

УДК 564.1+553.64

РОЛЬ БАКТЕРИЙ В НАКОПЛЕНИИ КЕМБРИЙСКО-ОРДОВИКСКОЙ ФОСФАТОНОСНОЙ ОБОЛОВОЙ ТОЛЩИ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РУССКОЙ ПЛИТЫ

© 2022 г. Г. Т. Ушатинская*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

**e-mail: gushat@paleo.ru*

Поступила в редакцию 07.06.2021 г.

После доработки 07.10.2021 г.

Принята к публикации 07.10.2021 г.

Прибалтийский среднекембрийский–нижнеордовикский фосфатноносный бассейн, как и многие фосфоритовые месторождения мира, обязан своему возникновению в первую очередь деятельности микроорганизмов. Основным источником фосфатного сырья в нем являются колоссальные скопления створок и детрита лингулят – брахиопод с фосфатной раковиной, преимущественно из отрядов *Lingulida* и *Acrotretida*. В основе сохранения створок этих брахиопод в ископаемом состоянии лежит их ранняя посмертная минерализация, которая делала створки устойчивыми к разрушению. Движущей силой этого процесса являлись бактерии. Далее уже следовал перенос, ломка, переотложение и накопление самих створок и их обломков в подходящих для этого участках моря.

Ключевые слова: Русская плита, кембрий–ордовик, фосфориты, брахиоподы с фосфатной раковиной, бактерии, фоссилизация

DOI: 10.31857/S0031031X22020131

Единственным источником фосфатного сырья в средне-верхнекембрийских – нижнеордовикских фосфатноносных отложениях на северо-западе Русской плиты являются колоссальные скопления створок и детрита лингулят – брахиопод с фосфатной раковиной, преимущественно из отрядов *Lingulida* и *Acrotretida*. Изучение нижнепалеозойских отложений этого региона и содержащейся в них фауны началось еще в XIX в. Подробно история этих исследований изложена в работе Л.Е. Попова и др. (1989). В конце 70-х–начале 80-х гг. XX в. авторы этой работы провели детальные стратиграфические и тафономические исследования, сопровождавшиеся сборами лингулят по всей полосе выходов фосфатноносной оболочевой толщи на севере Ленинградской обл. и в Северной Эстонии. В результате ими были охарактеризованы основные разрезы среднего кембрия – нижнего ордовика Балтийско-Ладожского глинта, описана содержащаяся в них фауна брахиопод с фосфатной раковиной, а также воссоздана палеобиогеография региона в кембрийское и раннеордовикское время и охарактеризованы палеобиология и особенности захоронения брахиопод (Попов и др., 1989). Было показано, что на северо-западе Русской плиты, начиная со среднего кембрия и до тремадокского века раннего ордовика, простиралось мелководное эпикон-

тинентальное море, в котором накапливались терригенные песчано-глинистые осадки. Характер осадков указывает на незначительный уклон дна, очень небольшие глубины, неустойчивый режим седиментации, отсутствие участков с твердым субстратом. Такие условия были преградой для обитания многих бентосных организмов, зато позволили лингулятам успешно освоить данную акваторию, вероятно, благодаря тому, что дистальный конец их ножки при заякоривании выделял клейкое вещество, связывавшее рыхлый осадок. Кроме того, по данным Ш.Х. Чуана, современные *Lingula* обладают весьма эффективным способом защиты и очистки мантийной полости и лофофора от минеральных частиц, по сравнению с другими группами брахиопод (Chuang, 1961). Возможно, эти особенности лингулят возникли еще в раннем палеозое (Попов и др., 1989). Надо сказать, что и современные лингуляты, принадлежащие двум родам – *Lingula* и *Glottidia*, – обитают преимущественно на мелководье и предпочитают мягкие терригенные фации. Но они ведут зарывающийся образ жизни, в то время как большинство раннепалеозойских лингулят, скорее всего, принадлежали к эпибентосу. Об этом, по мнению Попова, говорит и явно выраженная асимметрия задней части створок у некоторых видов семейства *Obolidae*, и зарастание же-

лобка для ножки у эфебических и геронтических представителей рода *Ungula*, и неравностворчатость раковин с высокой брюшной ложной ареей у родов *Oeripikites* и *Schmidtites* (Попов и др., 1989).

