

**СУМИНА**  
**Евгения Леонидовна**

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СООБЩЕСТВА НИТЧАТЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ  
И ПРОБЛЕМА МОРФОГЕНЕЗА СТРОМАТОЛИТОВ**

25.00.02. Палеонтология и стратиграфия

Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва 2007

Работа выполнена в Палеонтологическом институте РАН

Научный руководитель: доктор геолого-минералогических наук, член-корреспондент РАН  
А.Ю. Розанов

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, МГУ  
А.В. Олескин  
доктор биологических наук  
А.В. Марков

Ведущая организация: Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука  
СО РАН

Защита состоится 6 февраля 2008 г. в 15 ч. на заседании Диссертационного совета Д 002.212.01  
при Палеонтологическом институте РАН по адресу: Москва, Профсоюзная ул., 123

Факс: (495) 339-12-66

Электронная почта: esumina@list.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (Москва,  
Ленинский пр., 33)

Автореферат разослан декабря 2007 г.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета  
кандидат геолого-минералогических наук

Ю.Е. Демиденко

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** Строматолиты известны в геологической летописи с рубежа 3,5 млрд. лет и являются древнейшими ископаемыми макроскопических размеров. В их образовании принимали участие сообщества<sup>1</sup> нитчатых цианобактерий при определяющей роли представителей какого либо одного вида.

Несмотря на то, что проблема использования строматолитов в стратиграфии докембрия принципиально решена, остается актуальной задача детализации стратиграфических шкал по строматолитам, что требует выяснения вопросов эволюции, в частности, причин устойчивости выделяемых морфотипов построек и, более широко, природы морфогенеза этих ископаемых остатков.

Широкое использование строматолитов для целей биостратиграфии выявило сложность и упорядоченность строения построек и закономерное изменение их во времени. Однако до сих пор остается открытым вопрос о причинах возникновения морфологического разнообразия и устойчивости морфотипов строматолитов (Крылов, 1975; Раабен, Орлеанский, 1998; Walter, 1983).

Выявленная при биостратиграфическом изучении морфологическая оформленность строматолитов позволяет предполагать у строматолитообразователей наличие высокого уровня целостности, который может быть выражен в способности к морфогенезу на уровне сообщества.

Для подтверждения данного предположения необходимо обнаружение у сообщества цианобактерий других, помимо строматолитообразования, то есть вызываемых взаимодействием с осадком, форм проявления морфогенетических возможностей сообщества.

### **Цели и задачи работы:**

1. Выявление морфогенетических реакций в сообществе современных нитчатых цианобактерий на основании серии экспериментов и наблюдений, и определение его уровня целостности;
2. Сопоставление данных по эволюции ископаемых строматолитов с морфогенетическими возможностями сообщества нитчатых цианобактерий;
3. Анализ и обобщение литературных данных по цианобактериям и строматолитам с целью выявления у них черт высокоорганизованного целого;
4. Уточнение уровня развития жизни, достигнутого к рубежу 3,5 млрд. лет, что необходимо при реконструкции особенностей ранних этапов становления биосферы.

**Научная новизна.** Применена новая методика наблюдения за сообществом цианобактерий как за макроскопическим объектом, позволившая получить принципиально новые результаты. Впервые описаны эксперименты по выявлению морфогенетических реакций в сообществе этих организмов. Выявлен ряд специфических по форме и функциям структур, возникающих в ответ на определенное сочетание факторов внешней среды. Установлено, что данные структуры возникают

---

<sup>1</sup> «Сообщество» - в значении: компактное поселение самостоятельных элементов (нитей цианобактерий) без определения его уровня целостности

в результате дифференцировки, что впервые показано для сообщества нитчатых цианобактерий. Для большинства структур описан механизм образования. Описано поведение отдельных нитей и их агрегатов в культуре.

Обнаружение явления дифференцировки послужило основанием для предположения об организменном уровне целостности сообщества. Результаты наблюдений сопоставлены с гипотетическими ископаемыми цианобактериальными пленками, отражением существования которых являются строматолиты. Показана общность процессов морфогенеза в сообществе современных цианобактерий с эволюционными преобразованиями ископаемых построек. Выявлено адаптивное значение структур, образуемых сообществом и черт строения строматолитов, что трактуется как результат одного процесса.

**Практическое значение.** Интерпретация потенциального строматолитообразователя как целостного образования, взаимодействующего со средой путем изменения своей формы, при изучении строматолитов позволяет показать приспособительный характер их эволюционных изменений, что важно для реконструкции палеобиогеографических обстановок докембрия и повышает разрешающую способность дофанерозойской и, что имеет иной аспект, прокариотной биостратиграфии.

Образование строматолитов предполагает наличие достаточно развитой способности к морфогенезу в макроскопических масштабах (на уровне сообщества), что указывает на приобретение такой способности уже к середине архея и косвенно указывает на определенный уровень развития жизни к этому рубежу, что позволит существенно уточнить подходы к оценке времени происхождения жизни.

Результаты экспериментального изучения сообщества позволяют использовать его в качестве нового и первого прокариотного объекта биологии развития. Нитчатые цианобактерии – единственный известный на данный момент объект прокариотного уровня организации, обладающий способностью к дифференцировке на уровне сообщества, что дает сравнительный материал для изучения аналогичных процессов у эукариот.

#### **Защищаемые положения:**

1. Экспериментально показано, что потенциальный строматолитообразователь – цианобактериальное сообщество, обнаруживает свойства целостного макроскопического организма. Это обосновывается выделением в пределах сообщества разнообразных структур, отличающихся по форме и функциям, деятельность которых направлена на поддержание существования сообщества как целого.

2. Строматолиты рассматриваются как образования, возникающие в результате дифференцировки сообществ цианобактерий в условиях выпадения осадка. Обоснованием данного положения является то, что на всех иерархических уровнях строения – общем (форма постройки), частном (строение отдельных ее частей) и элементарном (характер микроструктуры) строматолиты прояв-

ляют тенденцию к соподчиненному и направленному изменению во времени. Возникновение разнообразия строматолитов объясняется реакцией строматолитообразователей на изменения факторов среды, обеспечивающей строматолитообразователям большую независимость от неблагоприятных факторов.

3. Наличие строматолитов в архее является подтверждением существования уже 3,5 млрд. лет макроскопических объектов организменного уровня целостности – цианобактериальных сообществ, что позволяет предполагать в архее существование фундаментальных биологических процессов в макроскопических масштабах (морфогенетические реакции, дифференцировка, контроль за свойствами внутренней среды). Становление этих процессов происходило, по-видимому, в окислительных условиях, создаваемых и поддерживаемых в пределах сообщества жизнедеятельностью цианобактерий.

**Апробация работы.** Основные результаты работы были представлены на конференции молодых палеонтологов (ПИН РАН, Москва, 1999), конференции "Проблемы экологии и физиологии микроорганизмов" (Биологический ф-т МГУ им. Ломоносова, 2000), 7 Международном фикологическом конгрессе (Греция, 2001), Всероссийском совещании "Современные проблемы эволюции и филогении животных" (ИПЭЭ РАН, Москва, 2001), палеоботанической конференции памяти В.А. Вахрамеева (ГИН РАН, Москва, 2002), Международной конференции "Бактериальная палеонтология" (ПИН РАН, Москва, 2002), 50-ой сессии Палеонтологического общества (ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург, 2004.), научной конференции "Ломоносовские чтения" (Геологический ф-т МГУ, 2004), конференции «Коммуникация у микроорганизмов» (Ин-т биохимии им. А.Н. Баха, Москва, 2005), 2 Международном палеонтологическом конгрессе (Китай, 2006) По теме диссертации имеется 17 публикаций.

**Объем работы.** Работа состоит из введения, 5 глав, заключения, приложения, списка литературы. Она изложена на \_\_\_\_\_ страниц, проиллюстрирована \_\_\_\_\_ рис. Список литературы включает \_\_\_\_\_ названий.

