УДК 551.736

УЛЬТРАМИКРОСТРУКТУРА СТЕНОК ТИВІРНУТЕЅ

© 2020 г. В. Г. Кузнецов^{а, с}, Е. А. Жегалло^b, Л. М. Журавлева^{a, *}, Л. В. Зайцева^b

^а Российский государственный университет нефти и газа (национальный исследовательский университет) им. И.М. Губкина, Москва, Россия

^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^сИнститут проблем нефти и газа РАН, Москва, Россия

*e-mail: zhurawlewa.lilia@yandex.ru Поступила в редакцию 08.12.2017 г. После доработки 22.03.2019 г. Принята к публикации 22.03.2019 г.

Проведено ультрамикроскопическое изучение тубифитов – трубчатых образований, сложенных пелитоморфным кальцитом, из нижнепермского рифа Тра-Тау Приуралья. Установлено многослойное строение стенок. Внутренний – очень тонкий слой игольчатых кристалликов нередко арагонитового облика, следующий – относительно толстый – представлен плотной пелитоморфной массой, который часто обрастает крустификационными кристалликами кальцита. Между первым и вторым слойками отмечены следы минерализованных биопленок, "кружевные" выделения минерализованного гликокаликса. Предполагается, что внутренний слой – это стенка организма, а пелитоморфный – результат биохемогенного осаждения карбоната как следствие жизнедеятельности эпифитных бактерий, колонизировавших стенки исходного организма. Косвенным подтверждением подобного механизма образования является относительно повышенное отношение С/Са в реликтах гликокаликса, его последовательное снижение от игольчатой стенки, далее к пелитоморфной массе и, наконец, к чисто хемогенным образованиям кристаллов крустификационных каемок.

Ключевые слова: многослойная структура стенок, гликокаликс, биохемогенное осаждение карбоната бактериями

DOI: 10.31857/S0031031X20020063

В пермских известняках Башкирского и Пермского Приуралья достаточно давно были известны включения белых палочек, трубочек, изгибающихся образований, которые описывались как червячковые структуры. В начале 40-х гг. прошлого века Р.Ф. Геккер на материале исследований сылвенских биогермов предполагал водорослевую природу подобных образований, а В.П. Маслов посчитал их губками. Д.М. Раузер-Черноусова выделила их как водоросль нового рода Shamovella gen. nov., назвав ее в честь исследователя геологии Башкирского Приуралья Д.Ф. Шамова (Раузер-Черноусова, Липина, 1950). Однако само описание было слишком кратким и неполным (несколько строчек в сноске), и это название стало чисто историческим.

В 1956 г. Маслов пересмотрел свои представления и описал эти остатки под современным названием Tubiphytes gen. nov. как эпифитную водоросль неясного систематического положения. При этом он полагал, что эти водоросли обрастали вокруг исчезнувших стеблей других организмов (Маслов, 1956). Позднее, по свидетельству Геккера (1968), тубифиты были описаны в пермских рифах Пермского бассейна США и в пермских отложениях других регионов – Ирака, Омана, Австрии, Аргентины, Афганистана, Бирмы, Южного Китая, Японии и Гватемалы (Геккер, 1968), но уже либо как гидрокароллины, либо как гидроидные полипы. Специальный обзор тубифитов выполнен Р. Райдингом и Л. Гуо (Riding, Li Guo, 1992). В обстоятельной сводке Э. Флюгеля (Flügel, 2004) тубифиты рассмотрены как космополитические микроорганизмы неясного систематического положения, и выделены уже отдельные виды этого рода. При этом следует отметить несколько важных обстоятельств.