Раковины современных *Lingula* сложены чередованием протяженных, иногда линзовидных минеральных и органо-минеральных пластин, располагающихся параллельно или под небольшим углом к поверхности створок. Минеральные пластины состоят из карбонат-апатита — франколита, имеют толщину 1–3 мкм, и сложены плотно упакованными и покрытыми очень тонкой органической оболочкой гранулами и сферулами апатита, размер этих образований 60–250 нм. На сколе они плохо различимы. Органоминеральные пластины гораздо менее плотные, имеют толщину 10–20 мкм или чуть больше. Они сложены органическим веществом [гликозаминглицинами (GAGs), протеином и хитином], которое включает в себя многочисленные очень мелкие апатитовые гранулы и сферулы. Иногда эти мелкие структуры образуют внутри органоминеральных пластин кистевидные тела или продолговатые тонкие стержни длиной 10–15 мкм и диаметром около 1 мкм (Williams et al., 1994). У современных *Lingula* органика составляет около 40% всего вещества раковины (Iwata, 1981).

Изучение строения стенок створок у древних прибалтийских лингулид при больших увеличениях показало, что они при жизни также состояли из переслаивающихся минеральных и органо-минеральных пластин, и у представителей семейства *Obolidae*, наиболее распространенного в этих отложениях, микроструктура их раковин близка той, что описана у современной *Lingula* (табл. I, фиг. 1а, 2а, 3а). Минеральные пластины у оболит тонкие (1–2 мкм), плотные с почти не различимой микроструктурой (табл. I, фиг. 3б, 4а), а те, что при жизни, вероятно, были органо-минеральными, имеют толщину 10–20, до 40 мкм (табл. I, фиг. 3в, 3г). Органическое вещество, конечно, не сохранилось, но на сколе минеральные образования в пластинах распределены более рыхло, иногда между ними видны небольшие пустые пространства. Обычно такие пластины заполнены скоплениями многочисленных гранул, сферул и тонких палочек, иногда можно различить минеральные стержни и кистевидные тела (табл. I, фиг. 1б, 1в; 2а, 2б; 3в, 3г). Размеры отдельных структурных единиц 0.2–0.5–1 мкм, что немного больше, чем указывается для подобных по морфологии структур в органоминеральных пластинах у современных лингулид. Вероятно, это связано с минерализацией органических оболочек у прижизненных образований. В некоторых случаях трудно сказать, являются ли эти образования остатками первичных сферул, или они возникли в ходе посмертного переотложения фосфата кальция. Но иногда внутри створок, на

их сколах, на внешней поверхности отчетливо сохранились скопления в виде вытянутых нитей или компактных групп минерализованных бактериоподобных тел с диаметром около 0.5 мкм, вероятно, остатков бактерий, которые могли принимать участие в разложении органики и растворении фосфатного материала. Эти тела бывают круглыми, могут иметь удлинено-овальную или гантелевидную форму, иногда могут законсервироваться в состоянии деления (табл. I, фиг. 1в, 2в, 3г, 4б). По форме и размерам они напоминают кокки современных бактерий (Астафьева и др., 2011, табл. III, фиг. 4).

