

УДК 551.732:561.251

МИКРОСФЕРЫ В СИЛУРЕ ГОРНОГО АЛТАЯ: МОРФОЛОГИЯ, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ

© 2022 г. Н. В. Сенников^{a, b, *}, Н. В. Новожилова^{a, b, **},
Р. А. Хабибулина^{a, ***}, В. А. Лучинина^{a, ****}

^aИнститут нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, 630090 Россия

^bНовосибирский национальный исследовательский университет, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: sennikovnv@ipgg.sbras.ru

**e-mail: novozhilovanv@ipgg.sbras.ru

***e-mail: khabibulina@ipgg.sbras.ru

****e-mail: luchinina@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 16.10.2020 г.

После доработки 14.04.2021 г.

Принята к публикации 12.05.2021 г.

В силурийских осадочных образованиях в центральной части Горного Алтая при растворении известняков обнаружены две группы сферических образований: микросферы диаметром 90–120 мкм и нанофоссилии (наносферы) диаметром 5–18 мкм. Их двухслойные и многослойные стенки состоят из стандартизованных по размерам микрокристаллами сидерита, замещенного гетитом. Низкое содержание кальция (менее 0.5%) не позволяет относить алтайские микросферы к кальцисферам. Алтайские силурийские микросферы и нанофоссилии (наносферы) предположительно относятся к биоминерализованным остаткам домиков-панцирей различных генераций эвгленовых водорослей.

Ключевые слова: силур, известняки, микросферы и нанофоссилии (наносферы), микрокристаллы, биоминерализация, эвгленовые водоросли, Горный Алтай

DOI: 10.31857/S0031031X2201010X

ВВЕДЕНИЕ

В настоящей статье приведена информация по изучению округлых микрообъектов, обнаруженных в силурийских осадочных образованиях на Горном Алтае. Подобные по форме микросферы известны в палеозое достаточно давно (Williamson, 1880; Rust, 1935). По химическому составу и морфологии их разделяют на две группы: кальцисферы и фрамбоиды пирита.

Кальцисферы (calcispheres) – сферические или эллипсоидные известковые (CaCO_3) фоссилии неясного происхождения. Они состоят из полых центральной камеры (30–500 мкм) и внешней оболочки (3–170 мкм). Большинство специалистов придерживаются мнения об их биогенном происхождении; кальцисферы интерпретируются как диагенетически измененные остатки радиолярий, фораминифер, репродуктивных органов круглых червей, акритарх, цист динофлагеллят, вольвоксовых и ульвофициевых зеленых водорослей и харовых водорослей (Kazmierczak, 1975, 1976; Marszalek, 1975; Servais et al., 2009 и др.).

Первые доказательства водорослевой природы палеозойских кальцисфер опубликовали И. Казмерчак и Д. Маршалек (Kazmierczak, 1975, 1976, 1981; Marszalek, 1975). Они отнесли их представителей из девонских известняков Польши к классам Volvocophyceae и Ulvophyceae в составе отдела зеленых водорослей. Позднее, в лудловско-пржидольских известняках Северной Земли были найдены известковые оболочки зооспорангий харовых водорослей (Берченко и др., 1993).

В конце прошлого века для палеозойских кальцисфер появились новые термины – известковые микрофоссилии и нанофоссилии (Munnecke et al., 1999). Позже (Dixon, 2010) в Арктической Канаде были найдены округлые карбонатные образования внутри силурийских кораллов, которые получили наименование микросферы. Это были примеры изучения микросфер в шлифах. Исследования микросфер карбонатного состава с применением методов химической обработки на шведском палеозойском материале позволили получить новые результаты (Munnecke, Servais, 1996, 2008; Munnecke et al., 1999, 2000; Servais et al., 2009; Versteegh et al., 2009) и сравнивать

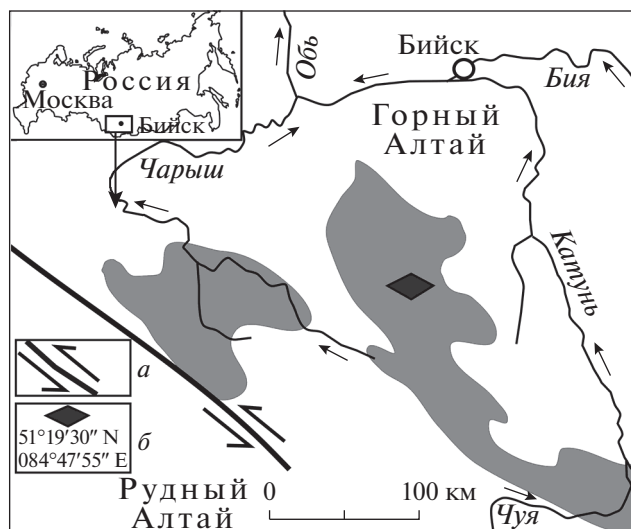


Рис. 1. Площадное распространение силурийских пород на Горном Алтае и местоположение изученного разреза: *а* – зона сдвигов крупнейших региональных блоков, *б* – расположение алтайских силурийских микрофер.

их с палиноморфами, акритархами и другими фаунистическими и флористическими группами.

К принципиально другой категории округлых микрообъектов, встречающихся в осадочных породах, относятся фрамбоиды пирита (FeS_2 – 46.6% Fe, 53.4% S). Такие объекты впервые описал Г. Рафт (Rust, 1935). Фрамбоиды имеют размеры от 1 до 250 мкм, но, как правило, их диаметр не превышает 50 мкм (Савельева и др., 2013). Состоят фрамбоиды из изометричных прилегающих друг к другу микрокристаллов, одинаковой формы и размера. Фрамбоиды могут иметь внутри свободную полость. Многие исследователи считают, что фрамбоиды пирита имеют преимущественно биогенное происхождение (Федорова и др., 1988; Герасименко, Заварзин, 1993; Астафьева и др., 2005; Савельева и др., 2013; Рейхард, 2014; Vudagaeva, Varkhutova, 2018; Лукин, Гафич, 2018). По материалам современных донных осадков Белого моря было зафиксировано, что фрамбоиды пирита образуются чаще всего на кремниевых панцирях диатомовых водорослей и на карбонатных раковинах фораминифер (Рейхард, 2014). Другими исследователями (Wilkin, Barnes, 1997; Астафьева и др., 2005) было отмечено, что сферическая форма таких микрообъектов формируется в самом процессе образования агрегатов пирита, а не за счет явления псевдоморфоза по округлым микрообъектам. Кроме того, было установлено (Астафьева и др., 2005), что фрамбоиды пирита из микрокристаллов в форме пентагон-додекаэдров, октаэдров и тетраэдров имеют преимущественно биогенное происхождение, а фрамбоиды кубиче-

