка. Они могут включать мелкие, до 2 мкм, остатки коккоидных (см. рис. 4а, б) и пучки нитчатых организмов (см. рис. 4в). Такие пленки в прошлом представляли собой слизистую оболочку (гликокаликс из пептидогликанов), окружавшую организмы. Они оберегали цианобактерии от обезвоживания и резких перепадов температуры, снабжали их микроэлементами и углеродом. В пробах практически любого возраста fossilized бактериальные пленки характеризуются достаточно высоким содержанием этого элемента. Именно бактериальные пленки внесли наибольший вклад в построение тонкой слоистой структуры строматолитов путем обтекания отдельных организмов и поэтапного объединения каждого последующего сообщества в органические слои, разделенные осадочным материалом. Дальнейшие процессы литификации завершили формирование текстурно-структурных особенностей этих пород.

Изучение современных строматолитов залива Шарк Бей (Австралия) показало, что в них возможно установить несколько стадий преобразования слизистого гликокаликса в обезвоженные сморщенные “шкурки” с четкими очертаниями. В процессе литификации возрастает удельная концентрация углерода, магния и некоторых других микроэлементов, что связано с уменьшением объема бактериальной пленки.

*Морфотип 2* включает коккоидные биогенные образования различных очертаний: шарики (рис. 4г), эллипсы, эллипсоиды, остатки округлых организмов более сложной конфигурации: в форме кувшина (рис. 4д), раковины уха (см. рис. 2а) и т. д. К этому же типу следует отнести полые частично сплюснутые овальные чехлы коккоидных цианобактерий (рис. 4е).

*Морфотип 3* (рис. 4ж–к) представлен остатками организмов, длина которых значительно превышает ширину: отдельные нити и пучки нитчатых форм (см. рис. 4ж), стреловидные (см. рис. 4з), трубчатые (см. рис. 4и), палочковидные (см. рис. 4к) и другие находки с такими же пропорциями.

Остатки образований морфотипов 2 и 3 широко распространены в строматолитах. В зависимости от их размера, количества и расположения в породе формируется та или иная микроструктура.

*Морфотип 4* охватывает гомогенные биочастицы размером 0.1–2.0 мкм, объединенные в микросообщества fossilized организмов. Они могут быть сложены ячейками-сотами, внутри каждой из которых находятся коккоидные цианобактерии (рис. 4л), либо состоять из тесно соприка-

сающихся частиц (рис. 4м). Первые из них погружены в углубление, вторые, напротив, формируют возвышения. Реже встречаются ультрамикроразветвления, в которых крупные образования (25–35 мкм) покрыты мелкими коккоидными формами размером до 1 мкм (см. рис. 3б<sub>1</sub>–б<sub>3</sub>). Железобактерии также способны формировать колонии-вкрапления (Litvinova, 2016).

Важную роль при работе могут сыграть следы или отпечатки организмов (рис. 4н), с помощью которых возможно получить интересную дополнительную информацию.

*Морфотип 5.* В этой группе могут рассматриваться единичные образования: проблематичные остатки эвкариотных микроорганизмов, в частности панцирных амёб (рис. 4о), акритархи и крупные водоросли-эндоциты, установленные пока только в одном таксоне (см. рис. 3в<sub>2</sub>–в<sub>4</sub>).

#### Доступные контролирующие и дополняющие методы

Полезным дополнением в работе могут служить результаты параллельного изучения шлифов строматолитов с помощью мощного современного оптического микроскопа и проб из тех же образцов с использованием СКАН-а (Литвинова, Сергеев, 2018). Оптический микроскоп, хоть и обладает более низкой разрешающей способностью, традиционно использовался при исследовании микрообъектов, и за это время был приобретен колоссальный опыт работы на нем с микрофоссилиями. Такое комплексное исследование подтвердило достоверность многократно опробованного нового метода и продемонстрировало его уникальность за счет большего увеличения биогенных остатков и возможности их наблюдения в 3d (Litvinova, Sergeev, 2019).