Микроструктура стенки раковины представителей другого отряда раннепалеозойских фосфатных брахиопод, *Acrotretida* Kuhn, 1949, тоже известных среди прибалтийских фосфатоносных отложений, иная. У представителей рода *Keyserlingia* (семейство *Ceratretidae* Rowell, 1965; рис. 1, а), часто встречающихся в верхнекембрийских отложениях Прибалтики, створки состоят из пакета тонких протяженных апатитовых пластин, соединенных между собой столбиками того же состава (рис. 1, б). Пространства между столбиками при жизни животного были заполнены органическим веществом, а в ходе посмертных преобразований на его месте были отложены фосфатные глобулы или игольчатые кристаллиты или же минерализованные бактериоморфные тела (рис. 1, в–е). Последные имеют округлую или булавовидную форму и почти одинаковые размеры — около 2–2.5 мкм. Они также могут быть замещены мелкими игольчатыми кристаллитами. Иногда видны тонкие минеральные нити (скорее всего, исходно органические), связывавшие бактериоморфные тела с внутренними поверхностями (рис. 1, в). В тех участках створок, которые были более разрушены (напр., близ переднего края или рядом с мускульными отпечатками), и где могли образоваться после смерти большие пространства, заполненные органическим веществом, там апатит иногда формировался в виде радиально-лучистых, или немного вытянутых в длину сферолитов. Сферолиты имеют диаметр около 8–10 мкм и состоят из игольчатых кристаллитов, растущих от центра. Отдельные игольчатые кристаллиты длиной 6–10 мкм в большом количестве разбросаны вокруг сферолитов (рис. 1, в).

По наблюдениям Х. Эмига и М. Ковалевского, раковины обитающих на мелководье современных лингулид, оказавшиеся после смерти на поверхности дна, полностью разрушаются под воздействием механических и биохимических факторов в течение первых дней — одной–двух недель (Emig, 1986; Kowalewski, 1996). Так что сохранение огромного количества створок и их обломков, при жизни богатых органикой, которые слагают фосфоритоносные отложения Прибал-