**Благодарности.** Работа выполнена в Палеонтологическом институте РАН и на кафедре палеонтологии геологического факультета МГУ им. Ломоносова под руководством члена-корреспондента РАН А.Ю. Розанова, которому я глубоко благодарна за возможность заниматься данной темой, внимание и помощь. Экспериментальная часть работы проведена в лаборатории реликтовых микробных сообществ (заведующий – акад. Г.А. Заварзин) Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН под руководством В.К. Орлеанского, которому выражаю сердечную признательность за наставничество и поддержку. При постановке темы решающее значение имели консультации И.А. Михайловой. Отдельные положения работы на разных этапах ее написания обсуждались с акад. М.А. Семихатовым, член-корр. М.А. Федонкиным, М.В. Гусевым, Л.В. Белоусовым, Н.Н. Марфениным, А.В. Марковым, М.Е. Раабен, Л.М. Герасименко, В.Н. Сергеевым, Г.Т. Ушатинской, Е.Б. Наймарк, В.Г. Черданцевым, Е.Н. Пановым, Н.Н. Колотиловой, М.Б. Бурзиным,

Р.К. Пауль, П.Ю. Петровым, И.С. Барсковым, О.И. Баулиной, В.Р. Филиным, В.М. Назаровой, А.Л. Рагозиной. На предварительных этапах работы содействие оказывали Е.А Жегалло, И.А. Игнатьев и М.В. Леонов. Цифровая видеосъемка культуры цианобактерий проведена при поддержке сотрудника ИПЭЭ РАН И.В. Нечаева. Компьютерная обработка изображений осуществлена в ОНТИ ПИН РАН А.М. Кузнецовым и Н.В. Булановой. Техническую помощь оказывали М.К. Емельянова, С.И. Политова, М.В. Васильева, Е.А. Сережникова, С.В. Рожнов. Всем перечисленным лицам выражаю искреннюю благодарность. Особо хочется поблагодарить всех сотрудников кафедры палеонтологии МГУ, так или иначе помогавших мне в процессе написания работы.

Работа поддержана грантом ФЦП "Интеграция", проект № 11/с99, грантами РФФИ, проект №05-04-48008; НШ 974.2003.5 и программой фундаментальных исследований Президиума РАН, подпрограмма II "Происхождение и эволюция биосферы".

## ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

Автором получены новые данные, позволяющие рассматривать сообщество нитчатых цианобактерий в качестве целостного макроскопического организма, находящегося на начальных этапах становления, а строматолиты – как проявление дифференцировки сообщества в условиях выпадения осадка.

### **Глава 1. Строматолитообразующие организмы – цианобактерии**

Суммированы данные по биологии цианобактерий с целью выявления у них энергетических, физиологических и морфологических предпосылок становления у сообщества цианобактерий черт организменного уровня целостности.

### **Глава 2. Циано-бактериальные маты – результат жизнедеятельности цианобактерий**

Рассмотрены циано-бактериальные маты как альтернативная строматолитам форма существования сообществ цианобактерий в условиях отсутствия интенсивного карбонатоосаждения.

### **Глава 3. Строматолиты – органоседиментационные структуры**

Рассмотрены особенности морфологии и эволюции строматолитов с целью выявления свойств строматолитов как минеральных структур, возникающих в результате морфогенеза сообщества цианобактерий.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

### **Глава 4. Экспериментальное изучение морфогенетических реакций сообщества нитчатых цианобактерий**

#### 4.1 Предпосылки для модельных экспериментов с участием культур цианобактерий

Предпосылками для экспериментов по моделированию строматолитов явилось то, что цианобактерии участвуют в образовании современных строматолитов, а также ряд их биологических

особенностей – способность к активному движению, в том числе сквозь осадок, фототаксис, образование кожистых пленок из переплетающихся нитей, способность увеличивать рН среды в результате изъятия углекислого газа, что приводит к выпадению карбонатов. Цианобактерии также являются достаточно благоприятным объектом для культивирования.

#### 4.2 Эксперименты по моделированию строматолитовых построек с участием культур цианобактерий

##### **Материал и методика**

Экспериментальная часть работы выполнена в лаборатории реликтовых микробных сообществ Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН в рамках исследований по моделированию аналогов ископаемых строматолитов под руководством В.К. Орлеанского. Целью моделирования являлось получение живых растущих биомоделей, морфологически сходных с ископаемыми строматолитами. В качестве живой основы использовалась культура нитчатых цианобактерий из термальных источников кальдеры вулкана Узон (Камчатка) – *Oscillatoria terebriformis* (Ag.) Elenk. emend. и *Phormidium angustissimum* W. et G.S. West. Нити в среднем имеют длину 200 мкм, толщину до 4 мкм, движутся со скоростью 0,5 мм в секунду путем скольжения. Состав культуральной среды соответствовал составу среды горячих источников. В лаборатории постоянно поддерживалась температура 28°C. Культура освещалась с интенсивностью 1000 лк. Выпадение CaCO<sub>3</sub> из насыщенного раствора достигалось либо увеличением рН, либо нанесением суспензии карбоната непосредственно на растущую пленку цианобактерий. Чередование периодов активного движения нитей через слой карбоната и дальнейшего их роста на поверхности слоя с периодами внесения минерального осадка приводило к образованию многослойной структуры.

При моделировании аналогов ископаемых строматолитов по описанной методике были получены постройки пластового, желвакового и столбчатого (неветвящегося и ветвящегося) типов (Орлеанский, Раабен, 1993, 1996, 1997, 1998; Орлеанский, Пауль, Сумина, Герасименко, 2000). Форма постройки контролировалась экспериментатором и определялась взятым за основу ископаемым образцом. Однако механизм, определяющий форму построек, остался не вполне ясным.

В дальнейшем автором для исследования этого механизма были поставлены специальные эксперименты по изучению биологических особенностей цианобактериального сообщества как потенциального строматолитообразователя. Эксперименты были направлены на выявление способности пленки к реакциям формообразования, как в присутствии минерального осадка, так и в его отсутствии. В данных экспериментах использовались материал и методика, описанные для экспериментов по моделированию строматолитовых построек..

Все эксперименты проведены более, чем в трех повторностях.

#### 4.3 Эксперименты по выявлению морфогенетических реакций сообщества нитчатых цианобактерий (пленки)

Пленка имеет кожистую структуру из переплетающихся нитей (подробное описание пленки см. гл. 4.4). Экспериментальным путем была выявлена способность пленки к нескольким типам реакций, которые трактуются как результат проявления сообществом способности к дифференцировке.

### **Реакция пленки на нарушение ее механической целостности**

На основании серии экспериментов установлено, что пленчатая форма сообщества является результатом активности нитей, направленной на поддержание формы сообщества как целого. На различные виды нарушения формы сообщества нити реагируют движениями различной направленности, приводящими к восстановлению начального состояния сообщества.

*Схема опыта.* Пленка из нитей представляет собой единое целое, так как при механическом воздействии она перемещается целиком, не разрываясь и не меняя своих очертаний. Фрагмент растущей пленки размером 2x2 см растирали в ступке, помещали в чашку Петри стандартного диаметра (9 см) в питательную среду и освещали сверху.