ской формы формируются исключительно при химических реакциях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении силурийских разрезов лудловско-пржидольского стратиграфического интервала в Ануйско-Чуйской структурно-фациальной зоне северо-западной части Горного Алтая описана серия разрезов (рис. 1), в которых были отобраны образцы для химической обработки с целью получения микропалеонтологических объектов – конодонтов, остракод и других микрофоссилий. Лудловский и раннепржидольский интервал в исследуемом районе представлен карбонатными и терригенно-карбонатными породами куимовской свиты, а средне–позднепржидольский, относимый к черноануйской свите, сложен преимущественно терригенными породами с редкими прослоями и линзами известняков. Куимовская и черноануйская свиты охарактеризованы представительными комплексами брахиопод, трилобитов, остракод, табулят, ругоз, строматопорат, криноидей, конодонтов (Кульков, 1966, 1967; Поленова, 1970; Елкин и др., 1974; Ивановский, Кульков, 1974; Миронова, 1978; Гутак и др., 2000; Сенников и др., 2001, 2019; Sennikov et al., 2008; Краснов, Кульков, 2009).

Лабораторная химическая обработка уксусной кислотой алтайского материала позволила получить из одной из пачек разреза Бурта-3 (рис. 2) многочисленные объемные экземпляры относительно крупных, округлых микросфер (от 90 мкм до 120 мкм) (табл. XI, XII; см. вклейку). В отличие от других известных в осадочных образованиях микросфер, состоящих из кальцита светлых тонов, алтайские микросферы (как крупные, так и более мелкие – см. далее) имеют черный цвет. Темным цветом они скорее похожи на фрамбоиды пирита, чем на светло-серые кальцисферы. Изучение строения стенок алтайских микросфер и исследование их химического состава проводились на сканирующем микроскопе (СЭМ) TEXSCAN-MIRA (Ин-т геологии и минералогии СО РАН, Новосибирск), оснащенном энергодисперсионным спектрометром INCAEnergy 350 (микрондом), позволяющим делать анализ состава в различных точках микросфер.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследований было установлено, что внешняя оболочка алтайских микросфер сложена высокоупорядоченными микрокристаллами, а это по принципу строения напоминало фрамбоиды пирита. Микрокристаллы алтайских микросфер преимущественно ориентированы длинными ося-

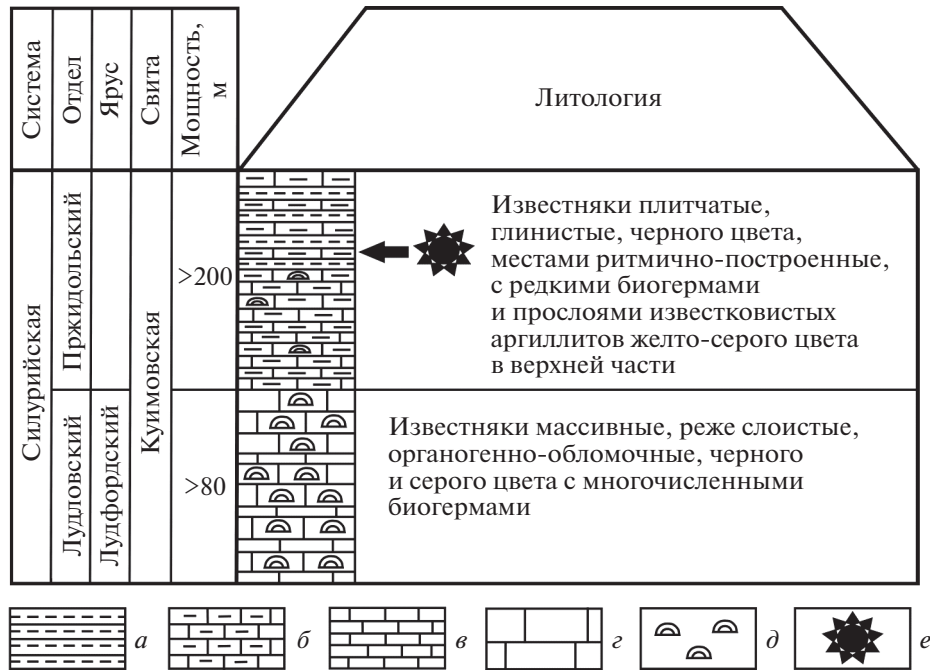


Рис. 2. Стратиграфическая колонка алтайского силурийского разреза с микросферами. Стрелкой показан стратиграфический уровень находок микросфер: *a* – аргиллиты, *б* – глинистые известняки, *в* – тонкоплитчатые известняки, *г* – массивные известняки, *д* – биогермы, *е* – микросферы.

ми по радиусу сферы (табл. XI, фиг. 1; табл. XII, фиг. 4). Микрорксталлы прилегают друг к другу, редко наблюдается их срастание.

Хорошая сохранность алтайских крупных микросфер уже на первом этапе исследований с помощью СЭМ показала, что они имеют соприкосновение со сростками более крупных и различных по размерам кристаллов, отличающихся от стандартизированных по размерам микрорксталлов стенки самой микросферы (табл. XI, фиг. 5, 9; табл. XII, фиг. 1). Очевидно, что в процессе поздне- или постдиагенетических преобразований, вероятнее всего, формировалась именно эта генерация из крупных кристаллов. Следовательно, генерация микрорксталлов, слагающая стенки микросфер, должна была образовываться на самой ранней стадии диагенеза или до начала диагенеза осадков.