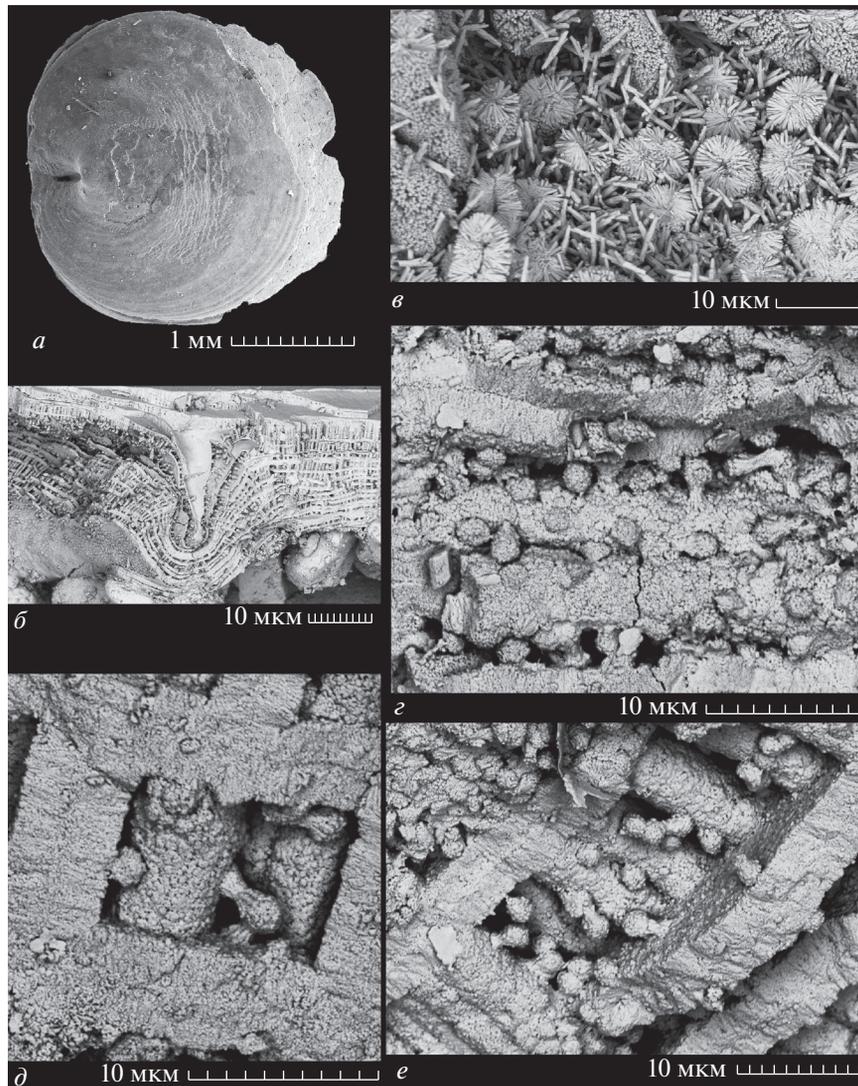


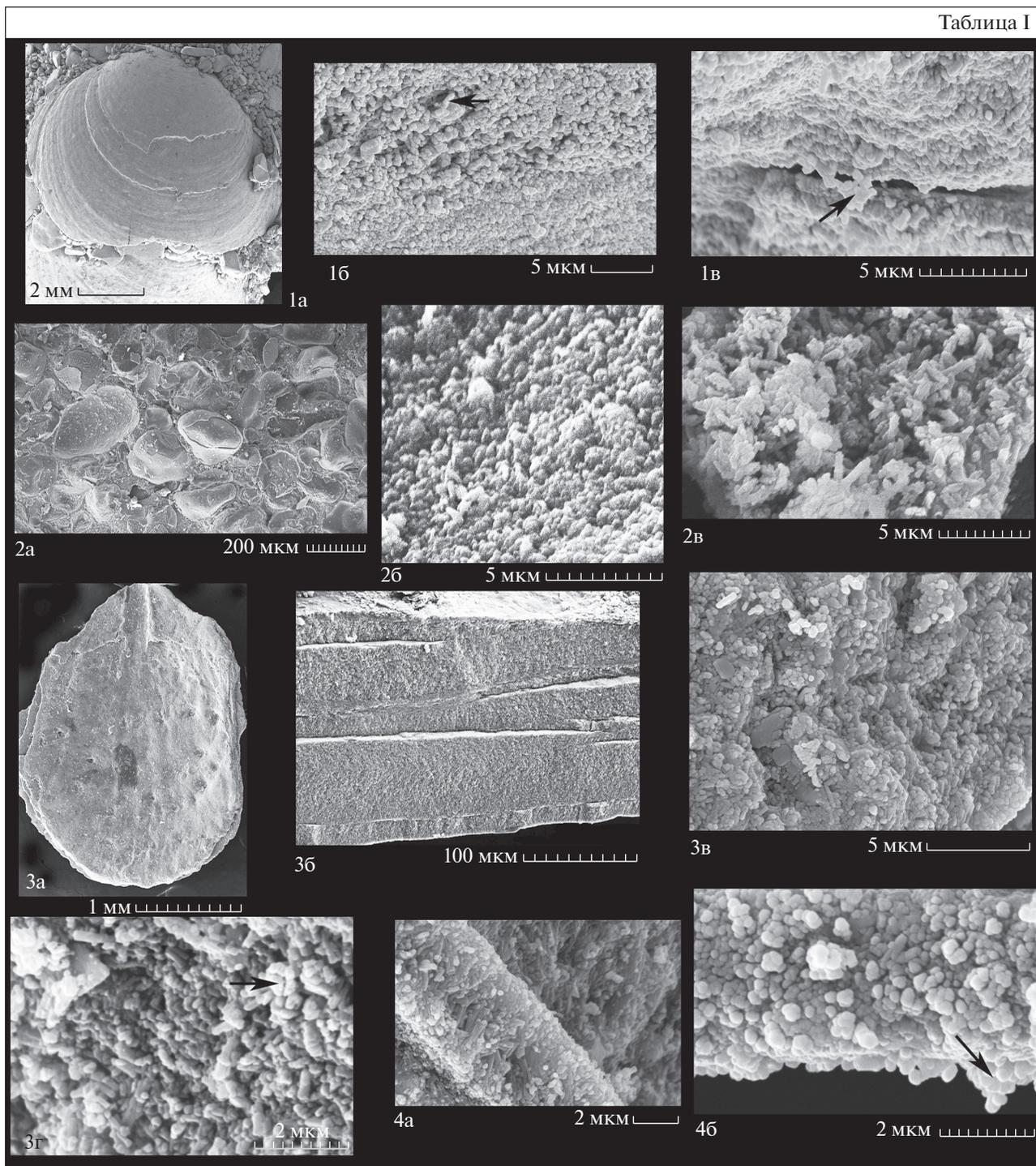
Рис. 1. *Keyserlingia* sp.: *a* – экз. ПИН, № 4369/5, брюшная створка снаружи; *б* – экз. ПИН, № 4369/6, поперечный скол спинной створки в области септы, микроструктура стенки раковины; *в* – экз. ПИН, № 4369/7, переотложившиеся сферолиты и игольчатые кристаллиты в пространстве между пластинами у края створки; *г-е* – экз. ПИН, № 4369/8, тела минерализованных бактерий между пластинами, слагавшими створку; Ленинградская обл., Дудергофские высоты; верхний кембрий, ладожская свита.