Во-первых, существенно расширены географические области распространения — они обнаружены в рифах Франконского альба Юж. Германии и в странах Средиземноморья — Португалии, Испании, Италии, Тунисе. Во-вторых, увеличен стратиграфический диапазон распространения этих форм: кроме ранее известных в верхнем карбоне и нижней перми, они описаны в мезозое, включая нижний мел. Отмечаются максимумы их развития в перми, среднем триасе и поздней юре. В-третьих, расширены фациальные обстановки развития подобных форм — наряду с известными рифовыми областями, отмечено их развитие и в мелководных слоистых шельфовых карбонатах, на средней и нижней рампах. При этом, экспансия тубифитов во внерифовые обстановки характерна для мезозойского времени.

Функции тубифитов в седиментации, по Флюгелю, достаточно разнообразны — инкрустирующие, улавливающие, связывающие и даже каркасообразующие.

Объектом настоящего исследования были нижнепермские известняки рифового массива Тра-Тау в районе г. Стерлитамак Башкирии, поэтому выводы статьи касаются отложений только этого возраста и могут быть распространены на другие объекты только с определенной корректировкой.

Образцы с тубифитами описывались макроскопически и подробно в петрографических шлифах с использованием оптического микроскопа Scope.A1 AXIO ZEISS, а также исследовались в сканирующих микроскопах TESCAN VEGA IIXMU ("Tescan") и Zeiss EVO 50 с рентгеновским анализатором Inca Oxford 350.

В образце тубифиты представляют собой тоненькие трубочки, длина которых в продольных сечениях составляет 5—5.5 мм. В поперечных сечениях заметно осевое отверстие. Стенки трубочек представляют собой светло-серые, практически белые каемки, четко очерченные на фоне серой или слегка желтовато-серой основной массы (табл. XII, фиг. 1, см. вклейку).

В стандартных петрографических шлифах поперечные сечения тубифитов – округлые или овальные формы вокруг осевого канала, непрозрачные, почти черные, благодаря крайне малой величине слагающих их кристаллов. С внешней стороны пелитоморфные стенки трубочки часто обрастают крустификационными каемками из нормально расположенных к ее стенкам удлиненных кристалликов кальцита. Довольно часто между темной стенкой тубифита и крустификационной коркой располагается серая концентрически слоистая оболочка – полоса, представляющая собой тончайшее чередование темных непрозрачных и светлых просвечивающихся слойков (табл. XII, фиг. 2). Внутренние стенки осевых каналов слабо инкрустированы.

Диаметры трубочек составляют 0.3–0.7 мм, диаметры осевых каналов — от 0.1 до 0.5 мм, толщина внешних крустификационных корок 1–1.5 мм, толщина инкрустирующих корочек 0.01–0.02 мм.

Детальное исследование сколов образцов с помощью сканирующего электронного микроскопа показало довольно сложный характер организации трубочек. Трубочки тубифитов диаметром от 0.001 до 0.002 мм и длиной 4–4.5 мм имеют слегка волнистую форму, нередко с ответвлениями такого же диаметра (табл. XII, фиг. 3). В некоторых случаях отдельные участки трубочек закручены в плотную спираль (табл. XII, фиг. 4). Иногда отмечаются локальные сужения диаметра трубок, что разделяет их тела на несколько сегментов (табл. XII, фиг. 5). На поверхности тела тубифита часто встречаются округлые зияющие отверстия – место присоединения боковых отростков, очень тоненьких, диаметром 20–40 мкм и видимой длиной около 400 мкм, плавно изогнутых "веточек", полых изнутри (табл. XII, фиг. 6). В поперечных сколах "веточки" обрамляют трубки в виде слабоизогнутых лучей.

Поперечное строение тубифита достаточно сложное, точнее, многослойное, и каждый "слой" имеет свою структуру и толщину. Прежде всего, это осевой канал диаметром 50-100 мкм. Стенка этого канала сложена удлиненными игольчатыми кристаллами длиной 6-10 мкм и шириной от десятых долей до 1 мкм, расположенными параллельно друг другу, ориентированными вдоль оси трубки, причем сами кристаллики далеко не всегда плотно прилегают друг к другу (табл. XIII, фиг. 1, см. вклейку). Среди кристаллов часто хорошо различимы комбинации двух ромбических призм – долотообразная форма, характерная для арагонита. Видимая толщина оболочки не превышает 3-4 мкм. Структуры внутренней стенки тела тубифита и полых боковых отростков полностью идентичны (табл. XIII, фиг. 2).