Микрорксталлы, из которых сформирована стенка алтайских микросфер, образовались либо биогенным путем до осаждения осадка с захоронением микросфер, либо на самой ранней стадии диагенеза при преобразованиях (биоминерализации) уже первично минерализованных стенок каких-либо микроорганизмов. Считается, что развитие биоминеральных структур обусловлено наличием матриц из продуктов метаболизма (Барсков, 1975; Чувашов и др., 1987; Становление..., 2014).

Другое предположение, дополняющее и детализирующее эту гипотезу, заключается в том, что

микрорксталлы могли образоваться на стенках каких-то организмов при начале диагенеза, за счет аномально повышенного содержания определенных химических элементов в такой стенке и повышенных содержаний этих же элементов в окружающей среде. Однако поскольку микрорксталлы на стенках микросфер высокоупорядочены и относительно строго стандартизированы по размеру, то они должны были появиться на первичной органической матрице до начала масштабных диагенетических преобразований, которые могли бы и должны были деструктурировать такую матрицу. Следует отметить, что в некоторых случаях наблюдается отклонение от строгой выдержанности размеров микрорксталлов, которое, вероятно, является следствием их мало-масштабных позднедиагенетических преобразований.

Изучение алтайских крупных микросфер с помощью СЭМ обнаружило двухслойное (может быть в отдельных случаях и многослойное) строение их стенок (табл. XI, XII). Это показывает, что такая двойная (или многослойная) структура стенки возникла еще до начала осадконакопления и, тем более, до последующих процессов диагенеза. То есть, гипотетические материнские организмы, на стенках которых происходила биоминерализация, должны были иметь прижизненную (исходную) двухслойную (и) или многослойную стенку, сложенную однообразными микрозернами.

Таблица 1. Химический состав алтайских силурийских микросфер

Точка	Total	Si	Al	Fe	Mn	Mg	Ca	Na	K	Zn	S	Cl	O	Минерал
1	110.77	2.53	0.64	57.05	0.21	0.74	0.36	0.31	–	0.36	–	–	46.58	Гетит
2	96.8	1.78	0.66	56.35	0.25	0.69	0.44	0.38	0.16	0.42	0.15	0.16	35.38	Гетит
3	86.94	1.86	0.86	54.64	0.21	0.6	0.47	0.69	0.4	–	0.14	0.17	26.9	Оксид
4	85.92	1.74	0.7	54.5	–	0.34	0.42	–	0.21	0.6	0.17	0.18	26.82	Оксид
5	64.79	1.22	1.84	43.53	–	0.68	0.28	0.19	0.28	–	0.19	0.23	16.34	Оксид

Внешний вид большинства из сохранившихся в хорошем состоянии после воздействия кислотной микрокристаллов в стенке алтайских “микросфер” походит на формы кристаллов сидерита (FeCO_3). Исследование с помощью анализатора СЭМ различных микрокристаллов в стенках микросфер (табл. XII, фиг. 1, 2) показало, что эти образования по составу (Fe – более 50%, S – менее 0.2%) отвечают минералам группы железа, и их можно отнести к гетиту (FeOОН) (табл. 1). Наряду с индикатором континентальных условий в зонах окисления, а также в болотах и ручьях (Геологический..., 2010), минерал гетит является показателем среды мелководных морских водоемов с обстановками, насыщенными кислородом и с глубинами до 10 м (Захаров, 2016). Алтайский материал происходит из известняков, содержащих на различных стратиграфических уровнях типичные морские организмы – табуляты, ругозы, криноидеи, конодонты (рис. 2). В связи с этим, и с учетом габитуса алтайских микрокристаллов, можно предположить, что они являются псевдоморфозами гетита (FeOОН) по сидериту (FeCO_3). По составу (Fe – более 50%, S – менее 0.2%) алтайские крупные микросферы не могут быть отнесены к классическим фрамбоидам пирита, хотя форма их кристаллов напоминает кристаллы пирита во фрамбоидах биогенного происхождения.

Известно, что диагенетические и постдиагенетические процессы минерализации имеют прямую зависимость от состава среды, а менее тесную связь – с составом первичного (в том числе биологического) субстрата, хотя “вклад” состава первичного субстрата в общий химический состав конечного продукта диагенеза может быть достаточно значимым. В то же время, следует отметить, что исследование химического состава панцирей-оболочек 12 видов ныне живущих эвгленовых водорослей рода *Trachelomonas* Ehrenberg (Poniewozik, 2017) показало, что их клетки практически не поглощают и не накапливают марганец. В алтайском силурийском материале содержание марганца в микросферах не превышает 0.25%, а в некоторых кристаллах ниже предела обнаружения. В той же работе (Poniewozik, 2017) определено, что содержание железа в оболочке современных *Trachelomonas* в среднем дости-

гает 25–40%, что несколько ниже, чем у изученных силурийских крупных микросфер (табл. 1).

Рассматриваемые микрообъекты образовывались при микробиальной деятельности с формированием стенки оболочки из микрокристаллов по “первичным” микросферам. Сами “первичные” микросферы должны были иметь биологическую природу, что подтверждается двумя следующими обстоятельствами. Первое – только кристаллографически оформленные минеральные компоненты на стенках организмов, формирующиеся непосредственно во время их жизни за счет продуктов метаболизма, имеют ограниченный диапазон размеров микрокристаллов, что объясняется матричной формой биоминерализации (Барсков, 1975; Чувашов и др., 1987; Становление..., 2014). Второе – на стенках большинства исследуемых алтайских силурийских крупных микросфер были обнаружены сравнительно мелкие микросферы (диаметром от 5 до 18 мкм) с твердой оболочкой. Несмотря на их относительно крупные размеры (более 1000 нм), будем именовать такие мелкие микросферы, по аналогии с нанопланктоном (Геологический..., 2011) и с учетом ранее используемых терминов (Munnecke et al., 1999, 2000; Munnecke, Servais, 2008), нанофоссилиями (или наносферами). Вероятнее всего, эти алтайские нанофоссилии являются либо дочерними юными генерациями организмов хозяев – крупных материнских микросфер, либо, что менее вероятно, симбионтами с ними других более мелких организмов. Обратим внимание, что стенки таких наносфер также сложены стандартизированными, но значительно более мелкими микрокристаллами, практически нанокристаллами. Такие мелкие микрокристаллы образуются на матричной основе по мелким зернам стенки мелких микросфер (наносфер) биогенного происхождения и не увеличиваются далее в размерах при диагенетических преобразованиях. Таким образом, относительно крупные микрокристаллы формируются на крупных микросферах, а мелкие микрокристаллы – на наносферах. Это происходит на стенках тех организмов-хозяев, которые вследствие гибели прекратили свой рост. Этот факт, по нашему мнению, является доказательством того, что микрокристаллы наносфер начинают образовываться на стенке-панци-