тики, должно быть связано с какими-то особыми причинами.

Изучение фосфоритовых месторождений многих регионов мира (с 90-х гг. прошлого века – с использованием электронной микроскопии) показало, что их формирование происходило в ходе замещения биогенных остатков, богатых органическим веществом, и что большую роль в этих процессах играли микроорганизмы (Природа фосфатных ..., 1999; Бактериальная ..., 2002). Примером может служить Хубсугульский фосфоритоносный бассейн Северной Монголии, продуктивные слои которого сложены скоплениями обломков фосфатизированных цианобактериальных матов, микростроматолитов, различных бак-

терий (Розанов, Жегалло, 1989). Многочисленные фосфатизированные остатки как прокариот, так и эвкариот составляют значительную часть промышленных фосфоритов бассейна Джорджина Австралии, формации Фосфория (США), Северо-Африканского-Ближневосточного фосфоритового бассейна и многих других (Природа фосфатных ..., 1999). Скорость процесса фосфатизации органических структур во всех случаях была очень велика, о чем говорит прекрасная сохранность минерализованных органических остатков.

Были проведены экспериментальные работы по выяснению условий образования фосфатных минералов при участии бактерий и цианобактерий (Lucas, Prevot, 1985; Герасименко и др., 1994).



Установлено, что осаждение апатита происходит в водной среде в присутствии бактерий, содержащих органические фосфатные соединения (Allison, 1988). Для органофосфатных брахиопод это могло выглядеть следующим образом. После смерти они оказывались на границе осадок/дно или в поровых водах, в зоне интенсивной биологической активности. Мягкие тела и органика,

заключенная в створках, с помощью микроорганизмов разрушались, расщепляясь на сахара, фосфорную кислоту, азотистое основание. Образующийся раствор проникал в пространства между минеральными слоями, частично растворяя их и при этом переводя в раствор Ca^{+2} и PO_4^{-3} . Находящиеся здесь же, в растворе, тела микроорганиз-

Объяснение к таблице I

Фиг. 1. *Ungula* sp., экз. ПИН, № 4369/1: 1а — спинная створка снаружи; 1б — участок поперечного скола у переднего края, принадлежавший при жизни органо-минеральной пластине, она заполнена многочисленными минерализованными сферулами, среди которых можно видеть нити из мелких круглых тел (указано стрелкой), возможно, принадлежащих минерализованным бактериям; 1в — другой участок скола, на котором видны тонкие минеральные пластины, разделенные более рыхлыми пластинами, в полом узком промежутке между пластинами — небольшое скопление минерализованных бактерий (указано стрелкой); Эстония, карьер Маарду; самые верхи кембрия, калаверская свита, маардуская пачка.