Внешняя сторона стенки крустифицирована пирамидальными кристалликами кальцита, образующими плотную щеточку - панцирь. Кристаллики размером 1-3 мкм, в редких случаях до 5 мкм либо более или менее нормальны к поверхности (табл. XIII, фиг. 3), либо, чаше, ориентированы беспорядочно. Внутренняя полость осевого канала также инкрустирована скалеэдрическими кристаллами кальцита, размер которых обычно больше, чем размер кристалликов внешней поверхности, причем некоторые из них имеют сглаженную, округлую форму (табл. XIII, фиг. 4). В подавляющем большинстве случаев вокруг этой трубочки и инкрустирующей ее внешнюю поверхность щеточки-панциря отмечается кольцевая щель толщиной от 5 до 20 мкм, и лишь затем располагается масса плотно упакованных практически изометричных кристаллов размером не более 2 мкм (табл. XIII, фиг. 5), нередко содержащая реликты биопленок и коккоидные формы цианей, - та видимая в шлифах темная оболочка толщиной 100-250 мкм, которая и представляет собой тубифит в образце и петрографическом шлифе. Можно добавить, что и в шлифах иногда видна концентрическая щель между панцирем и пелитоморфной оболочкой.

В щелях на внешней стороне трубочек и, соответственно, внутренней стороне темного пелитоморфного кольца, встречены выделения кальцита в виде кружева или сеток, представляющие собой, по-видимому, минерализованные участки гликокаликса. В ряде случаев "кружево" практически заполняет саму цилиндрическую щель (рис. 1, a-e).

Имеются и другие формы выделения карбонатов. Нередко с внешней стороны плотной оболочки трубочка облекается тонкопластинчатыми кристаллами, формирующими дополнительные "скорлупки", причем, развиваются подобные образования не только по трубочкам тубифитов, но и по другим фрагментам, иногда объединяя в одно целое несколько скелетных форм. Пластинки имеют весьма своеобразные очертания – их внутренние, прилегающие к облекаемым объектам границы повторяют форму последних, в то время как периферийные волнообразно изогнуты и образуют равномерные складки. Ширина пластиночек составляет 15-25 мкм, толщина -1-3 мкм (рис. 1, ж, з). Общая схема строения трубочки представлена на рис. 2.

Интерпретируя подобную картину морфологии и строения тубифита, можно предложить примерно следующую схему его образования. На дне водоема обитал организм, который создавал себе внешний скелет, состоящий из игольчатых, строго ориентированных вдоль тела организма, кристаллов кальцита, морфологически очень похожих на те, которые слагают арагонитовые раковины многих организмов, что показано, например, на прекрасных фотографиях в статье А. Имменхаузера и др. (Immenhauser et al., 2016). Не исключено, что игольчатые кристаллы – это псевдоморфозы кальцита по первичному арагониту, в том числе, долотовидной формы, – минералу, часто генерируемому организмами.

Дополнительным, хотя и весьма косвенным, но "глобального" масштаба аргументом первично арагонитового состава этих концентрических форм, окружающих канал, является то обстоятельство, что поздний карбон-ранняя пермь время более активного формирования именно арагонита при одновременном относительном снижении образования кальцита (Sandberg, 1983). Сам факт псевдоморфоза кальцита по первичному арагониту описан даже в докембрии (Sumner, Grotzinger, 2000). Показательно, что оба эти случая (и протерозой, и пермь) приходятся на "холодные" периоды мощных оледенений, а в ряде случаев они находятся в отложениях, непосредственно перекрывающих тиллиты (Vieira et al., 2015).