Биогенная природа исследуемых образцов также проверена методом электронного парамагнитного резонанса. По характеристике сигналов углеродных радикалов распознаны остатки ОВ как животного (бактерии), так и растительного (водоросли) типов и определена степень метаморфизма породы (Леонова и др., 2014).

Очень информативным может быть сопоставление полученного новым методом материала с результатами лабораторного моделирования процессов строматолитообразования и вторичных изменений породы (Крылов, Орлеанский, 1988; Бактериальная палеонтология, 2002; Сумина, 2006; Зайцева, 2007; и др.), что позволяет по-новому осмыслить фактический материал.

Все перечисленные методики либо их результаты использовались автором при тестировании и уточнении достоверности данных, получаемых с помощью электронного микроскопа, и помогли в их интерпретации.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новый подход к исследованию строматолитов позволяет

1) выявить остатки fossilizированных организмов, их отпечатки и иные биогенные ультрамикроструктуры в строматолитах докембрия;

2) определить элементный состав остатков микрофоссилий, вмещающей их породы, аксессуарных минералов, а также степени вторичных преобразований породы;

3) выделять морфотипы биогенных остатков в строматолитах и сопоставлять с результатами их исследования в кремневых породах (Сергеев, 2006; Schopf, Kudryavtsev, 2009), осуществляемых в шлифах с помощью оптического микроскопа и других методов;

4) установить роль цианобактерий в формировании тех или иных текстурно-структурных особенностей формальных таксонов строматолитов.

Последовательная работа в этом направлении открывает перспективы и для более фундаментальных исследований: осуществления мониторинга физико-химических и биологических параметров формирования рифов; выявления на фактическом материале прямых и обратных связей между компонентами биосистемы; установления критериев ее встраивания в климатические, геологические, атмосферные и другие природные условия. Кроме того, исследование этим методом керн из строматолитов рифейских толщ показало возможность предварительной оценки степени обогащения строматолитов углеродом (Litvinova et al., 2024), что может быть использовано при проведении опробования глубоко залегающих карбонатных отложений, рассматриваемых в качестве перспективных коллекторов углеводородного сырья.