ре организма-хозяина сразу после его смерти, но до начала диагенетических преобразований. Продолжительность такого процесса кристаллообразования может быть очень короткой, до нескольких дней, до момента захоронения в осадке.

Среди современных микроорганизмов внешнюю твердую (минерализованную) стенку некальцитового состава имеют некоторые водоросли. Так, среди Chlorophyta (напр., Chlamydomonadales) есть роды, у которых оболочка инкрустирована (в том числе, с образованием сплошного покрова) солями кальция, кремнезема или железа (Чувашов и др., 1987; Urzica et al., 2013). В отделе Euglenophyta (Euglenales) у некоторых представителей имеется наружный твердый панцирь (лорика), пропитанный солями железа, не прилегающий плотно к протопласту (Dawes, 1998; Лемеза, 2008; Poniewozik, 2017).

Полученная в процессе исследований информация о двойных (или многослойных) стенках алтайских микросфер, состоящих из минералов группы железа, вкуче с присутствием разных (крупно- и мелко-размерных) генераций, позволяет предположить исходно биогенный генезис этих округлых образований. Изученные алтайские силурийские микросферы и наносферы являют собой минералогический феномен, сформировавшийся на оболочках организмов по прижизненно сгенерированным зернам из продуктов их жизнедеятельности. Вероятно, такими “исходно-материнскими” организмами были водоросли, относящиеся к Euglenophyta (Dujardin, 1841; Маслов, 1963; Conforti, 1999, 2010; Poniewozik, 2017).

Эвгленовые водоросли обитают как в пресноводных, так и в морских условиях (Маслов, 1963; Marine..., 1969; Сафонова, 1984; Conforti, 1999, 2010; Москалец, Лихачев, 2006; Лемеза, 2008; Solórzano et al., 2011; Servat et al., 2015; Juráň, 2016; Poniewozik, 2017). При неблагоприятных условиях у некоторых эвгленовых формируются покоящиеся цисты с толстыми оболочками (от двухслойных до многослойных). В ископаемом состоянии известны остатки нескольких родов, отнесенных к эвгленовым водорослям. Роды Trachelomonas и Phacus Dujardin известны из палеогена и неогена, а роды Ophiobolus Wetzel и Dimastigobolus Deflandre встречены в мелу (Bradley, 1929; Маслов, 1963). В последнее время (Strother et al., 2020) было убедительно доказано, что представители рода Mouyeria Thusu, ранее относимые к сборной группе микроорганизмов – акритархам (или, дискусионно, к эвгленовым водорослям – Grau, Boucot, 1989) – должны быть включены в группу Euglenida. Различные виды рода Mouyeria известны из разрезов верхнего ордовика (катиийский ярус), а также лландоверийского, венлокского и лудловского отделов силура Прибалтики

и Северной Америки (Strother et al., 2020). Следовательно, рассматриваемые алтайские силурийские микросферы, сформировавшиеся, как было предположено выше, по оболочке-панцирю (“домику” – лорике) эвгленовых водорослей, относятся к раннему этапу стратиграфического интервала распространения древних эвгленид.

Отдел Euglenophyta включает в себя микроскопические, активно двигающиеся планктонные одноклеточные организмы, снабженные одним или двумя жгутиками. Форма тела (клетки) эвгленовых водорослей – от веретеновидной до шаровидной. Размер клеток колеблется от 4 до 500 мкм. Целлюлозная оболочка у эвгленовых водорослей отсутствует; ее защитную функцию выполняет наружный уплотненный слой цитоплазмы, именуемый пелликулой (Сафонова, 1984; Москалец, Лихачев, 2006; Лемеза, 2008; Esson, Leander, 2010) или лорикой (Marine..., 1969; Conforti, Nudelman, 1994; Conforti, 1999, 2010; Servat et al., 2015; Poniewozik, 2017). Представители эвгленовых водорослей, имеющие мягкую лорикку, могут изменять форму тела. Как уже отмечалось выше, у некоторых эвгленовых водорослей есть твердая наружная оболочка-панцирь (лорика), которая пропитана солями железа (Dawes, 1998; Лемеза, 2008; Poniewozik, 2017).

Самым распространенным среди сообществ эвгленовых водорослей современных водоемов и наиболее многочисленным по числу составляющих его видов является род Trachelomonas (Marine..., 1969; Сафонова, 1984; Conforti, Nudelman, 1994; Conforti, 1999, 2010; Москалец, Лихачев, 2006; Лемеза, 2008; Servat et al., 2015; Poniewozik, 2017). Клетка в оболочке-панцире (“домике” – лорике) у современных видов Trachelomonas расположена более или менее свободно (Servat et al., 2015). Такая клетка может метаболизировать, увеличиваться в размерах и размножаться делением (Сафонова, 1984; Москалец, Лихачев, 2006).

Именно представители рода Trachelomonas, в отличие от других родов Euglenales, имеют сферическую форму и характеризуются наличием сплошной твердой оболочки – “домика-панциря” (лорики), как у взрослых, так и у юных (что особенно важно в свете изучения алтайских наносфер) форм эвгленид (Solórzano et al., 2011). Оболочки-панцири у представителей рода Trachelomonas имеют двухслойное строение стенки (Conforti, 2010; Servat et al., 2015). Как уже отмечалось выше, в алтайском материале по силурийским микросферам зафиксирован феномен биоминерализации по исходной двойной (или многослойной) стенке гипотетических организмов (табл. XI, фиг. 1, 3; табл. XII, фиг. 4, 5).