Наличие двух морфологически различных кристаллографических форм карбоната позволяет предполагать и два способа его осаждения. Еще Х. Ловенштам (Lowenstam, 1981) четко сформулировал положение, что осаждение вещества организмами реализуется двумя путями. Во-первых, организмы строят свой скелет, и это чисто биогенный путь. Во-вторых, в результате их жизнедеятельности создаются геохимические условия, способствующие осаждению вещества, в частности, карбонатного. Это биогенно индуцированный путь. При этом в биогенных карбонатах кристаллы строго ориентированы, в биогенно индуцированных, локализующихся между остатками организмов, они расположены беспорядочно, без какой-либо ориентировки. Последнее не касается крустификационных образований, в которых кристаллы взаимно параллельны друг другу и растут нормально к поверхности обрастаемого фрагмента.

Более подробно процессы биологически индуцированного минералообразования (неэнзиматического, по терминологии автора), его отличие от биологически контролируемого (соответственно, энзиматического), рассмотрел Г. Уэбб (Webb, 2001). На примере рифообразования он обсудил палеоэкологический контроль подобного способа осаждения материала, а также его развитие в геологической истории.

Внешнюю поверхность скелета колонизировали бактериальные сообщества, которые создавали определенную геохимическую среду, вызывающую биохимическое выделение карбоната кальция — биогенно обусловленное осаждение карбоната кальция. При этом на наружной, покрытой микробиальной пленкой, стороне стенки трубочки формировались кристаллы более или менее ориентированные, в том числе, нормально к ее поверхности. На внешней стороне бактериальной пленки образовывалась сплошная масса биогенно индуцированных беспорядочно ориентированных кристалликов, которые и создают нынешний, современный облик тубифитов.

Не очень ясно наличие концентрической щели между щеткой — "панцирем" и плотной пелитоморфной оболочкой. В качестве одного из вариантов можно высказать предположение, что это объем бактериальной пленки, органическое вещество которой разложилось. Реликты его в виде минерализованного гликокаликса в ряде случаев сохранились в этой щели.

Осаждение кальцита, изогнутые пластинчатые кристаллики которого образуют «скорлупки», также обусловлено биогенным фактором, однако, скорее всего, они сформированы в результате жизнедеятельности другого бактериального сообщества, колонизировавшего не только трубочки тубифитов, но и любые другие скелетные остатки.

Наличие биогенного и биогенно индуцированного кальцита приводило к созданию и укреп-



Рис. 1. $a-e - \phi$ ормы выделения минерализованного гликокаликса: $a, \delta - гликокаликс окутывает тело трубочки, ча$ стично заполняя цилиндрическую щель; <math>a, e - реликты гликокаликса на теле трубочки и в пространстве цилиндриче $ской щели; <math>\partial, e -$ "пена" гликокаликса полностью пропитывает тело трубки и цилиндрическую щель; w, s - структура микрослоистой оболочки – "скорлупки": w - изогнутые пластинчатые кристаллики, образующие плавные складки; s - плоские сколы пластинчатых кристалликов "скорлупки", соответствующие микрокристаллическим слойкам, заметным в шлифах (а), торцевые сколы пластинок, соответствующие пелитоморфной массе (б); $u, \kappa -$ следы жизнедеятельности бактериальных сообществ: u - налеты тончайших кристалликов хаотичного распределения (а), локализации в виде звездочек (б); $\kappa -$ реликт минерализованной биопленки, напоминающий морщинистую кожу. Масштабные линейки: a - 100 мкм, $\delta - 10$ мкм, $e, \partial, u - 20$ мкм, e - 2 мкм, $e, s, \kappa - 5$ мкм, w - 50 мкм.

лению прочного каркаса, последующая крустификация дополнительно усиливала каркас, что в итоге обеспечивало биогермообразующую роль тубифитов. Подобное обстоятельство — один из примеров того, что седиментогенез, в узком значении этого термина, в данном случае оказывается не одноактным, а несколько растянутым во времени, хотя и на очень краткий период, что было отмечено ранее (Кузнецов, 1985).