Исследование строматолитов подобным образом открывает совершенно иные, новые возможности, помогая расшифровать процесс формирования биогенных пород на основе фактического материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бактериальная палеонтология. (2002) М.: ПИН РАН, 188 с.
- Бутин Р.В. (1966) Ископаемые водоросли протерозоя Карелии. *Остатки организмов и проблематика протерозойских образований Карелии*. Петрозаводск, 34-64.
- Вологдин А.Г. (1962) Древнейшие водоросли СССР. М.: АН СССР, 656 с.
- Гаррис М.А., Казаков Г.А., Келлер Б.М., Полевая Н.И., Семихатов М.А. (1964) Геохронологическая шкала верхнего протерозоя (рифей и венд). *Абсолютный возраст геологических формаций*. М.: Наука, 431-455.
- Ефимов П.Г. (2011) Альгология и микология. М.: Тов-во науч. изд-й КМК, 120 с.
- Заварзин Г.А. (1984) Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 199 с.
- Заварзин Г.А. (2011) Эволюция прокариотной биосферы. М.: МАКС Пресс, 144 с.
- Зайцева Л.В. (2007) Минерализация в бактериальном мате (лабораторное моделирование). *Биокостные взаимодействия: жизнь и камень*. Мат-лы III Междунар. симпоз. СПб.: СПбГУ, 80-82.
- Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. (2011) М.: ПИН РАН, 173 с.
- Комар В.А. (1964) Столбчатые строматолиты рифея севера Сибирской платформы. *Уч. записки НИИ геологии Арктики (НИИГА). Палеонтология и биостратиграфия*. Л.: НИИГА, вып. 6, 84-105.
- Комар В.А. (1966) Строматолиты верхнедокембрийских отложений севера Сибирской платформы и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 122 с.
- Комар В.А., Раабен М.Е., Семихатов М.А. (1965) Конофитоны рифея СССР и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 85 с.
- Конюшков К.Н. (1978) О диагностических признаках и систематике строматолитов. *Биостратиграфический сборник. Палеонтология и стратиграфия палеозоя СССР*. Л.: ВСЕГЕИ, 74-86.
- Кордэ К.Б. (1961) Водоросли кембрия юго-востока Сибирской платформы. М.: АН СССР, 146 с. (*Тр. Палеонтол. ин-та*, 89).
- Королюк И.К. (1960) Строматолиты нижнего кембрия и протерозоя Иркутского амфитеатра. *Тр. ИГУРГИ АН СССР*, I, 112-161.
- Крылов И.Н. (1963) Столбчатые ветвящиеся строматолиты рифейских отложений Южного Урала и их значение для стратиграфии верхнего докембрия. *Тр. Геол. ин-та*. М.: АН СССР, 133 с.
- Крылов И.Н. (1975) Строматолиты рифея и фанерозоя СССР. М.: Наука, 243 с.
- Крылов И.Н., Нужнов С.В., Шаповалова И.Г. (1968) О строматолитовых комплексах среднего рифея. *Докл. АН СССР*, 181(2), 426-429.
- Крылов И.Н., Орлеанский В.К. (1988) Лабораторная модель образования карбонатных корок в водорослево-бактериальных пленках (искусственные строматолиты и онколиты). *Известковые водоросли и строматолиты (систематика, биостратиграфия, фациальный анализ)*. Новосибирск: Наука, 4-12.
- Крылов И.Н., Тихомирова И.С. (1988) К образованию кремнистых микрофоссилий. *Палеонтол. журн.*, (3), 3-9.
- Леонова Л.В., Литвинова Т.В., Главатских С.П. (2014) Специфические микроагрегаты и проблематичные микрофоссилии – спутники биохомогенных пород. *Становление скелета у различных групп и биоминерализация в истории Земли*. М.: ПИН РАН, 63-71.
- Литвинова Т.В. (2023) Ископаемые организмы и их роль в формировании черных онколитов каланчевской свиты венда Байкало-Патомского нагорья Восточной Сибири. *Палеонтол. журн.*, (5), 107-117.
- Литвинова Т.В. (2008) К вопросу о генезисе строматолитов. *Палинологическая стратиграфия и геоэкология*. Сб. науч. тр. XII Всерос. палинол. конф. СПб.: ВНИИГРИ, III, 22-27.
- Литвинова Т.В. (2018) К вопросу о роли микроорганиз-