*Наблюдения.* Мелкие фрагменты пленки размером 3-5 мм расположены в беспорядке, концы большинства нитей имеют очертания, не свойственные целым экземплярам, то есть в большинстве своем конечные клетки нитей имеют тупой конец. Через 20 минут наблюдается движение нитей из центра фрагментов к краям с образованием ореола из выползающих нитей. Наиболее активное движение происходит в направлении ближайших фрагментов пленки. При сближении нити удлиненными концами совершают взаимное «ощупывание», после чего движение к соседним фрагментам продолжается. В направлении соседних фрагментов нити движутся как поодиночке, так и объединяясь по несколько особей (от 3 до 10) в тяжи, в которых они движутся друг относительно друга, соприкасаясь боковыми сторонами, что приводит к сближению фрагментов пленки и она приобретает первоначальный вид. Восстановленная пленка внешне становится однородной, исчезает комковатость, наблюдаемая некоторое время после разрушения пленки, очевидно, за счет перераспределения и упорядочения нитей внутри нее. Процесс восстановления не всегда проходит непрерывно и последовательно, иногда без видимых причин происходит распад вновь соединенных фрагментов путем перегруппировки нитей, но затем последовательность «сборки» восстанавливается. В процессе объединения фрагментов всегда наблюдается сокращение площади занимаемой культурой поверхности (более двух раз в диаметре). Площадь растертой биомассы вначале составляла 9 см в диаметре, затем сократилась до 7 см, а в завершении опыта, через сутки, когда все фрагменты пленки объединились между собой, составила 4,5 см.

Аналогичное явление наблюдалось ранее (Castenholtz, 1967).

В варианте опыта с освещением культуры снизу между фрагментами наблюдалось образование тонких тяжей толщиной около 10 нитей. Затем большинство фрагментов оказывались соединенными между собой такими тяжами, что в целом напоминало сеть с узелками. В течение часа

происходило заполнение ячеек тонким слоем нитей, затем сетчатая структура распалась и наблюдались фрагменты пленки с ореолом из выползающих нитей.

В случае разрыва пленки с образованием в ней отверстий, они заполняются вновь образованными тонкими участками пленки в результате «регенерирующего» действия нитей. Нити проявляют активность по всему периметру отверстия, но сильнее она выражена в наиболее узких частях и в местах разрыва армирующих пленку тяжей.

При формировании из пленки комка наблюдается противоположное по направленности движение – нити расползаются из комка и образуют новую пленку.

### **Реакция пленки на засыпание различными минеральными осадками**

Сообщество изменяет свою организацию в зависимости от структурных характеристик осадков. Форма сообщества, характерная для каждого типа осадка, возникает в результате специфичной именно для него последовательной смены стадий.

Поскольку наиболее распространенные в природе донные сообщества цианобактерий представлены кожистыми пленками, взаимодействие которых с выпадающим осадком приводит к образованию строматолитов, проводилось наблюдение за реакцией пленки на засыпание различными минеральными осадками, в первую очередь, карбоната кальция и проникновением нитей через разнообразные субстраты.

*Схема опыта.* На пленку наносили суспензию карбоната кальция, которая полностью покрывала находящиеся под ней цианобактерий.

*Наблюдения.* Через 20 мин. на поверхности осадка появились короткие отрезки вертикально расположенных нитей, концы которых совершали колебательные движения. По достижении достаточной длины нити располагались на осадке горизонтально. Затем поверхность покрылась движущимися через осадок нитями. Вновь выползающие нити образуют на поверхности осадка звездообразные скопления. В течение часа наблюдается перегруппировка нитей – звездообразные скопления преобразуются в участки субпараллельного расположения нитей. В течение суток сообщество восстанавливает кожистую структуру, аналогичную первоначальной.

Для наблюдения за процессом проползания нитей через осадок микроскоп использовали в горизонтальном положении. Горизонтально расположенные под слоем карбоната нити приподнимаются и удлиненным концом, раздвигая частицы карбоната или используя свободное пространство между ними, продвигаются вверх через толщу осадка.

При использовании в качестве «субстратов проползания» материалов с другими, отличными от порошка карбоната кальция, структурными характеристиками (размерами и формой частиц) реакции сообщества были иными. В качестве таких материалов были выбраны кварцевый песок с размером зерен до 0,5 мм и вата – материал с волокнистой структурой.

В опытах с песком нити оплетают поверхность песчинок, образуя сеть из достаточно толстых тяжей. Как сопутствующее явление отмечено активное освоение поверхности среды небольшими компактными сгустками с радиально расходящимися нитями.

В опытах с ватой на ее поверхности был образован сплошной покров из нитей, взаиморасположение которых повторяло расположение волокон ваты.

На шестые сутки опыта на всех субстратах наблюдалась обычная пленка с кожистой структурой.

### **Реакции пленки при распространении по субстратам с различным характером поверхности**

При распространении по поверхности различных субстратов сообщество нитей образует различные по строению структуры. В качестве «субстратов заселения» использовались поверхности жидкой среды, стекла и агаризованной среды.

*Схема опыта.* Фрагмент пленки помещали в центр чашки Петри в среду и освещали сверху.

*Наблюдения.* В течение часа ореол из выползших нитей от краев первоначальной пленки составил около 7 мм. В пределах ореола отмечалась перегруппировка нитей – первые миллиметры его образованы плотным скоплением нитей, расположенных в основном почти параллельно краям исходной пленки. Далее следует участок из звездообразно переплетенных нитей, менее плотный, часть нитей изгибается или образует петли. Затем идет участок ориентированных почти перпендикулярно краям исходной пленки нитей, расположенных еще реже, с большим количеством петель и изгибов. Вновь образуемая пленка обведена границей, состоящей из соприкасающихся боковыми сторонами нитей. В течение суток перегруппировка нитей продолжалась – на поверхности первого участка наблюдались редкие толстые кольца из нитей и группы сильно изгибающихся нитей из 10 и более особей. На третьи сутки пленка приобрела равномерную, без выделенных участков, кожистую структуру.

Вариант опыта – освоение нитями поверхности стекла.

*Схема опыта.* В центр сосуда с прямыми стенками, на 1/3 заполненного средой, помещали фрагмент растущей пленки и освещали сверху.

*Наблюдения.* Структуры при освоении пленкой стенок сосуда выше и ниже уровня среды различались. В первом случае распространение нитей происходило более или менее ровным фронтом и тонким полупрозрачным слоем, в котором выделялись субвертикально расположенные тяжи. В области тяжей пленка распространялась вниз с большей скоростью, чем между ними. Выше поверхности среды нити двигались, образуя скопления изогнутой формы, состоящие из параллельно расположенных нитей. Ширина скоплений составляла от 1 до 1,5 мм, длина до 5 мм. В целом эти образования по форме напоминали петушиный хвост.

Вариант опыта – освоение нитями поверхности агаризованной среды.

*Схема опыта.* На поверхность заранее приготовленного и застывшего агар-агара (3 % агар-агар нагревали до температуры 40° С и ровным слоем распределяли по дну чашки Петри) помещали пленку с добавлением небольшого количества среды и освещали сверху.

*Наблюдения.* В течение первого часа наблюдалось образование из нитей изгибов, петель, спиралей, жгутов и колец, в которых нити соприкасались боковыми сторонами. При подсыхании поверхности агар-агара количество колец увеличивалось за счет замыкания петель с сохранением внутреннего пространства. При добавлении новой порции среды образованные ранее структуры распадались.

### **Реакция пленки на слабую вибрацию**

*Схема опыта.* В чашку Петри на поверхность пленки наносили слой карбоната кальция и заливали средой. Затем чашку помещали на поверхность, подвергавшуюся слабой вибрации от работающего лабораторного прибора.

*Наблюдения.* В течение последующих двух суток на поверхности осадка образовалась пленка, состоящая из чередующихся, четко очерченных светлых и темных полос равной ширины. Судить о толщине полос позволяла различная интенсивность их зеленой окраски, которая зависит от количества покрывающих карбонат слоев нитей. Это явление оказалось неустойчивым, при прекращении воздействия вибрацией волновая картина из полос исчезала в течение 15-20 минут. С возобновлением воздействия волновая картина возникала снова.

В большинстве предыдущих опытов наблюдались структуры какого-либо одного типа. Следующий опыт демонстрирует почти одновременное и взаимосвязанное возникновение структур нескольких типов и их взаимодействие между собой.

*Схема опыта.* В высокий цилиндрический сосуд объемом 300 мл, заполненный на 2/3 средой, помещали сгусток пленки размером 1,5x1x0,5 см. Сосуд находился на слабо вибрирующей поверхности.