Накапливаемым запасным продуктом жизнедеятельности эвгленовых водорослей является вещество, сходное с крахмалом – парамилон (Ле-

меза, 2008; Monfils et al., 2011). Им сложены мелкие зерна в цитоплазме или твердые зерна на наружной стенке (лорике), которые являются возможными зародышами для роста кристаллов — первичными ядрами потенциальной биоминерализации на матричной основе. В рассматриваемом материале на стенках микросфер постоянно откладывался избыток железа, образовывавшийся в процессе их жизнедеятельности. При гибели не формировалась кальцитовая оболочка, как это можно было ожидать в сравнительном плане с процессом роста кристаллов кальцита после отмирания известковых водорослей, а происходила организация слоев матрично-кристаллической оболочки-панциря из микрокристаллов, вероятнее всего, сидерита, с последующим диагенетическим замещением на вторичный гетит.

Размножение у современных эвгленовых водорослей проходит разными путями (Москалец, Лихачев, 2006). Материнская единичная клетка, выйдя из собственной оболочки-панциря, делится в продольном направлении, в результате чего появляются две дочерние клетки-особи. Во втором случае, материнская клетка делится внутри оболочки-панциря, давая две дочерние особи, которые либо обе покидают эту материнскую лорику и строят свои отдельные оболочки-панцири, либо одна использует материнскую лорику, а другая покидает ее и строит свой собственный “домик”. Материалы по алтайским силурийским эвгленовым водорослям позволили предположить возможность для силурийских представителей эвгленовых второго пути размножения — на крупных материнских оболочках-панцирях могли закрепляться не одна—две наносферы, а много дочерних мелких “домиков”, в том числе разных генераций (табл. XI, фиг. 2; табл. XII, фиг. 3).

Вновь образующиеся юные дочерние клетки у современных видов рода *Trachelomonas* за несколько дней строят вокруг себя твердые оболочки — наносферы (Москалец, Лихачев, 2006). Панцири-оболочки современных эвгленовых водорослей бывают различной формы: шарообразные, гладкие или шипастые с простым отверстием; овальные, с горлышком; шарообразные, с кольцевидным воротничком (Сафонова, 1984; Conforti, Nudelman, 1994; Conforti, 1999, 2010; Москалец, Лихачев, 2006; Solorzano et al., 2011; Servat et al., 2015; Poniewozik, 2017). В алтайском материале найдены, главным образом, простые шарообразные формы, возможно, несколько искаженные за счет уплотнения осадка. Имеются овально-уплощенные и овально-удлиненные крупные микросферы (табл. XI, фиг. 8; табл. II, фиг. 2), а также формы с оттянутой вершиной-горлышком (табл. XII, фиг. 5). У некоторых алтайских крупных микросфер отклонения от округлой формы похожи на отверстия и горлышки, усложняющие строение панцирей-оболочек

современных эвгленовых водорослей. Конечно, трудно оспаривать, что эти своеобразные части микросфер не относятся к тафономическим артефактам. В то же время, так как такие части зафиксированы на нескольких микросферах, то предположительно они могут быть интерпретированы как отдельный морфологический элемент — приустьевая часть оболочки организма-хозяина (табл. XII, фиг. 8). Отдельно отметим, что именно на таких уплощенных и слабопрогнутых элементах микросфер при диагенетических преобразованиях формировались дополнительные крупные микрокристаллы (табл. XII, фиг. 1). Безусловно, для такой их однозначной трактовки требуется доказательная база на дополнительном материале. Реконструкции общей формы и строения оболочек алтайских силурийских микросфер, а также их сравнение с оболочками современных эвгленовых водорослей показаны на рис. 3.

Изученные алтайские силурийские объекты включают в себя две принципиально различные кристаллические модификации. Вся двухслойная (или многослойная) стенка оболочек-панцирей (лорик) сложена соприкасающимися, редко сросшимися, стандартизированными по размерам, высокоупорядоченными микрокристаллами (табл. XI, фиг. 1; табл. XII, фиг. 4). Стоит заметить, что вершины и грани таких кристаллов в той или иной степени “сглажены” за счет процессов диагенеза.

Соприкасающиеся с микросферами сростки более крупных, различных, не стандартизированных по размерам и не ориентированных кристаллов, сложены более крупными микрокристаллами (табл. XI, фиг. 5, 9; табл. XII, фиг. 1). Стандартизированные по размеру микрокристаллы стенок микросфер и наносфер образовались в подводных морских условиях до начала процесса диагенеза как продукт изменений зерен-гранул, возникших при жизнедеятельности эвгленовых водорослей на их стенках. Другие, значительно более крупные кристаллы различного размера, кубической формы, формировались при средних и поздних стадиях диагенеза осадков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При растворении известняков из разреза куимовской свиты силура (лудлов—пржидол) Горного Алтая были получены многочисленные черные микросферы — крупного (90—120 мкм) и мелкого (5—18 мкм) размера. Стенки таких микросфер сложены стандартизированными по размеру, высокоупорядоченными микрокристаллами, что подчеркивает матричную форму биоминерализации во время жизни организмов по отдельным зернам-гранулам продуктов их метаболизма. Не исключено, что такой процесс масштабно начался сразу после их смерти до погребения в оса-