Фиг. 2–4. *Oepikites* sp.: 2 — экз. ПИН, № 4369/2: 2а — скопление мелких створок *Oepikites*; 2б — участок поперечного скола одной из створок, видны минерализованные мелкие (около 0.5 мкм) сферулы; 2в — другой участок, видны сферулы, игольчатые кристаллиты и, возможно, небольшие скопления минерализованных бактериальных тел; Эстония, карьер Маарду; самые верхи кембрия, калаверская свита, маардуская пачка; 3 — экз. ПИН, № 4369/3: 3а — брюшная створка изнутри, 3б — поперечный скол этой створки у правого края, видно чередование тонких минеральных и толстых органо-минеральных пластин; 3в — участок пластины, заполненной многочисленными сферулами, возможно, частично первичных (более мелкие, около 0.5 мкм) и вторично образованных (иногда в два–три раза крупнее); 3г — другой участок скола пластины; кроме мелких сферул и игольчатых кристаллитов, видны нити и группы круглых тел (указано стрелкой), возможно, это минерализованные бактерии; Ленинградская обл., разрез по р. Саря; средний кембрий, саблинская свита; 4 — экз. ПИН, № 4369/4: 4а — участок поперечного скола через створку, видно строение тонкой минеральной пластины (на снимке более светлый слой), сложенной тонкими игольчатыми кристаллитами и мельчайшими сферулами; 4б — другой участок на том же образце, в нижней части снимка наружная поверхность створки, на ней видны группы круглых минерализованных бактериальных тел (указано стрелкой); Ленинградская обл., разрез по р. Сясь; средний кембрий, саблинская свита.

мов служили стимулирующим агентом при разложении, увеличивая концентрацию фосфора в среде. Слизь, выделяемая ими, могла служить катализатором при осаждении фосфата кальция. Все это инициировало выпадение апатита из раствора и осаждение его в виде мелких глобул, иголок, на оставшиеся нерастворенными участки створок, бактериальные тела, а также на выделяемые бактериальными телами в виде слизи продукты метаболизма (Герасименко, Орлеанский, 2004). Т.е., бактерии, с одной стороны, участвовали в разложении органики, с другой — служили дополнительным источником фосфора, а с третьей — сами являлись субстратом для осаждения минерального фосфата кальция.

В ходе экспериментов также было показано, что процесс минерализации и формирования хорошо раскристаллизованного фосфата ускоряется в присутствии фтора — в этих условиях осаждение происходило быстро, в считанные минуты (Бактериальная ..., 2002). Учитывая, что в состав минеральной фазы раковин лингулид мог входить франколит (фтор-содержащий апатит) (Williams et al., 1994), можно предположить, что это еще более ускоряло процесс посмертной минерализации створок прибалтийских лингулят.

При характеристике древнейших фосфатных брахиопод (в том числе и из нижнего палеозоя Прибалтики), створки которых при жизни состояли примерно наполовину из апатита (франколита), наполовину из органического вещества, мне приходилось уже писать о том, что в их сохранении в ископаемом состоянии большую роль могли играть обитавшие в одном бассейне с ними микроорганизмы (Ушатинская, 1990, 1995).

Как показали исследования Попова и др. (1989), Прибалтийское среднекембрийское—раннеордовикское эпиконтинентальное море пред-

ставляло собой мелководный бассейн с относительно изменчивой конфигурацией, с преобладанием терригенного осадконакопления. Его дно в отдельных местах было густо заселено брахиоподами, обладавшими органофосфатными раковинами. Микроорганизмы, населявшие ту же среду, с одной стороны, были хорошей пищей для сестонофагов—брахиопод, ведущих неподвижный образ жизни и питающихся с помощью лофофора. А с другой — мертвые тела брахиопод служили источником энергии и питательных веществ для микроорганизмов. Бактериальное посмертное разложение органического вещества мягких тел и створок брахиопод способствовало частичному растворению минеральной составляющей створок и переотложению его тут же в виде фосфата кальция. Можно сказать, что в основе сохранения створок прибалтийских лингулят лежит их ранняя посмертная минерализация, которая делала створки плотными, устойчивыми к растворению. Движущей силой этого процесса являлись бактерии. Далее уже следовали перенос, разрушение, переотложение и накопление самих створок и их обломков в подходящих для этого участках моря. Таким образом, Прибалтийский фосфатонный бассейн, как и многие фосфоритовые месторождения мира, обязан своему возникновению в значительной степени деятельности микроорганизмов.