*Наблюдения.* Через сутки в толще среды были замечены мелкие (около 1 мм) агрегаты из радиально расположенных нитей, часть которых осела на стенках сосуда или поверхности среды, давая начало новым поселениям, а часть осталась в толще среды. Некоторые из них, двигаясь по петлеобразной траектории, сначала удалялись от сгустка, потом возвращались к нему, оседали на его поверхности и ассимилировались общей массой. Еще через сутки на стенке сосуда, около которой находился сгусток, стала формироваться вертикальная полоса из нитей шириной около 2 мм. По достижении ей длины 2 см движение нитей вверх прекратилось. Далее в течение 1,5 ч из полосы сформировался плотный тяж, прикрепленный верхним, разветвленным, концом к стенке сосуда, а нижним – к сгустку. Затем наблюдалось сокращение тяжа и в течение трех часов сторона сгустка, к которой он был прикреплен, оказалась приподнятой над дном на 5-7 мм. Приподнятый над поверхностью дна сгусток был прикреплен ко дну тремя более тонкими и короткими тяжами. Далее от конца тяжа сформировался еще один тяж, одним из концов прикрепленный к поверхно-

сти стекла в том же месте, где и предыдущий. Затем на противоположном конце нового тяжа сформировалось звездчатое скопление нитей. Этот конец потерял связь со стеклом, тяж приобрел волнообразную форму и конец при помощи многолучевого агрегата переместился вниз и прикрепился к сгустку на расстоянии около 7 мм от места прикрепления первого тяжа, после чего совместным сокращением двух тяжей сгусток был приподнят еще на 5 мм. В течение последующих нескольких часов все структуры и их взаиморасположение сохранялись, а затем распались и сгусток опустился на дно.

### **Проявление пленкой способности к поддержанию и изменению своего положения в пространстве**

*Схема опыта.* В чашку Петри в среду помещали фрагмент плотной пленки и освещали снизу с интенсивностью 1000 лк, при которой пленка, освещенная сверху, заведомо всплывает.

*Наблюдения.* В течение двух суток, несмотря на интенсивный фотосинтез, пленка оставалась прикрепленной ко дну. Наблюдался выход пузырей из пленки и всплывание их на поверхность среды, что практически отсутствовало при освещении культуры сверху.

### **Проявление пленкой способности к формированию структур с участием газовых пузырей**

*Схема опыта.* В чашки Петри помещали растертую в ступке и не растертую (многодневную) пленку и освещали сверху.

*Наблюдения.* В растертой культуре наблюдалось образование мелких, хаотически расположенных пузырей, большинство которых через некоторое время всплывает. В многодневной культуре мелкие пузыри отсутствуют, в пленке находятся только крупные пузыри, заложенные в тяжах. Они возникают в рамках определенных структур – в культуре *Oscillatoria* пузыри закладываются в тяжах, в культуре *Microcoleus* – в спиралевидных структурах. Образование пузыря начинается с возникновения в тяже небольшой полости, заполненной газом. Затем полость увеличивает свой объем и приобретает веретеновидную форму. В некоторых случаях в тяже наблюдается образование газовых каналов. При росте объема полости она приобретает округлую форму и затем пузырь выходит в среду.

### **Выводы по результатам экспериментов:**

1. При механическом нарушении целостности пленки причиной повышения активности нитей является не индивидуальное воздействие на каждую из них, а воздействие на состояние сообщества (пленки) как целого.
2. Поведение нитей определяется а) состоянием сообщества как целого и б) состоянием отдельных его частей. Сравнение максимальной длины нити, составляющей около 0,2 мм и диаметр пространства, информацию о котором она реализует в своем поведении (диаметр чашки Петри 9 см), показывает, что «информационное поле» организма (нити) превышает его размеры более чем в 450 раз.

3. Сообщество обладает широким набором поведенческих ответов, возможно, соответствующих комплексам жизненных форм.
4. Внешний вид сообщества определяется его целостной и избирательной реакцией на различные комплексы факторов среды.
5. Конечное состояние структуры сообщества достигается при помощи смены определенных стадий, подобной процессу онтогенетических изменений.
6. Физический распад сообщества на отдельные нити в процессе преодоления им слоя осадка не прерывает процесс взаимодействия нитей.
7. Возникновение различных типов структур в пленках, соответствующих структурным характеристикам осадков, позволяет предположить наличие в сообществе механизмов «оценки» свойств поверхности субстрата.
8. Цианобактерии проявляют способность к созданию локальной благоприятной среды для осуществления жизнедеятельности при неблагоприятных условиях.
9. При неблагоприятных воздействиях пленка способна мобилизовывать неспециализированные элементы (нити) для образования специализированных структур и согласовывать их действия для достижения общего результата.
10. Пленка способна направленно изменять свое положение в пространстве, регулируя накопление газа.
11. В реакциях формообразования определяющая роль принадлежит цианобактериям, поскольку бактерии не принимали участия в реакциях, а эукариотное население пленки (инфузории, клещи) своими движениями препятствовало упорядоченному перемещению нитей.
12. Большинство наблюдаемых структур образовывалось путем видимых перегруппировок нитей, происходящих со скоростью, значительно превышающей скорость роста нитей.

#### 4.4 Структуры, образуемые сообществом нитчатых цианобактерий

По результатам экспериментов в пленке выявлен ряд структур, различающихся по форме и функциям – собственно пленка, объемные сети, фотосинтетические сети, оболочки газовых пузырей, многолучевые агрегаты тяжи, кольца, капиллярные структуры. Большинство этих структур взаимодействуют друг с другом, а часть из них способна к взаимным превращениям. В большинстве случаев образование структур, их взаимодействие и преобразования имеют четко выраженный функциональный смысл. Все структуры трактуются как результат дифференциации сообщества как целого. Для каждого типа структур выбран определенный порядок описания.

**Пленка. Общий вид.** Пленка представляет собой плоское многослойное образование и на первый взгляд кажется однородной. Она не имеет собственных горизонтальных границ и ее размеры определяются размерами лабораторных сосудов или размерами пригодных для ее обитания участков дна водоема в естественных условиях. Толщина определяется ее проницаемостью для

света. **Строение.** Нити, слагающие пленку, переплетены подобно коллагеновым волокнам кожи, благодаря чему пленка получила название "кожистая". Пленка достаточно эластичная и прочная на разрыв, что определяется не только переплетением нитей, но и слизистым полисахаридным матриксом, выделяемым ими. По краям растущей пленки, как правило, образуется граница, состоящая из трех различных по строению зон. Первая зона – внутренняя, практически неотличимая от структуры самой пленки, но с более плотным переплетением нитей. Вторая – собственно граница, имеет вид четкого тонкого жгута, окаймляющего пленку по краю, сложена нитями, соприкасающимися боковыми сторонами. Третья зона представлена перпендикулярно расположенными к краю нитями, свободными концами образующими подобие ореола, а противоположными находящимися в пленке. По площади пленка армирована незакономерно расположенной сетью из тяжей. Плавающие участки пленки могут быть прикреплены к субстрату также с помощью тяжей. В пленке могут также наблюдаться разнообразной формы "потoki" из нитей – перовидные, изогнутые, спиральные. К структурам пленки могут быть отнесены и образования, в которые заключены газовые пузыри. В пределах пленки также наблюдалось образование колец различной степени оформленности. Более подробно наблюдаемые в пленке структуры будут описаны ниже. **Условия образования.** Пленка образуется при заселении поверхностей субстрата или среды. **Способ образования.** В разных условиях новые участки пленки образуются различными способами. В условиях спокойного и длительного роста по поверхности среды или гладкой поверхности субстрата пленка увеличивает свою площадь путем перемещения границы, сохраняющей свою структурную оформленность. При освоении неровной поверхности, например, песка, пленка распространяется путем направленного вперед и в стороны движения тяжей. В условиях стресса (расчленение пленки на отдельные фрагменты) происходит массовое движение нитей вперед перпендикулярно краям фрагмента и одновременное объединение в тяжи большинства нитей. По достижении фронтом распространяющихся нитей расстояния от края фрагмента, приблизительно равного его диаметру, образуется граница. При засыпании осадком пленка распадается на отдельные нити, которые индивидуально движутся через слой осадка вверх, и на поверхности вновь образуют пленку. При таком способе образования кожистой структуры пленки предшествует "звездчатая" стадия, сменяющаяся стадией субпараллельного расположения нитей. **Функции.** Основная функция пленки сводится к объединению нитей в структурное и функциональное целое. Существование в виде пленки позволяет нитям сохранять благоприятное пространственное положение, закрепляет осадок, которым они могут быть погребены, позволяет противостоять факторам внешней среды, которым отдельные нити противостоять не могут. Кожистое строение пленки связано, вероятно, с преодолением разнонаправленных механических воздействий. В пленке происходят обменные процессы, осуществляется взаимодействие специализированных выделенных структур. Она обладает также рядом свойств, присущих достаточно высокоорганизованному целому, а именно способностью создавать и поддерживать внутреннюю среду, и выделять (дифференциро-