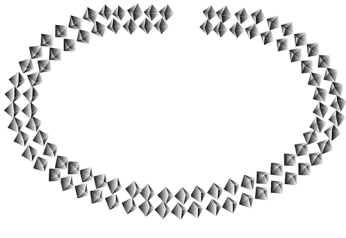
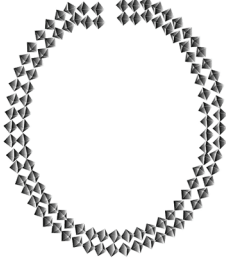
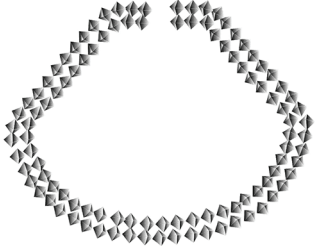
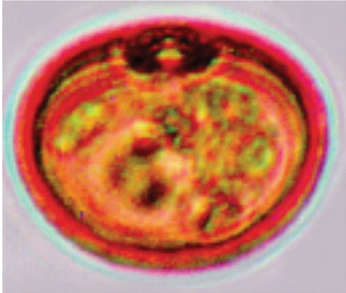
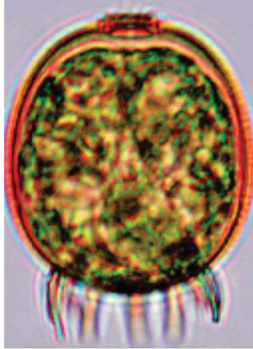
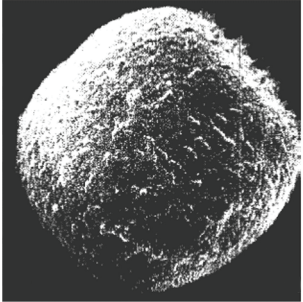
а			
	Уплощенно-овальная форма (см. табл. XI, фиг. 8)	Удлиненно-овальная форма (см. табл. XII, фиг. 2)	Колбообразная форма со слабовыраженным горлышком (см. табл. XII, фиг. 5)
б			
	(Servat et al., 2015)		(Conforti, 1999)

Рис. 3. Схема формы и среза двухслойной стенки алтайских силурийских микросфер (а) и формы домиков-панцирей современных представителей эвгленовых водорослей рода *Trachelomonas* Ehrenberg (б).

док и до начала диагенетических преобразований. По своему химическому составу алтайские микросферы не могут быть отнесены ни к классическим кальцисферам (содержание кальция в них менее 0.5%), ни к продуктам их диагенетического замещения. Несмотря на то, что содержание железа в них более 50%, а серы – менее 0.2%, нельзя исключить природу их формирования при диагенезе за счет явления псевдоморфизма фрамбозов пирита, которые, в свою очередь, были образованы ранее на стенках-панцирях организмов-хозяев.

Найденные алтайские микросферы и наносферы предположительно отнесены к продуктам биоминерализации остатков различных генераций эвгленовых водорослей, у которых имелась прижизненная многослойная твердая наружная оболочка-панцирь (лорика), пропитанная солями железа. При формировании таких микросфер происходило несколько последовательных стадий.

1. На внешней оболочке-стенке (лорике) живых планктонных эвгленовых водорослей шел процесс осаждения продуктов их жизнедеятель-

ности в виде микрозерен, обогащенных солями железа.

2. На оболочке-стенке (лорике) как мелких (наносфер), так и крупных микросфер планктонных эвгленовых водорослей (с многослойной стенкой) сразу после их смерти на основе матрично организованных микрозерен начинался процесс биоминерализации, который происходил за счет микробиальной деятельности в виде роста обособленных, стандартизированных по размерам, высокоупорядоченных микрокристаллов, вероятнее всего, сидерита. Допустимо, что инициальная часть такого процесса образования микрокристаллов начиналась еще при жизни организмов-хозяев, но масштабно он протекал сразу после гибели водорослей, при опускании их на дно бассейна, скорее всего, до погребения в осадке и до начала процессов диагенеза.

3. На ранней и средней стадиях диагенетических преобразований на стенках микросфер и наносфер происходил псевдоморфизм – процесс образования вторичного гетита.

4. В породе, в непосредственном контакте с микросферами “домиков-панцирей” (лориков)