Настоящая работа поддержана грантом РФФИ 19-04-01027. Автор очень благодарен сотрудникам кабинета приборной аналитики Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН Е.А. Жегалло и Р.А. Ракитову за большую помощь

при изучении материала с использованием электронного сканирующего микроскопа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гентнер А.Р. и др. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. М.: ПИН РАН, 2011. 171 с.

Бактериальная палеонтология / Ред. Розанов А.Ю. М.: ПИН РАН, 2002. 188 с.

Герасименко Л.М., Гончарова И.В., Заварзин Г.А. и др. Динамика высвобождения и поглощения фосфора цианобактериями // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 348–353.

Герасименко Л.М., Орлеанский В.К. Актуалистическая палеонтология цианобактерий. М.: Наука, 2004. С. 80–108. (Тр. Ин-та микробиол. им. С.Н. Виноградского. Вып. 12).

Попов Л.Е., Хазанович К.К., Боровко Н.Г. и др. Опорные разрезы и стратиграфия кембро-ордовикской фосфоритонесущей оболочкой толщи на северо-западе Русской платформы. Л.: Наука, 1989. 222 с.

Природа фосфатных зерен фосфоритов крупнейших бассейнов мира. Владивосток: Дальнаука, 1999. 207 с.

Розанов А.Ю., Жегалло Е.А. К проблеме генезиса древних фосфоритов Азии // Литол. полезн. ископ. 1989. № 3. С. 67–82.

Ушатинская Г.Т. О роли бактерий в консервации раковин лингулид из нижнего палеозоя Прибалтики // Докл. АН СССР. 1990. Т. 311. № 1. С. 215–218.

Ушатинская Г.Т. Древнейшие лингуляты. М.: Наука, 1995. 91 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 262).

Allison P.A. Phosphatized soft-bodied squids from the Jurassic Oxford Clay // *Lethaia*. 1988. V. 21. P. 403–410.

Chuang S.H. Growth and postlarval shell of *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda) // *Proc. Zool. Soc. London*. 1961. V. 137. P. 299–310.

Emig Ch.C. Conditions of fossilization du genre *Lingula* (Brachiopoda) et implications paléocologiques // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1986. V. 53. P. 245–263.

Iwata K. Ultrastructure and mineralization of the shell of *Lingula unguis* Linne (Inarticulate brachiopod) // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV*. 1981. V. 20. № 1. P. 35–65.

Kowalewski M. Taphonomy of a living fossil: the lingulid brachiopod *Glottidia palmeri* Dall from Baja California, Mexico // *Palaeos*. 1996. V. 11. P. 224–265.

Lucas J., Prevot L. The synthesis of apatite by bacterial activity: mechanism // *Sci. Geol. Men*. 1985. V. 77. P. 83–92.

Williams A., Cusack M., Mackay S. Collagenous chitino-phosphatic shell of the brachiopod *Lingula* // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B*. 1994. V. 346. P. 223–266.

Role of the Bacteria in the Accumulation of the Cambrian-Ordovician Phosphate-Bearing *Obolus* Beds on the North-West of Russian Plate

G. T. Ushatinskaya

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

The accumulation of billions phosphate brachiopods valves and fragments from orders Lingulida and Acrotretida is the main sources of phosphate material in the Middle Cambrian, Upper Cambrian and Lower Ordovician *Obolus* beds on the north-west of the Russian Plate. The main cause of fossilization of these brachiopod valves is the early postmortem mineralization. Bacteria were the motive power of this process. So, Prae-baltic phosphate basin as many other phosphate deposits originated mostly via microorganism activity.

Keywords: Russian plate, Cambrian, Ordovician, phosphate brachiopods, phosphorites, bacteria, fossilization