вать) в себе разнокачественные по строению и функциям части, согласовывая их деятельность.

**Объемные сети. Общий вид.** Объемные сети представляют собой пленки, расположенные в толще жидкости горизонтально, вертикально и под различными углами, и имеющие множественные перфорации. **Условия образования.** Образование объемных сетей происходит при наличии значительного объема жидкости и рассеянном освещении. **Способ образования.** От плавающей на поверхности жидкости пленки вниз протягиваются длинные тонкие тяжи, на свободных концах которых формируются многолучевые агрегаты (см. ниже), которые благодаря способности к направленному движению соединяют отдельные тяжи в сеть. В дальнейшем за счет увеличения массы нитей в тяжах, они сливаются и ячейки между ними исчезают, часть ячеек остается незаполненными нитями, и в итоге вся конструкция приобретает вид соединенных между собой перфорированных пленок, расположенных в объеме. **Функции.** Позволяют оптимально заселять весь имеющийся объем. Этому способствует избирательность в распределении нитей, поскольку в процессе образования сети свободными, помимо ячеек, остаются и большие участки стенок сосуда, через которые проникает свет.

**Фотосинтетические сети. Общий вид.** В пленке в некоторых случаях обособливаются участки, располагающиеся не горизонтально на субстрате, а подвешенные на тяжах. **Строение.** Участок пленки, прикрепленный тяжами с одной стороны к дну лабораторного сосуда, а с другой – к его стенкам. Пленка имеет равномерную кожистую структуру. Границы таких участков пленки выражены более отчетливо. От объемных сетей, описанных выше, отличаются меньшей толщиной и строгим расположением места образования в фокусе светового потока. **Условия образования.** Образуются в основном в больших объемах жидкости. В тех случаях, когда сосуд фокусирует свет внутри объема, эти пленки располагаются перпендикулярно потоку света, причем сама пленка – в наиболее освещенной части, а в затемненной – прикрепительные тяжи. **Способ образования.** Наблюдать не удалось. **Функции.** Улавливание максимального количества света.

**Многолучевые агрегаты. Общий вид.** Шарообразные скопления нитей размером до 2 мм. Способны к направленному движению со скоростью до 1,5 см в час. **Строение.** Звездчатые образования из ограниченного числа нитей. Свободные концы нитей по радиусам направлены наружу, в центре имеется плотное "ядро". **Условия образования.** Возникают в начальной фазе освоения сообществом свободных объемов жидкости. **Способ образования.** Механизм образования наблюдать не удалось. Могут отделяться от поверхности пленки и некоторое время свободно перемещаться в объеме жидкости. Образуются также на свободных концах тяжей, не отделяясь от них. **Функции.** Одна из функций – образование новых поселений, удаленных от участка, занятого сообществом в данный момент. Другая и, вероятно, основная – дистанционный "сбор информации" о пространстве и "передача" ее при возобновлении контакта с основной массой сообщества. Способны также перемещать в пространстве свободные концы тяжей, создавая, таким образом, пространственную структуру сообщества.

**Оболочки газовых пузырей. Общий вид.** Оболочки газовых пузырей представляют собой участки кожистой пленки, окружающие пузыри фотосинтетического кислорода, выделяемого сообществом. **Строение.** По своему строению оболочки газовых пузырей не отличаются от строения пленки, поскольку являются ее частью. **Условия образования.** При выделении кислорода со скоростью, большей, чем он может растворяться в среде, кислород накапливается в пленке в виде крупных пузырей. **Способ образования.** Внутри армирующих тяжей закладываются небольшие пузыри, которые, увеличиваясь в размерах, приобретают удлинненную форму. Иногда их заполнение происходит с образованием газового канала внутри тяжа. **Функции.** Очевидно, газовые пузыри являются частью распределительного аппарата пленки (вместе с армирующими тяжами), а также структурами, регулирующими положение пленки в пространстве. Оболочки газовых пузырей способствуют запасанию кислорода для использования его в темное время суток.

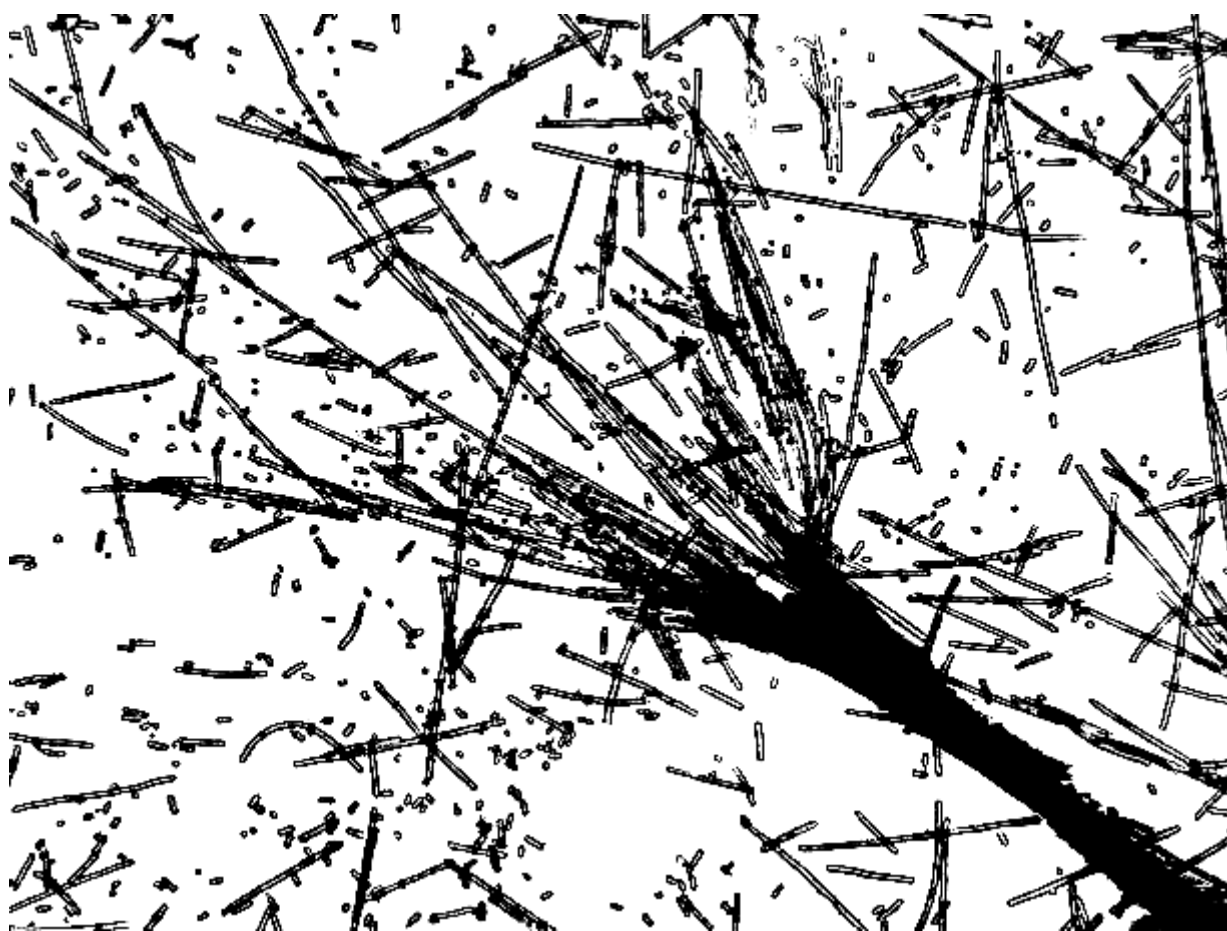


Рис.1. Строение тяжа (x 250)