эвгленовых водорослей, вероятно, у их устьев, на средней стадии диагенетических преобразований осадков в породе, начинали образовываться крупные, не стандартизированные по размерам и не ориентированные микрокристаллы кубической формы, вероятнее всего, пирита.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М., Розанов А.Ю., Хувер Р.* Фрамбоиды: их структура и происхождение // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 3–9.
- Барсков И.С.* Палеонтологические аспекты биоминерализации // Итоги науки и техники. Стратиграфия и палеонтология. М.: ВИНТИ, 1975. Т. 6. С. 5–59.
- Берченко О.И., Матухин Р.Г., Меннер В.В. и др.* О находках ископаемых харовых водорослей в отложениях верхнего силура Северной Земли // Стратиграфия и палеогеография фанерозоя Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1993. С. 35–47.
- Геологический словарь. Том первый. А–Й. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2010. 430 с.
- Геологический словарь. Том второй. К–П. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2011. 476 с.
- Герасименко Л.М., Заварзин Г.А.* Реликтовые цианобактериальные сообщества // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 222–254.
- Гутак Я.М., Абушик А.Ф., Савина Н.И. и др.* Черноануйская свита и проблема пржидольского яруса верхнего силура в Горном Алтае // Матер. регион. конф. геологов Сибири, Дальнего Востока и Северо-Востока России. Т. II. Глава III. Палеонтология и стратиграфия. Томск: ОГУП “Асиновская типография”, 2000. С. 290–294.
- Елкин Е.А., Желтоногова В.А., Сенников Н.В. и др.* Древнейшие дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия силура Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1974. 90 с.
- Захаров В.А.* Глубины палеобассейнов и подходы к их реконструкции // Палеонтология, стратиграфия, астробиология. М.: ПИН РАН, 2016. С. 208–228.
- Ивановский А.Б., Кульков Н.П.* Ругозы, брахиоподы и стратиграфия силура Алтае-Саянской горной области. М.: Наука, 1974. 96 с.
- Краснов В.И., Кульков Н.П.* Пржидольский ярус и силурийско-девонская граница в Сибири // Региональная геология, стратиграфия и палеонтология фанерозоя Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС, 2009. С. 39–51.
- Кульков Н.П.* К стратиграфии силурийских отложений Горного Алтая // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1966. Т. 41. Вып. 1. С. 77–82.
- Кульков Н.П.* Брахиоподы и стратиграфия силура Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 151 с.
- Лемеза Н.А.* Альгология и микология. Практикум: Учебн. пособие. Минск: Вышэйшая школа, 2008. 199 с.
- Лукин А.Е., Гафич И.П.* Постэпигенетический фрамбоидальный пирит в глубоководных коллекторах газоконденсатных залежей // Дор. Нас. акад. наук Укр. 2018. № 8. С. 76–81.
- Маслов В.П.* Тип Euglenophyta. Эвгленовые водоросли // Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: АН СССР, 1963. С. 187.
- Миронова Н.В.* Некоторые пржидольские табуляты Центрального Алтая // Фауна и биостратиграфия верхнего ордовика и силура Алтае-Саянской складчатой области. М.: Наука, 1978. С. 104–117.
- Москалец Ю.В., Лихачев С.В.* Особенности репродуктивной стадии жизненного цикла Трахеломонасов // Омский научн. вестник. 2006. № 9(46). С. 236–238.
- Поленова Е.Н.* Остракоды позднего силура и раннего девона Алтае-Саянской области. М.: Наука, 1970. 104 с.
- Рейхард Л.Е.* Фрамбоиды пирита в донных осадках Белого моря // Год. собр. РМО 2014 “Минералогия во всем пространстве сего слова”. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2014. С. 62–64.
- Савельева О.Л., Савельев Д.П., Чубаров В.М.* Фрамбоиды пирита в углеродистых породах Смагинской ассоциации п-ова Камчатский мыс // Вестн. КРАУНЦ. Науки о Земле. 2013. № 2. Вып. 22. С. 144–151.
- Сафонова Т.А.* Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 174 с.
- Сенников Н.В., Изох Н.Г., Елкин Е.А. и др.* Первые сведения о лудловских конодонтах Горного Алтая // Эволюция жизни на Земле. Томск: Изд-во науч.-техн. лит-ры, 2001. С. 223–225.
- Сенников Н.В., Хабибулина Р.А., Обут О.Т. и др.* Терригенно-карбонатный тип седиментации в силуре Горного Алтая: строение, фациальные особенности, фаунистические комплексы и стратиграфическое положение // Геол. и геофизика. 2019. Т. 60. № 4. С. 532–554.
- Становление скелета у различных групп организмов и биоминерализация в истории Земли / Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН, 2014. 232 с.
- Федорова Т.А., Герасименко Л.М., Бочко Р.А. и др.* Микроминеральные выделения в термофильных цианобактериальных сообществах // Вулканология и сейсмология. 1988. № 6. С. 34–36.
- Чувашов Б.И., Лучинина В.А., Шуйский В.П. и др.* Ископаемые известковые водоросли. Морфология, систематика, методы изучения. Новосибирск: Наука, 1987. 225 с.
- Bradley W.H.* Fresh water algae from the Green River Formation of Colorado // Bull. Torrey Bot. Club. 1929. V. 56. № 8. P. 421–428.
- Budagaeva V.G., Barkhutova D.D.* The Role of the microbial community in mineral formation in the thermal springs of the Baikal Region // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2018. V. 11. № 4. P. 340–355.
- Conforti V.* A taxonomic and ultrastructural study of Trachelomonas Ehr. (Euglenophyta) from subtropical Argentina // Cryptogamie Algologie. 1999. V. 20. P. 167–207.
- Conforti V.* Ultrastructure of the lorica of species (Euglenophyta) from New Jersey, USA // Algolog. Stud. 2010. V. 135. P. 15–40.
- Conforti V., Nudelman A.* Ultrastructure of the lorica of Trachelomonas Ehr. from the Colombian Amazonia // Rev. Hydrobiol. Tropic. 1994. V. 27. P. 301–314.
- Dawes C.J.* Marine Botany. 2nd ed. N.Y., Chichester, Weinheiv, etc.: Wiley, 1998. 496 p.