- мов в формировании структурно-текстурных особенностей строматолитов. *Lethaea rossica. Рос. палеобот. журн.*, **16**, 1-16.
- Литвинова Т.В. (2009) Новые данные по строению и составу строматолитовых построек (Северное Прианбарье). *Литология и полез. ископаемые*, (4), 428-437.
- Литвинова Т.В. (2014а) Строматолитовые фосфориты Южного Урала и их генезис. *Литосфера*, (2), 50-59.
- Литвинова Т.В. (2014б) Ультрамикроструктуры строматолитового рифа Северного Прианбарья и их происхождение. *Литология и полез. ископаемые*, (5), 443-454.
- Литвинова Т.В., Сергеев В.Н. (2018) Биогенные микрообразования в строматолитах Байкало-Патомского нагорья: результаты комплексного изучения. *Литология и полез. ископаемые*, (2), 171-183.
- Маслов В.П. (1960) Строматолиты. (Их генезис, метод изучения, связь с фациями и геологическое значение на примере ордовика Сибирской платформы). М., 188 с. (*Тр. ГИН АН СССР*, вып. 41).
- Орлеанский В.К., Герасименко Л.М., Сумина Е.Л. (2000) Лабораторные цианобактериальные маты и минеральные прослои. *Водные экосистемы и организмы – 2*. Мат-лы науч. конф. М.: МАКС Пресс, 56-58.
- Раабен М.Е. (1986) Актуальные вопросы систематики строматолитов. *Актуальные вопросы современной палеоальгологии*. Киев: Наук. думка, 737-743.
- Раабен М.Е. (1972) Верхний рифей как биостратиграфическая единица. *Геология докембрия*. Л.: Наука, 23-30.
- Раабен М.Е. (2002) Строматолиты. *Бактериальная палеонтология*. М.: ПИН РАН, 52-58.
- Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы. (2011) М.: ПИН РАН, 230 с.
- Рябинин В.Н. (1941) Органические остатки в карбонатных породах южной Карелии. *Материалы по геологии и полезным ископаемым КФССР Ленинградской и Мурманской областей*. Сб. 4. Л.: Наука, 8-21.
- Семихатов М.А. (1962) Рифей и нижний кембрий Енисейского края. (*Тр. ГИН АН СССР*, вып. 68). М.: Изд-во АН СССР, 242 с.
- Семихатов М.А., Комар В.А., Нужнов С.В. (1963) Расчленение и сопоставление основных разрезов рифея Сибири. *Материалы по региональной стратиграфии СССР*. М.: Госгеолтехиздат, 32-44.
- Сергеев В.Н. (2006) Окременные микрофоссилии докембрия: природа, классификация и биостратиграфическое значение. М.: ГЕОС, 280 с.
- Серебряков С.Н. (1975) Особенности формирования и размещения рифейских строматолитов Сибири. М.: Наука, 160 с.
- Сумина Е.Л. (2006) Поведение нитчатых цианобактерий в лабораторной культуре. *Микробиология*, **75**(4), 532-537.
- Тугарова М.А. (2016) Карбонатные микробиолиты. Строение, состав, генезис. Дисс. ... докт. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 381 с.
- Ушатиная Г.Т. (2002). Окременение. *Бактериальная палеонтология*. М.: ПИН РАН, 66-68.
- Шаповалова И.Г. (1974) Стратиграфия и строматолиты рифейских отложений Северной части Юдомо-Майского прогиба. Новосибирск: Наука, 140 с.
- Komar V.A. (1989) Classification of the microstructures of the Upper Precambrian stromatolites. *Himal. Geol.*, **13**, 229-238.
- Leonova L.V., Litvinova T.V., Glavatskikh S.P. (2014) Specific Microaggregates and Problematic Microfossils As Satellites of Biohermogenic Rocks. *Paleontol. J.*, **48**(14), 1552-1556.
- Litvinova T.V. (2016) Biogenic–Abiogenic Interactions in Stromatolitic Geosystems and Their Mineralization. *Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems*. Ch. 6. Switzerland, Springer, 55-66.
- Litvinova T.V., Sergeev V.N. (2019) Integrated Study of Microfossils in Stromatolites of the Vendian Chench Formation, Central Siberia. *Paleontol. J.*, Pleiades Publ., Ltd., **53**(9), 98-103.
- Litvinova T.V., Sergeeva N.D., Dyakova S.A. (2024) Stromatolites as indicators of hydrocarbon enrichment (on the enrichment (on the example of the of the Rifean deposits of the Volga–Ural region platform). *Paleontol. J.*, **58**(7), 117-125.
- Pia J. (1927) Die Erhaltung der fossilien Pflanzen. Thallophyta. *Handbuch der Paleobotanik*. Oldenburg, Munich, Berlin, **1**, 31-136.
- Raaben M.E., Sinha A.K., Sharma M. (2001) Precambrian Stromatolites of India and Russia. *Birbal Sahni Institute of Paleobotany*. Lucknow, 125 p.
- Schopf J.W., Kudryavtsev A.B. (2009) Confocal laser scanning microscopy and Raman imagery of ancient microscopic fossils. *Precambrian Res.*, **173**, 39-49.
- Semikhatov M.A., Raaben M.E. (2000) Proterozoic stromatolite taxonomy and biostratigraphy. *Microbial sediments*. Berlin, Springer–Verlag, 295-307.
- Walcott C.D. (1914) Pre-Cambrian Algonkian algal flora. Washington: Smithsonian Inst., 156 p. (*Smithsonian Misc. Coll.*, **64**(2)).