Некоторое косвенное подтверждение гипотезы о биогенно обусловленном происхождении многослойной стенки дают результаты исследования образцов методами ИК-спектроскопии и



Рис. 2. Схема внутреннего строения стенки тубифита: *1* – пористая внутренняя стенка игольчатых кристаллов; *2* – внешняя сторона стенки, формирующая "панцирь"; *3* – кольцевая щель; *4* – плотная мелкозернистая оболочка; *5* – слой тонкопластинчатых кристаллов, формирующийся по поверхности любых организмов; *6* – крустификационная каемка; *7* – кристаллы кальцита, инкрустирующие поверхность внутреннего осевого канала.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020



Рис. 3. Гистограммы распределения значений соотношения атомных количеств углерода и кальция (C/Ca): 1 – для гликокаликса, 2 – игольчатых кристаллов внутренней стенки тубифита; 3 – кристаллов "панциря" внешней стенки; 4 – обволакивающей мелкозернистой массы; 5 – крупных кристаллов крустификации. По горизонтальной оси значения C/Ca; по вертикальной – количество значений в %; *n* – число измерений.

рентгено-спектрального микроанализа (РСМА), которые показали весьма однородный кальцитовый состав кристаллической массы породы. Основное количественное значение имеют углерод, кальций, кислород, однако соотношения содержаний углерода и кальция, рассчитанные в атомных процентах, различны в разных концентрических слоях трубочки, что хорошо иллюстрируют гистограммы распределения значений С/Са. И, несмотря на объективные трудности с корректным определением содержания углерода методом РСМА, допускающим некоторую ошибку, все же наметились определенные и очень четкие тенденции изменения этого отношения (рис. 3).

Теоретически значение С/Са в кальците известняков близко 1/1 по усредненным аналитическим данным. Для крустификационных образований в 60% случаев отношение С/Са находится в пределах 1–2, т.е., это, по сути дела, химические образования (рис. 3.1). Для сеточек "кружева" диапазон отношений повышается до 5 и, что принципиально важно, более чем в 10% случаев оно составляет 8–10. Другими словами, "кружево" – это минерализованный гликокаликс.

Подобная ситуация в общих чертах устанавливается и на конкретных примерах (рис. 4). В точках анализа кальцита вмещающей массы (рис. 4, *a*, спектр 1, 5, 6; 4, δ , спектр 5), отношение С/Са составляет от менее 1.6 до 2.7, т.е. это чистый кальцит. В точках "кружева" это отношение повышается до 3–6 (рис. 4, *a*, спектры 2, 3, 4) и даже до 9– 10 (рис. 4, δ , спектры 1, 2), другими словами, эта разновидность явно и аномально обогащена углеродом, т.е., тут присутствуют реликты первичного органического вещества.

О том же свидетельствует наличие именно в сетках "кружева" алюминия, кремния и других элементов, которые всегда фиксируются на гликокаликсе и создают определенный каркас, морфологию этих образований: в небольших количествах здесь определены марганец (2.9–9.7 вес. %); железо (1.5–8.5 вес. %); теллур (3.9–5.4 вес. %); алюминий (0.3–2.3 вес. %); кремний (1.8 вес. %); незначительные количества хлора (0.2–0.4 вес. %).

Возможно, в основе такого дифференцированного распределения соотношения элементов лежит происхождение дискретных оболочек организма: "кружевная масса" — реликты минерализованного гликокаликса — имеет наиболее высокое содержание углерода и низкое — кальция, в то время как в игольчатой оболочке, сформированной в процессе жизнедеятельности тубифита, это соотношение меньше, но все же значительно. "Панцирь", на образование которого бактериальные сообщества влияют опосредованно, через создание в процессе жизнедеятельности определенной геохимической среды, имеет это соотношение еще меньше (см. рис. 3). Таким образом,

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020



Dee peoplification D art /o

Рис. 4. Результаты точечного химического анализа методом РСМА гликокаликса (*a*, спектры 2, 3, 4; *б*, спектры 1, 2, 3) и кристаллов кальцита вне трубочек (*a*, спектры 1, 6; *б*, спектр 5).