- Dixon O.A.* Fossilized polyp remains in Silurian Heliolites (Anthozoa, Tabulata) from Nunavut, Arctic Canada // *Lethaia*. 2010. V. 43. P. 60–72.
- Dujardin F.* Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires. P.: Librairie Encyclopedique de Roret, 1841. 684 p.
- Esson H.J., Leander B.S.* Evolution of distorted pellicle patterns in rigid photosynthetic euglenids (Phacus Dujardin) // *J. Eukaryotic Microbiol.* 2010. V. 57. № 1. P. 19–32.
- Gray J., Boucot A.J.* Is Moyeria a euglenoid? // *Lethaia*. 1989. V. 22. P. 447–456.
- Juráň J.* Trachelomonas bituricensis var. lotharingia M.L. Poucques 1952, a morphologically interesting, rare euglenoid new to the algal flora of the Czech Republic // *PhytoKeys*. 2016. V. 61. P. 81–91.
- Kazmierczak J.* Colonial Volvocales (Chlorophyta) from the Upper Devonian of Poland and their paleogeographical significance // *Acta Palaeontol. Pol.* 1975. V. 20. P. 73–85.
- Kazmierczak J.* Volvocacean nature of some Palaeozoic non-radiosphaerid calcispheres and parathuramminid “Foraminifera” // *Acta Palaeontol. Pol.* 1976. V. 21. P. 245–258.
- Kazmierczak J.* The biology and evolutionary significance of Devonian Volvocaceans and their Precambrian relatives // *Acta Palaeontol. Pol.* 1981. V. 26. P. 299–343.
- Marine Algae. A Survey of Research and Utilization / Eds Levring T., Hoppe H.A., Schmidt O.J. Hamburg: Cram, De Gruyter and Com, 1969. 423 p.
- Marszałek D.S.* Calcisphere ultrastructure and skeletal aragonite from the algae Acetabularia antillana // *J. Sediment. Petrol.* 1975. V. 45. P. 266–271.
- Monfils A.K., Triemer R.E., Bellairs E.F.* Characterization of paramylon morphological diversity in photosynthetic euglenoids (Euglenales, Euglenophyta) // *Phycologia*. 2011. V. 50. № 2. P. 156–169.
- Munnecke A., Samtleben C., Servais T. et al.* SEM-observation of calcareous micro- and nanofossils incertae sedis from the Silurian of Gotland, Sweden: preliminary results // *Geobios*. 1999. V. 32. P. 307–314.
- Munnecke A., Servais T.* Scanning electron microscopy of polished, slightly etched rock surfaces: a method to observe palynomorphs in situ // *Palynology*. 1996. V. 20. P. 163–176.
- Munnecke A., Servais T.* Palaeozoic calcareous plankton: evidence from the Silurian of Gotland // *Lethaia*. 2008. V. 41. P. 185–194.
- Munnecke A., Servais T., Vachard D.* A new family of calcareous microfossils from the Silurian of Gotland, Sweden // *Palaeontology*. 2000. V. 43. P. 1153–1172.
- Poniewozik M.* Element composition of Trachelomonas envelopes (Euglenophyta) // *Pol. Bot. J.* 2017. V. 62. № 1. P. 77–85.
- Rust G.W.* Colloidal primary copper ores at Cornwall mines southeastern Missouri // *J. Geol.* 1935. V. 43. P. 398–426.
- Sennikov N.V., Yolkin E.A., Petrunina Z.E. et al.* Ordovician-Silurian biostratigraphy and paleogeography of the Gorny Altai. Novosibirsk: Publ. House SB RAS, 2008. 154 p.
- Servais T., Munnecke A., Versteegh G.J.M.* Silurian calcispheres (Calcitarcha) of Gotland (Sweden): comparisons with calcareous dinoflagellates // *C. R. Paleol.* 2009. V. 8. № 6. P. 527–534.
- Servat L.C., Bueno N.C., Alves-da-Silva S.M.* New records of Trachelomonas Ehrenberg (Euglenophyceae) in lotic environments of the buffer zone of Iguacu National Park, Parana, Brazil // *Braz. J. Bot.* 2015. V. 37. № 4. P. 13.
- Solórzano G.G., Martínez M.G.O., Vazquez A.L. et al.* Trachelomonas (Euglenophyta) from a eutrophic reservoir in Central Mexico // *J. Environ. Biol.* 2011. V. 32. P. 463–471.
- Strother P.K., Taylor W.A., Bas van de Schootbrugge et al.* Pellicle ultrastructure demonstrates that Moyeria is a fossil euglenid // *Palynology*. 2020. V. 44. № 3. P. 461–471.
- Versteegh G.J.M., Servais T., Streng M. et al.* A discussion and analysis concerning the use of the term calcispheres // *Palaeontology*. 2009. V. 52. P. 343–348.
- Wilkin R.T., Barnes H.L.* Formation processes of frambooidal pyrite // *Geochim. Cosmochim. Acta*. 1997. V. 61. № 2. P. 323–339.
- Williamson W.C.* On the organization of the fossil plants of the Coal-Measures. Part X. Including an examination of the supposed radiolarians of the Carboniferous rocks // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 1880. V. 171. P. 493–539.
- Urzica E.I., Vieler A., Hong-Hermesdorf A. et al.* Remodeling of membrane lipids in Iron-starved Chlamydomonas // *J. Biol. Chem.* 2013. V. 288. № 42. P. 30246–30258.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–11. Морфология и строение стенок алтайских силурийских микросфер и наносфер. Объекты, в той или иной степени затронутые диагенетическими и постдиагенетическими преобразованиями (Музей ИНГГ СО РАН): 1, 4, 6, 10, 11 – округлая форма микросфер (10 – стенки объекта с отличающимися по размерам микрокристаллами); 2 – экземпляр микросферы с прикрепленными к нему двумя наносферами (юная генерация); 3 – многослойная стенка микросфер (оболочек-панцирей), белыми стрелками показано положение вершин микрокристаллов внутренней стенки многослойной микросферы; 5, 9 – микросферы, сложенными мелкими микрокристаллами, со сросшимися с ними, вероятно, в районе их устьев, крупными, не стандартизированными микрокристаллами; 7 – удлиненно-овальной формы экземпляр с уплощенной вершиной, с отличающимися по размерам микрокристаллами стенки; 8 – уплощенно-овальный экземпляр с сильно прогнутой вершиной.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–5. Положение точек анализа химического состава микрокристаллов алтайских силурийских микросфер и строение их стенок (Музей ИНГГ СО РАН): 1 – две микросферы со сросшимися с ними, расположенными, вероятно, на уплощенных вершинах в районе их устьев, крупными, не стандартизированными по размерам микрокристаллами; 2 – экземпляр удлиненно-овальной формы с уплощенной, прогнутой вершиной; 3 – характер взаимоотношений микросфер и наносфер (юных генераций); 4 – экземпляр с уплощенной вершиной, с хорошо выраженным вторым внутренним слоем стенки, состоящей из стандартизированных по размеру, ориентированных микрокристаллов (объект, не претерпевший заметных диагенетических и постдиагенетических преобразований); 5 – экземпляр округло-вытя-

нудой колбообразной формы со слабо проявленным горлышком и хорошо выраженным вторым внутренним слоем стенки. Жирными черными стрелками (фиг. 1, 2) показано положение точек анализа химического состава микрокристаллов на внешней стенке микросфер. Тонкими белыми стрелками показано положение вершин микрокристаллов внутренней стенки двухслойной микросферы (фиг. 4, 5).

Microspheres in Silurian of the Altai Mountains: Morphology, Chemical Composition, Biomineralization and Genesis

N. V. Sennikov^{1, 2}, N. V. Novozhilova^{1, 2}, R. A. Khabibulina¹, V. A. Luchinina¹

¹Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia

²Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia

The study of Silurian sedimentary formations in the central part of the Altai Mountains (Gorny Altai) revealed two groups of spherical objects during dissolution of limestones: large microspheres 90–120 microns and small nanofossils (nanospheres) 5–18 microns in diameter, respectively. Their double-layer walls are composed of standard-sized siderite microcrystals replaced by goethite. A low content of calcium (<0.5%) does not allow to interpret the Altai microspheres as calcispheres. The Altai Silurian microspheres and nanofossils (nanospheres) are presumably attributed to the biomineralized remains of shell houses (loricae) of various generations of euglenic algae.

Keywords: Silurian, limestones, microspheres and nanospheres, microcrystals, biomineralization, Euglena algae, Altai Mountains, Russia