## REFERENCES

- Bacterial paleontology. (2002) Moscow, PIN RAN Publ., 188 p. (In Russ.)
- Butin R.V. (1966) Fossil algae of the proterozoic of Karelia. *Remains of organisms and problems of the Proterozoic formations of Karelia*. Petrozavodsk, 34-64. (In Russ.)
- Efimov P.G. (2011) Algology and mycology. Moscow, Tovvo Nauch. Izd-i KMK Publ., 120 p. (In Russ.)
- Fossil bacteria and other microorganisms in terrestrial rocks and astromaterials. (2011) Moscow, PIN RAN Publ., 173 p. (In Russ.)
- Garris M.A., Kazakov G.A., Keller B.M., Poleyeva N.I., Semikhatov M.A. (1964) Geochronological scale of the Upper Proterozoic (Riphean and Vendian). *Absolute age of geological formations*. Moscow, Nauka Publ., 431-455. (In Russ.)
- Komar V.A. (1964) Columnar stromatolites of the Riphean north of the Siberian platform. *Scientific notes of the Research Institute of Geology of the Arctic (NIIGA)*. *Paleontol. Biostratigr.* Leningrad, NIIGA Publ., iss. 6, 84-105. (In Russ.)
- Komar V.A. (1966) Stromatolites of the Upper Precambrian deposits of the north of the Siberian platform and their stratigraphic significance. Moscow, Nauka Publ., 122 p. (In Russ.)
- Komar V.A. (1989) Classification of the microstructures of