**Тяжи. Общий вид.** Тяжи представляют собой скопления нитей, располагающихся параллельно друг другу и соприкасающихся боковыми сторонами. Тяжи могут иметь размеры от 10 мкм в толщину и 0,5 мм в длину до макроскопических размеров (до 1,5 мм в толщину до 10 см в длину). **Строение.** В строении тяжа обычно можно выделить три части – срединную и две концевых, которые отличаются расположением в них нитей. В срединной части нити собраны плотно и параллельно друг другу, в концевых частях, граничащих с пленкой или с субстратом, нити располагаются, веерообразно прикрепляясь к последним. (рис 1) **Условия образования.** Тяжи образуются

при изменении (или поддержании) пленкой своего положения в пространстве, а также при ликвидации сообществом механических повреждений, однако в этом случае строение тяжа несколько отличается от описанного выше – в нем отсутствуют концевые части и нити расположены более рыхло. **Способ образования.** На поверхности субстрата первой стадией формирования тяжа является образование полосы из большого количества субпараллельно расположенных нитей,двигающихся в одном направлении. Затем удлинение полосы прекращается и нити собираются в компактное удлиненное тело тяжа. Находящиеся на дальнем конце нити формируют его веерообразный конец, которым тяж прикрепляется к субстрату. При формировании тяжа в объеме жидкости несколько нитей движутся по боковым поверхностям друг друга, образуя структуру, расположенную перпендикулярно к краю пленки, по мере их движения вперед в процесс включаются другие нити пленки и так происходит до тех пор, пока тяж не достигнет субстрата или другого фрагмента пленки. **Функции.** Поддержание или изменение пространственного положения сообщества. В комплексе с многолучевыми агрегатами – освоение новых участков пространства на поверхности субстрата или в объеме жидкости. При перемещениях пленки или ее фрагментов способны к сокращению (до 5 раз).

**Кольца. Общий вид.** Кольца, как правило, макроскопические структуры и хорошо заметны в пленке. Они имеют достаточно четко выраженную форму, хотя границы редко бывают представлены одним контуром. Размеры колец составляют от 0,2 мм до 3 мм. **Строение.** Кольца сложены скоплениями нитей, соприкасающихся боковыми сторонами. Замкнутый контур кольца образуется не одной длинной нитью, а множеством нитей различной длины. **Условия образования.** На крупнозернистом песке. **Способ образования.** Начальные стадии наблюдать не удалось. В кожистой структуре пленки возникает кольцеобразная структура с неясными контурами. Затем контур кольца становится более четким. **Функции.** Неясны. Подобные структуры (описанные в скоплениях нитей *Anabaena cylindrica* Lemm. (Кондратьева, 1995, с. 163) являются местом прорастания акинет.

**Капиллярные структуры. Общий вид.** Капиллярные структуры, как правило, имеют петлеобразную форму и располагаются на вертикальных поверхностях. Они достаточно четко оформлены и визуалью хорошо различимы. Размеры отдельных структур достигают 5 мм. Их скопления покрывают достаточно большие участки поверхности выше уровня жидкости. **Строение.** Характерно наличие участков из тесно сближенных нитей, чередующихся с участками, свободными от них. **Условия образования.** При распространении сообщества по поверхностям, расположенным выше уровня жидкости. В случае, если поверхность сухая, образуются открытые, петлеобразные структуры, если влажная – замкнутые, кольцевидные. **Способ образования.** Наблюдать не удалось. **Функции.** Подъем и удержание жидкости за счет действия капиллярных сил. В качестве капилляров используется микроскопическое пространство между нитями.

Таким образом, экспериментальным путем у сообщества (пленки) обнаружена способность к дифференциации – расчленению системы, первоначально однородной, на разнокачественные ча-

сти (здесь: структуры), что способствует расширению и интенсификации функций системы и делает ее существование в целом более эффективным. Наличие способности к дифференциации указывает на организменный уровень целостности сообщества. Одним из проявлений способности к дифференциации в иных условиях – в условиях выпадения осадка – является образование строматолита, который рассматривается как минерализованная структура, также возникающая в результате морфогенеза.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### Глава 5. Интерпретация природы морфогенеза строматолитов (с привлечением результатов экспериментов)

#### 5.1 Статус сообщества нитчатых цианобактерий: проблема целостности

В литературе для обозначения строматолитообразующих сообществ применялись различные термины – колония, ценоз, сообщество, симбиоз, организм, особь. Наиболее принципиальные различия существуют между понятиями организм, колония и биоценоз. Для определения статуса строматолитообразователя необходимо охарактеризовать отношения нитей в пленке. Отношения могут быть охарактеризованы: 1) происхождением элементов, 2) реакцией элементов друг на друга и на систему в целом и 3) трофическими взаимоотношениями.

В работе обсуждаемые термины принимаются в следующем значении.

Организмы являются категорией наиболее целостных объектов. Различия между свойствами частей организма обусловлены потребностями поддержания жизнедеятельности системы как целого, потому, что в разных частях системы ее потребности выражены по-разному. Наиболее отвечает понятию "организм" определение Г.Г. Левина: "Термином "индивид" в биологии обычно обозначают особь, организм, одноклеточное существо, характерной чертой которого является определенная обособленность, физическая (телесная) непрерывность, морфофизиологическая целостность и обусловленная ею неделимость (как целого). Целостность эта проявляется, в частности, в дифференциации индивида на части разного строения и функций, в их централизации и интеграции, в соподчинении частей и подчиненности их единому целому" (Левин, 1961, с 259).

Термин "колония" использовался для обозначения поселений птиц, ластоногих и др., в которых минимально выражено подчинение слагающих колонию элементов интересам целого и одновременно для кораллов, мшанок и др. Н. Н. Марфениным (1993) показано, что последние, однако, представляют собой не агрегации особей, а своеобразные организмы с признаками морфологической и физиологической целостности. Исходя из этого, колония – компактное поселение организмов, которое возникает как независимая реализация потребностей отдельных элементов. Здесь деятельность элементов не направлена на поддержание других элементов и системы как целого и поэтому отсутствуют дифференцированные части.

Результаты проведенных экспериментов и анализ литературных данных позволяют более точно определить характер отношений между нитями в пленке.

Как в природных условиях, так и в культуре, цианобактерии не существуют в виде моновидовых поселений. Культура, использованная в экспериментах, содержала два вида нитчатых цианобактерий, а также в качестве населения – инфузорий, клещей, различных бактерий. В систематическом и трофическом отношении данная биологическая система может быть названа биоценозом. Однако морфогенез пленки связан с жизнедеятельностью только доминирующего вида *Oscillatoria terebriformis*. Другой вид, минорный компонент *Phormidium angustissimum*, морфогенетической активности в данном сообществе не проявляет, значительно уступая по размерам и биомассе осциллятории. Эукариотное население пленки (инфузории, клещи) препятствовало (в силу своей двигательной активности) упорядоченному перемещению нитей цианобактерий, обеспечивающему морфогенетические реакции. Таким образом, в отношении морфогенеза пленка выступает как моновидовое образование.