намечается некоторая тенденция уменьшения С/Са по мере снижения влияния биогенного фактора в происхождении кристаллической массы оболочек.

Следует повторить, что важны не абсолютные значения углерода и кальция, а именно повышение содержания углерода, выраженное в этом соотношении в тех участках, где обитали организмы.

Дополнительно следует отметить, что следы бактериальной жизнедеятельности проявляются в породе весьма часто, но по-разному. Так, на поверхностях крупных инкрустирующих и крустифицирующих кристаллов довольно часто встречаются налеты из тончайших прямолинейных кристалликов толщиной в десятые доли и длиной не более 1.5 мкм, распределенных чаще хаотично, иногда в виде "звездочек". Кроме того, непосредственно у трубочек на поверхности мелкозернистой кристаллической массы наблюдаются обособленные овальные реликты биопленок размером не более 20-25 мкм с поверхностью, напоминающей морщинистую кожу (рис. 1, u, κ).

Таким образом, предположение Маслова об эпифитном характере организмов принципиально сохраняет свое значение. Другое дело, что колонизировали этот организм — трубочку — бактерии, следы жизнедеятельности которых сохранились в виде реликтов минерализованного гликокаликса и биопленок. Иначе говоря, широкий пояс ультрамикрозернистого кальцита, который и создает тубифит, — это не остаток самого организма, а биогенно обусловленное осаждение карбоната кальция.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Геккер Р.Ф. Рифовые образования и вопросы палеоэкологии // Ископаемые рифы и методики их изучения. Свердловск: РИСО УФ АН СССР, 1968. С. 18–26.

Кузнецов В.Г. Специфика литогенеза разнофациальных карбонатных отложений в свете учения Л.В. Пустовалова об этапности осадочного породообразования // Проблемы экзогенного и метаморфогенного породо- и рудообразования. М.: Наука, 1985. С. 60–72.

Маслов В.П. Ископаемые известковые водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 304 с. (Тр. ИГН АН СССР. Вып. 160).

Раузер-Черноусова Д.М., Липина О.А. Фации верхнекаменноугольных и артинских отложений Стерлитамакско-Ишимбаевского Приуралья (на основе изучения фузулинид). Фораминиферы верхнего девона Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 135 с. (Тр. ИГН АН СССР. Вып. 119. Сер. геол. № 43.)

Flügel E. Microfacies of Carbonate Rocks Analysis, Interpretation and Application. Berlin: Springer, 2004. 976 p.

Immenhauser A., Schoene B.R., Hoffman R., Niedermayr A. Mollusk and brachiopod skeletal hard parts: Intricate archives of their marine environment // Sedimentology. 2016. V. 63. P. 1–59.

Lowenstam H.A. Minerals, formed by organisms // Science. 1981. V. 211. P. 1126–1131.

Riding R., Guo L. Affinity of Tubiphytes // Palaeontology. 1992. V. 35. Pt 1. P. 37–49.

Sandberg P.A. An oscilating trend in Phanerozoic nonskeletal carbonate mineralogy // Nature. 1983. V. 305. P. 19–22. Sumner D.Y., Grotzinger J.P. Late Archean aragonite precipitation: Petrography, facies associations, and environmental significance // Carbonate Sedimentation and Diagenesis in the Evolving Precambrian World. SEPM. 2000. Spec. Publ. 1967. P. 123–144. *Vieira L.C., Nedelec A., Fabre S. et al.* Aragonite cristal fans in Neoprorosoic cap carbonates: a case study from Brazil and implications for the post-snowball Earth coastal invironment // J. Sedimentary Res. 2015. V. 85. № 3–4. P. 285–300.