- the Upper Precambrian stromatolites. *Himal. Geol.*, **13**, 229-238.
- Komar V.A., Raaban M.E., Semikhatov M.A. (1965) Konyofity of the Riphean of the USSR and their stratigraphic value. Moscow, Nauka Publ., 85 p. (In Russ.)
- Konyushkov K.N. (1978) On diagnostic signs and systematics of stromatolites. *Biostratigraphic collection. Paleontology and stratigraphy of the Paleozoic of the USSR*. Leningrad, VSEGEI Publ., 74-86. (In Russ.)
- Korde K.B. (1961) Cambrian algae of the Southeastern Siberian Platform. Moscow, AN SSSR Publ., 146 p. (*Tr. Paleontol. Inst.*, **89**). (In Russ.)
- Korolyuk I.K. (1960) Stromatolites of the Lower Cambrian and Proterozoic of the Irkutsk amphitheater. *Tr. IGI RGI AN SSSR*, **I**, 112-161.
- Krylov I.N. (1963) Columnar branching stromatolites of the Riphean deposits of the Southern Ural and their significance for the stratigraphy of the Upper Precambrian. *Tr. Geol. Inst. Moscow, AN SSSR Publ.*, 133 p. (In Russ.)
- Krylov I.N. (1975) Stromatolites of the Riphean and Phanerozoic in the USSR. Moscow, Nauka Publ., 243 p.
- Krylov I.N., Nuzhnov S.V., Shapovalova I.G. (1968) On the stromatolite complexes of the middle Riphean. *Dokl. AN SSSR*, **181**(2), 426-429. (In Russ.)
- Krylov I.N., Orleanskii V.K. (1988) Laboratory model of formation of carbonate crusts in algal bacterial films (artificial stromatolites and oncolites). *Calcareous algae and stromatolites (systematics, biostratigraphy, facies analysis)*. Novosibirsk, Nauka Publ., 4-12. (In Russ.)
- Krylov I.N., Tikhomirova I.S. (1988) On the formation of siliceous microfossils. *Paleontol. Zhurn.*, (3), 3-9. (In Russ.)
- Leonova L.V., Litvinova T.V., Glavatskikh S.P. (2014a) Specific microaggregates and problematic microfossils as satellites of biogenetic rocks. *Paleontol. J.*, **48**(14), 1552-1556.
- Leonova L.V., Litvinova T.V., Glavatskikh S.P. (2014b) Specific microaggregates and problematic microfossils – companions of biochemogenic rocks. *Formation of the skeleton in different groups and biomineralization in the history of the Earth*. Moscow, PIN RAN Publ., 63-71.
- Litvinova T.V. (2008) On the problem of genesis stromatolites. *Palynology: stratigraphy and geoecology*. Collection of scientific papers of the XII All-Russian Palynological Conf. St. Petersburg, VNIIGRI Publ., **III**, 22-27. (In Russ.)
- Litvinova T.V. (2009) New data on structure and the structure of stromatolitic buildups (northern Anabar Region). *Litol. Polez. Iskop.*, (4), 428-437. (In Russ.)
- Litvinova T.V. (2014a) Stromatolite phosphorites of the Southern Urals and their genesis. *Lithosphere (Russia)*, (2), 50-59. (In Russ.)
- Litvinova T.V. (2016) Biogenic–Abiogenic Interactions in Stromatolitic Geosystems and Their Mineralization. *Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems*, Ch. 6. Switzerland, Springer, 55-66.
- Litvinova T.V. (2018) Possible role of microorganisms in the formation of structural and textural features of stromatolites. *Lethaea rossica. Ross. Paleobot. Zhurn.*, **16**, 1-16. (In Russ.)
- Litvinova T.V. (2023) Fossil organisms and their role in the formation of black oncolites of the Kalanchevskaya Formation, Vendian of the Baikal-Patom Upland, Eastern Siberia. *Paleontol. Zhurn.*, (5), 107-117. (In Russ.)
- Litvinova T.V., Sergeev V.N. (2018) Biogenic Microstructures in Stromatolites of the Baikal–Patom Highland: Results of Complex Study. *Lithol. Miner. Res.*, **53**, 159-169. (translated from *Litol. Polez. Iskop.*, (2), 171-183).
- Litvinova T.V., Sergeev V.N. (2019) Integrated Study of Microfossils in Stromatolites of the Vendian Chencha Formation, Central Siberia. *Paleontol. J.*, Pleiades Publ., Ltd., **53**(9), 98-103.
- Litvinova T.V., Sergeeva N.D., Dyakova S.A. (2024) Stromatolites as indicators of hydrocarbon enrichment (on the enrichment (on the example of the of the Rifean deposits of the Volga–Ural region platform). *Paleontol. J.*, **58**(7), 117-125.
- Litvinova T.V. (2014b) Ultramicrostructures of the Stromatolite Reef in the Northern Anabar Region and Their Origin. *Litol. Polez. Iskop.*, (5), 443-454. (In Russ.)
- Maslov V.P. (1960) Stromatolites (Their genesis, method of study, connection with facies and geological significance on the example of the Ordovician of the Siberian platform). Moscow, 188 p. (*Tr. GIN AN SSSR*, vyp. 41). (In Russ.)
- Orleanskii V.K., Gerasimenko L.M., Sumina E.L. (2000) Laboratory Cyanobacterial Mats and Mineral Interlayers. Materials of the Scientific Conference. *Aquatic Ecosystems and Organisms-2*. Mater. Sci. Conf. Moscow, MAKS Press Publ., 56-58. (In Russ.)
- Pia J. (1927) Die Erhaltung der fossilen Pflanzen. Thallophyta. *Handbuch der Paleobotanik*. Oldenburg, Munich, Berlin, **1**, 31-136.
- Raaben M.E. (1972) Upper Riphean as a biostratigraphic unit. *Geology of Precambria*. Leningrad, Nauka Publ., 23-30. (In Russ.)
- Raaben M.E. (1986) Topical issues of systematics of stromatolites. *Topical issues of modern paleoalgology*. Kiev, Nauk. Dumka Publ., 737-743. (In Russ.)
- Raaben M.E. (2002) Stromatolites. *Bacterial paleontology*. Moscow, PIN RAN Publ., 52-58.
- Raaben M.E., Sinha A.K., Sharma M. (2001) Precambrian Stromatolites of India and Russia. Birbal Sahni Institute of Paleobotany. Lucknow, 125 p.
- Reef formations and reefs in the evolution of the biosphere. (2011) Moscow, PIN RAN Publ., 230 p. (In Russ.)
- Ryabinin V.N. (1941) Organic residues in carbonate rocks of southern Karelia. *Mater. Geol. Miner. KFSSR Leningrad, Murmansk region*. Leningrad, Nauka Publ. Sb. 4, 8-21. (In Russ.)
- Schopf J.W., Kudryavtsev A.B. (2009) Confocal laser scanning microscopy and Raman imagery of ancient microscopic fossils. *Precambrian Res.*, **173**, 39-49.
- Semikhatov M.A. (1962) Riphei and the Lower Cambrian of the Enisei Ridge. Moscow, AN SSSR Publ., 242 p. (*Tr. GIN AN SSSR*, vyp. 68). (In Russ.)
- Semikhatov M.A., Komar V.A., Nuzhnov S.V. (1963) Dismemberment and comparison of the main sections of the Riphean of Siberia. *Materials on regional stratigraphy of the USSR*. Moscow, Gosgeoltekhizdat Publ., 32-44. (In Russ.)
- Semikhatov M.A., Raaben M.E. (2000) Proterozoic stromatolite taxonomy and biostratigraphy. *Microbial sediments*. Berlin, Springer–Verlag, 295-307.
- Serebryakov S.N. (1975) Peculiarities of the formation and distribution of Riphean stromatolites in Siberia. Moscow, Nauka Publ., 160 p. (In Russ.)