В сообществе элементы (нити): 1) обладают общей наследственностью, поскольку у них отсутствует половой процесс; 2) активно поддерживают целостность системы (пленки), как при нарушении ее механической непрерывности, так и путем выделения дифференцированных участков; 3) между нитями отсутствуют конкурентные отношения, в частности, за свет. Следовательно, пленка, исходя из отношений между ее элементами – нитями, может быть отнесена к категории объектов организменного уровня целостности.

Однако необходимо отметить, что цианобактериальная пленка, в предлагаемой, организменной, трактовке, от других организмов отличается рядом особенностей – дифференцировки являются обратимыми; отсутствуют постоянные границы и размеры; образование структур в пленке в большинстве случаев взаимно не обусловлено в пространстве и времени, то есть не наблюдается корреляция между возникновением большинства структур; отсутствует развитая внутренняя среда.

Тем не менее, корреляция прослеживается в образовании отдельных частей структур, выделяемых в пленке. Наблюдается она также в закладке комплексов структур, например, тяжи – оболочки газовых пузырей, тяжи – многолучевые агрегаты. Отмечена корреляция также между стадиями образования кожистой структуры самой пленки.

О начале процесса формирования внутренней среды может свидетельствовать перераспределение растворённого кислорода при образовании крупных пузырей в пленке. В большей степени наличие корреляций и внутренней среды проявляется сообществом при образовании строматолита. Это выражается во взаимозависимости черт строения построек, устойчивой форме и размерах построек (что указывает на границы самого организма-строматолитообразователя) и присутствии ферментативного механизма перераспределения карбоната кальция при формировании постройки, в частности, при активном ветвлении, и сложных типов микроструктуры.

Это дает основание считать, что цианобактериальное сообщество как структура организменного уровня находится на эволюционных стадиях формирования процессов морфогенеза, предшествующих возникновению необратимых эквивинальных дифференцировок, устойчивых корреляций и развитой внутренней среды.

Строматолит, таким образом, предлагается рассматривать в качестве дифференцированного образования, возникающего как частный случай дифференцировки сообщества цианобактерий в присутствии выпадающего карбонатного осадка (см. гл. 5.2).

### 5.2. Приспособительное значение морфологических признаков на примере архейских, нижнепротерозойских и рифейских строматолитов

Эволюция строматолитов как направленное изменение целостных образований может считаться наблюдаемым, эмпирически установленным фактом (Крылов 1963, 1975; Королюк, 1960; Комар, 1966). Это изменение, по-видимому, должно было иметь постоянно действующие внутренние причины, поскольку существенно (по крайней мере, в течение рифея) не менялись темпы осадконакопления и состав пород (Раабен, 1966). Более того, перестройки палеогеографической обстановки, в частности, образование обширных пенепленизированных пространств, создавали предпосылки для увеличения «биомассы» и разнообразия строматолитов, однако этого не происходило (Раабен, Семихатов, 1996).

Установление организменного уровня целостности строматолитообразователя дает возможность рассмотреть приспособительный характер эволюционных изменений строматолитов. Основными тенденциями развития строматолитообразователя как бентосного макроскопического фотосинтетика в условиях интенсивного осадконакопления могут быть – уход из зоны взмучивания осадка, удаление осадка с поверхности, сохранение относительной поверхности фотосинтеза, поддержание оптимальной формы. В случае образования строматолита, жизненные потребности строматолитообразователя будут проявляться в общем увеличении прижизненной высоты постройки, то есть высоты слоя, увеличении крутизны арки, возникновении ветвления, в том числе активного, упрочении постройки, определяемой, в частности, расположением агрегатов карбонатных зерен в слое.

Тенденция направленного изменения морфологических черт строматолитов может быть прослежена, начиная с палеоархейских находок (3,5 млрд. лет). Она выражается в преобразовании построек пластового морфотипа в столбчатые через широко распространенные в архее псевдо-столбчатые постройки. Этот переход начинается с образования положительных форм рельефа, позволяющих разгружать осадок в промежутках между ними. Впоследствии чередование положительных и отрицательных структур приобретает унаследованный характер с дальнейшей редукцией пониженных участков пленки и закрепляется в эволюции как основная линия морфогенетических преобразований.

Общей тенденцией эволюционного преобразования построек на протяжении рифея явилось увеличение высоты слоя, что позволяло строматолитообразователям как бентосным сообществам выходить из зоны придонного волнения и взмучивания. Следствием этого явилось появление облекания боковой поверхности столбика и образование «стенки». Облекание само по себе является важным морфогенетическим приобретением, поскольку резко упрочняет постройку и дает возможность образования сложных ветвящихся форм. Увеличение высоты слоя являлось, по-видимому, следствием увеличения скорости фотосинтеза. Данные по эволюции рифейских строматолитов, а именно появление козырьков и карнизов у столбчатых построек, позволяют предположить возникновение в результате увеличения скорости фотосинтеза дополнительного ресурса, который используется строматолитообразователем в дальнейших морфогенетических построениях. Однако в морфогенез он вовлекается через некоторое время (рис.2). На ископаемом материале (Комар, 1964, 1966) можно наблюдать становление данной морфогенетической реакции. Вероятно, наиболее простым типом столбчатого строматолита является постройка с практически плоской или слабо выпуклой аркой и без облекания. Прижизненно такой строматолит возвышался над осадком не более, чем на высоту одного слоя (Серебряков, 1975), то есть около 5 мм, например, нижнерифейские постройки *Kussiella kussiensis*. В этом случае продукции карбоната было достаточно для обеспечения лишь небольшого возвышения постройки над поверхностью осадка, и скорость роста строматолита не превышала скорости осадконакопления. В верхних горизонтах нижнего рифея появляются строматолиты типа *Baicalia*, а в среднем и верхнем рифее – *Tungussia*. Они проявляют принципиальное сходство с куссиеллами, поскольку имеют достаточно низкие арки, но отличаются тем, что отдельные слои в постройке выходят за пределы боковой поверхности столбиков. Это свидетельствует о повышении удельной продукции фотосинтеза и скорости роста самих строматолитообразователей, которые в отдельные благоприятные периоды, например, связанные с локальным уменьшением скорости осадконакопления, захватывали близлежащие поверхности осадка.

Такое изменение формы боковой поверхности столбика не было связано с изменением формы слоев, то есть происходило фактически без морфологического усложнения всей постройки, хотя строматолитообразователю удавалось на некоторое время увеличить площадь поверхности обитания. Это приводило к образованию столбика, из которого в разные стороны выступали редкие карнизы. Одновременно у этих же форм отмечается появление облекания, то есть охватывания вышележащими слоями нижележащих. В этом случае происходит принципиальное изменение формы слоя, при котором «дополнительный» карбонат расходуется на увеличение вертикальной, а не горизонтальной поверхности, то есть увеличению высоты слоя, что приводит к подъему постройки над осадком, росту строматолита со скоростями, более высокими, чем темпы карбонатоосаждения и обеспечивает постройку достаточной внутренней прочностью. Все перечисленные морфологические преобразования на базе облекания позволяют образовывать высокие, сложно

разветвленные постройки, что и наблюдается в верхнем рифее (например, появление построек группы *Gymnosolen*).

Процесс преобразования формы слоя показывает, как в рамках предыдущих, более простых морфотипов появляется дополнительный ресурс, который вызывает последующее морфологическое усложнение построек, повышающее степень независимости строматолитообразователя от неблагоприятных факторов среды.