Webb G.E. Biologically induced carbonate precipitation in reefs through time // The History and Sedimentology of Ancient Reef Systems / Ed. G.D. Stanley. N.Y.: Kluwer, 2001. P. 159–203.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1. Поперечные (1а) и продольные (1б) сечения трубочек тубифитов со светлой оболочкой в образце.

Фиг. 2a, 2б. Концентрически слоистое строение тубифитов в петрографических шлифах: кольцевая щель, отделяющая часть пелитоморфной массы у осевого канала трубочки (а); темная пелитоморфная стенка (б); более светлая тонкослоистая оболочка, обволакивающая один или несколько форменных элементов известняка (в), крустификационная каемка (г).

Фиг. 3. Общий вид плавно изогнутой трубочки тубифита. Разветвление тела трубочки тубифита, веточки одинакового диаметра (а); зияющие отверстия на сплошной внешней стенке тубифита (б). Масштабная линейка 1 мм.

Фиг. 4. Трубочка тубифита, "скрученная" в тугую спираль. Масштабная линейка 200 мкм.

Фиг. 5. Сегменты тела тубифита, образованные за счет сужения диаметра трубки. Масштабная линейка 200 мкм.

Фиг. 6а, 6б. Тонкие полые ответвления от основного тела трубочки тубифита (а), зияющее отверстие присоединения тонкой веточки (б). Масштабные линейки: 6а – 200 мкм, 6б – 100 мкм.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1а, 16. Тонкая пористая внутренняя стенка тубифита, сложенная игольчатыми кристалликами. Масштабные линейки: 1а – 100 мкм, 16 – 10 мкм.

Фиг. 2a, 26. Структура полых боковых ответвлений тубифита, идентичная структуре внутренней стенки основного тела. Масштабная линейка 10 мкм.

Фиг. 3. Кристаллики "панциря", создающие внешнюю концентрическую оболочку трубочки, ориентированные параллельно осевому каналу. Масштабная линейка 20 мкм.

Фиг. 4. Крупные кристаллы, инкрустирующие внутренние стенки осевого канала тубифита (а), кристаллы сглаженной формы, росту которых препятствует биопленка (б). Масштабная линейка 10 мкм.

Фиг. 5а–5г. Концентрически слоистое строение трубочки тубифита: внешняя оболочка – "панцирь" (а); цилиндрическая щель (б); слой плотно упакованных кристаллов – пелитоморфная оболочка (в). Масштабные линейки: 5а, 5в – 50 мкм, 5б – 200 мкм, 5г – 20 мкм.

Ultramicrostructure of Tubiphytes Walls

V. G. Kuznetsov, E. A. Zhegallo, L. M. Zhuravleva, L. V. Zaytseva

An ultramicroscopic study of tubifites—tubular formations composed of pelitomorphic calcite from the Lower Permian reef of Tra-Tau Priuralye—was carried out. A multilayer structure of the walls is established. Internal—a very thin layer of acicular calcite crystals, having often aragonite image, the next—relatively thick is represented by a dense pelitomorphic mass, which is often crustified with the crystals of calcite. There are traces of mineralized biofilms between the first and second layers, which are lacy secretions of mineralized glycocalyx. It is assumed the inner layer is the body wall, and pelitomorphic one is the result of biochemogenic carbonate precipitation as a consequence of ability to live of epiphytic bacteria which colonized the walls of the original organism. Relatively high ratio of C/Ca is noticed in the the glycocalyx ghost, it consequent decrease from the acicular wall, then to the pelitomorphic mass, and finally to purely chemogenic formations of crystal crustification margins. These factor are indirectly attest such mechanism of tubifites formation.

Keywords: multilayer wall structure, glycocalyx, bacterial induced precipitation of calcium carbonate



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 2 2020 (ст. Кузнецова и др.)