- Sergeev V.N. (2006) Silicified microfossils of the Precambrian: nature, classification and biostratigraphic significance. Moscow, GEOS Publ., 280 p. (In Russ.)
- Shapovalova I.G. (1974) Stratigraphy and stromatolites of the Riphean deposits of the Northern part of the Yudomo-May trough. Novosibirsk, Nauka Publ., 140 p. (In Russ.)
- Sumina E.L. (2006) Behavior of filamentous cyanobacteria in laboratory culture. *Microbiology*, **75**(4), 532-537. (In Russ.)
- Tugarova M.A. (2016) Carbonate microbiolites. Structure, composition, genesis. *Dr. geol. and min. sci. diss.* Moscow, MGU Publ., 381 p. (In Russ.)
- Ushatinskaya G.T. (2002) Silicification. *Bacterial Paleontology*. Moscow, PIN RAN Publ., 66-68. (In Russ.)
- Vologdin A.G. (1962) The oldest algae of the USSR. Moscow, Academy of Sciences USSR, 656 p. (In Russ.)
- Walcott C.D. (1914) Pre-Cambrian Algonkian algal flora. Washington: Smithsonian Inst., 156 p. (*Smithsonian Misc. Coll.*, **64**(2)).
- Zaitseva L.V. (2007) Mineralization in bacterial mat (laboratory modeling). *Biobone interactions: life and stone*. Proc. III Int. sympos. St.Petersburg, SPbGU Publ., 80-82. (In Russ.)
- Zavarzin G.A. (1984) Bacteria and the Composition of the Atmosphere. Moscow, Nauka Publ., 199 p. (In Russ.)
- Zavarzin G.A. (2011) Evolution of the Prokaryotic Biosphere. Moscow, MAKS Press Publ., 144 p. (In Russ.)