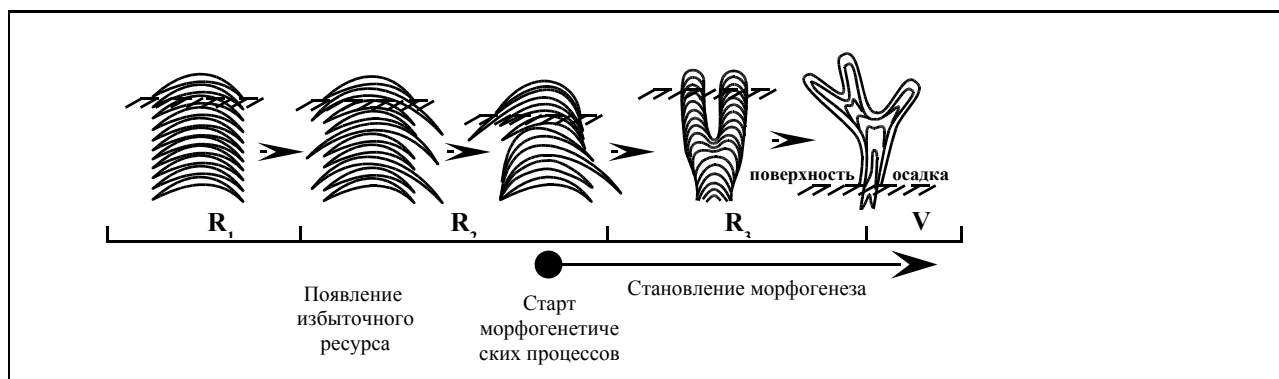


Рис. 2. Морфогенетические преобразования рифейских столбчатых строматолитов

Можно предположить, что наблюдаемое эволюционное изменение вызвано усилением метаболизма строматолитообразователей, позволившим им наращивать постройку со скоростью, значительно превышающей скорость абиогенного осаждения карбоната. Это, вероятно, сопровождалось возрастанием организации внутренней среды сообщества, позволяющей перераспределять карбонат. Данное предположение может быть проиллюстрировано усложнением микроструктур строматолитов на протяжении рифея. Наиболее древние и примитивные типы микроструктур (нижнерифейские ленточные), представляют собой непрерывные слои выпавшего осадка. Верхнерифейские сгустковые и шестоватые микроструктуры, образуются, по-видимому, в результате перемещения частиц осадка нитями цианобактерий, так как осадок не может выпадать в виде слоя, состоящего из равномерно расположенных сгустков и незаполненных осадком промежутков между ними. Экспериментально перераспределение минеральных компонентов обнаружено не было, однако удалось установить перераспределение внутри цианобактериальных пленок газообразных продуктов жизнедеятельности (см. 4.3 и 4.4).

Сопоставление изменения внешних условий и закономерностей эволюции строматолитов показывает, что усложнение формы построек не может определяться колебаниями факторов внешней среды. Наблюдаемая целостность этого эволюционного процесса свидетельствует о структурной и функциональной преемственности признаков, имеющей биологический контроль. Факторы внешней среды, безусловно, оказывают влияние на этот процесс, но не непосредственно определяют форму постройки, а через целостную реакцию организма, проявляемую на всех иерархических уровнях его организации.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На основании экспериментов впервые зафиксированы и описаны явления морфогенеза в сообществе нитчатых цианобактерий. Структуры, образуемые сообществом, трактуются как результат дифференцировки.
2. В связи с обнаружением явления дифференцировки сообщество предложено рассматривать как структуру организменного уровня целостности.
3. Образование строматолита рассматривается также как результат дифференцировки сообщества в условиях поступления осадка. Показано приспособительное значение морфологических черт строматолитов.
4. Сопоставление изменений черт строения строматолитов во времени с морфогенетическими возможностями цианобактериальных сообществ указывает на сходную с организменной степень биологического контроля над формой строматолитовой постройки.
5. Обнаружение строматолитов в породах архейского возраста может указывать на существование к рубежу 3,5 млрд. лет сообществ цианобактерий как макроскопических организмов, находящихся на начальных стадиях становления, но уже обладающих способностью к достаточно развитым морфогенетическим реакциям и механизмами контроля внутренней среды и поддержания целостности. Их становление происходило в окислительных условиях, создаваемых и поддерживаемых в пределах сообщества жизнедеятельностью цианобактерий.

#### СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Герасименко Л.М., Орлеанский В.К., Пауль Р.К., Сумина Е.Л. Живые биомодели некоторых фосфатных образований. // Проблемы фосфатного сырья России. М., 1998, с.55-57.
2. Орлеанский В.К., Сумина Е.Л. Биология осцилляториевых водорослей (цианобактерий) и строматолитообразование. // Мат. науч. конф. "Проблемы экологии и физиологии микроорганизмов". М., Диалог-МГУ, 2000, с. 86.
3. Орлеанский В.К., Герасименко Л.М., Сумина Е.Л. Лабораторные циано-бактериальные маты и минеральные прослои. // Мат. науч. конф. "Водные экосистемы и организмы-2". М., МАКС Пресс, 2000, с. 56.
4. Орлеанский В.К., Пауль Р.К., Сумина Е.Л., Герасименко Л.М. Водорослевые биомодели – аналоги фосфатных образований. // Альгология, 2000, Т. 10, №3, с. 324-329.
5. Сумина Е.Л. Явление неустойчивой дифференцировки сообщества сине-зеленых водорослей. // Мат. науч. конф. "Водные экосистемы и организмы-3". М., МАКС Пресс, 2001, с. 104.
6. Герасименко Л.М., Орлеанский В.К., Пауль Р.К., Сумина Е.Л. Опыт моделирования фосфатных образований на примере фосфоритов Малого Каратау (Казахстан). // Сб. "Экосистемные перестройки и эволюция биосферы", ПИН РАН, 2001, вып. 4, с. 171-173.
7. Сумина Е.Л. Органический слой в биомоделях строматолитов. // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. геол., 2001, т. 76, вып. 1, с. 71.

8. Sumina E.L. The unstable differentiation phenomenon of a community of blue-green algae. // Abstracts of 7-th International Phycological Congress, Thessaloniki (Greece). Phycologia, 2001, vol. 40, No.4, p. 107.
9. Сумина Е.Л. Методические аспекты интерпретации морфологических структур строматолитов. // Мат. палеоботан. конф. памяти В.А. Вахрамеева, М., ГИН РАН, ГЕОС, 2002, с. 129-131.
10. Сумина Е.Л. Лабораторные наблюдения над культурой цианобактерий и проблема морфогенеза строматолитов. // Тезисы конф. "Бактериальная палеонтология. Инструменты, методы и задачи астробиологии", ПИН РАН, 2002, с. 75.
11. Sumina E.L. Laboratory observation on culture of cyanobacteria and problem of stromatolites morphogenesis. // Proceedings of SPIE, Bellingham (USA), 2002, vol. 4939, p. 101-102.
12. Сумина Е.Л. К вопросу об уровне организации строматолитообразующих циано-бактериальных сообществ. // Биосферные процессы: палеонтология и стратиграфия. Тез. докл. 50-й сессии ВПО, Санкт-Петербург, 2004, с. 125-127.
13. Сумина Е.Л. Морфология строматолитов – результат морфогенеза многоклеточных прокариот. // Тез конф. "Ломоносовские чтения". Геолог. ф-т МГУ, 2004, интернет – ресурсы: [www.geol.msu.ru](http://www.geol.msu.ru).
14. Сумина Е.Л. О формировании уровней организации клеточных организмов (на примере цианобионтов). // Сб. Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М., Товарищество научных изданий КМК, 2005, с. 95-102.
15. Сумина Е.Л. К вопросу о природе строматолитов // Палеобиология и детальная стратиграфия фанерозоя. К 100-летию со дня рождения академика В.В. Меннера. М.: Российская академия естественных наук, 2005, с. 20-26.
16. Sumina E.L. Adaptive ability nature of stromatolite structure variations. // Abstracts of The Second International Palaeontological Congress, Beijing (China). 2006, p.57.
17. Сумина Е.Л. Поведение нитчатых цианобактерий в лабораторной культуре. // Микробиология. 2006, том 75, № 4, с.532-537.