



ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ
ΤΟΜΕΑΣ ΤΕΚΤΟΝΙΚΗΣ, ΙΣΤΟΡΙΚΗΣ
ΚΑΙ ΕΦΑΡΜΟΣΜΕΝΗΣ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑΣ



ΣΤΕΦΑΝΙΔΟΥ Ι. ΠΑΝΑΓΙΩΤΑ
ΓΕΩ-ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΣΤΡΩΜΑΤΟΛΙΘΩΝ
ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ



ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗ

2024





ΣΤΕΦΑΝΙΔΟΥ Ι. ΠΑΝΑΓΙΩΤΑ
Φοιτήτρια Τμήματος Γεωλογίας, ΑΕΜ: 6185

ΓΕΩ-ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΣΤΡΩΜΑΤΟΛΙΘΩΝ

Υποβλήθηκε στο Τμήμα Γεωλογίας, Τομέα Τεκτονικής, Ιστορικής και Εφαρμοσμένης
Γεωλογίας, Εργαστήριο Γεωλογίας και Παλαιοντολογίας

Επιβλέπων

Κωστόπουλος Δημήτριος



© Παναγιώτα Ι. Στεφανίδου, Τμήμα Γεωλογίας Α.Π.Θ., Τομέα Τεκτονικής, Ιστορικής και Εφαρμοσμένης Γεωλογίας, 2024

Το έργο παρέχεται υπό τους όρους Creative Commons CC BY-NC-SA 4.0

ΓΕΩ-ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΣΤΡΩΜΑΤΟΛΙΘΩΝ – *Διπλωματική Εργασία*

© Panagiota I. Stefanidou, School of Geology, Dept. of Structural, Historical and Applied Geology, 2024

The work is provided under the terms of Creative Commons CC BY-NC-SA 4.0

Geo-biology of Stromatolites – *Bachelor Thesis*

Απαγορεύεται η αντιγραφή, αποθήκευση και διανομή της παρούσας εργασίας, εξ ολοκλήρου ή τμήματος αυτής, για εμπορικό σκοπό. Επιτρέπεται η ανατύπωση, αποθήκευση και διανομή για σκοπό μη κερδοσκοπικό, εκπαιδευτικής ή ερευνητικής φύσης, υπό την προϋπόθεση να αναφέρεται η πηγή προέλευσης και να διατηρείται το παρόν μήνυμα. Ερωτήματα που αφορούν τη χρήση της εργασίας για κερδοσκοπικό σκοπό πρέπει να απευθύνονται προς το συγγραφέα.

Οι απόψεις και τα συμπεράσματα που περιέχονται σε αυτό το έγγραφο εκφράζουν το συγγραφέα και δεν πρέπει να ερμηνευτεί ότι εκφράζουν τις επίσημες θέσεις του Α.Π.Θ.

Εικόνα Εξωφύλλου: Geography and You, Issue 136 – 137, 2019



ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Χαρακτηρισμένοι ως ‘το προεπιλεγμένο οικοσύστημα της Γης’ οι στρωματόλιθοι θεωρούνται ως η παλαιότερη ένδειξη μακροσκοπικής ζωής. Η αξία τους έγκειται στους μονοκύτταρους οργανισμούς που τους δημιουργούν, κατά κανόνα κυανοβακτήρια, ικανά να φωτοσυνθέσουν, παράγοντας την γεωιστορικά πρώτη, και σημαντικότερη συγκέντρωση οξυγόνου στην ατμόσφαιρα και στους ωκεανούς. Αποτελούν κομμάτι του συστήματος που ώθησε στην δημιουργία και εξέλιξη των πολυκύτταρων ευκαρυωτικών οργανισμών. Η παρακάτω βιβλιογραφική διπλωματική εργασία αποτελεί μία σύνοψη των τρόπων δημιουργίας, της χρονικής και γεωγραφικής εξάπλωσης, των αλλαγών που επέφεραν οι στρωματόλιθοι στον πλανήτη, και της σημασίας τους για την γεωλογία.

ABSTRACT

Characterized as ‘Earth’s default ecosystem’ stromatolites are regarded as the oldest macroscopic evidence of life. Their value lies in the single celled organisms that create them, generally cyanobacteria, capable of photosynthesis, producing the geohistorically first, and most significant concentration of oxygen in the atmosphere and oceans. They are part of the system that incited the creation and evolution of multicellular eukaryotic organisms. This bibliographic bachelor’s thesis constitutes an overview of their processes of formation, their extend through time and space, the changes they induced on the planet, and their importance for geology.

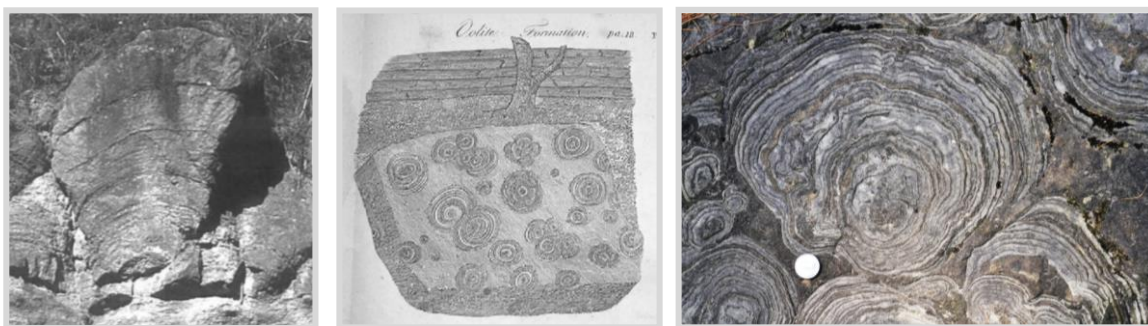


ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	7
1.1 ΙΣΤΟΡΙΚΗ ΑΝΑΔΡΟΜΗ ΚΑΙ ΟΝΟΜΑΣΙΑ.....	7
1.2 ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ.....	8
1.3 ΔΟΜΕΣ ΜΙΚΡΟΒΙΟΛΙΘΩΝ (MICROBIALITES).....	9
1.4 ΔΟΜΕΣ ΣΤΡΩΜΑΤΟΛΙΘΩΝ	11
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2. ΔΗΜΙΟΥΡΓΙΑ	14
2.1 ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΚΥΑΝΟΒΑΚΤΗΡΙΩΝ	14
2.2 ΒΙΟΜΕΜΒΡΑΝΗ.....	15
2.3 ΤΡΟΠΟΙ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ	17
2.3.1 ΠΑΓΙΔΕΥΣΗ ΚΑΙ ΔΕΣΜΕΥΣΗ ΙΖΗΜΑΤΟΓΕΝΩΝ ΚΟΚΚΩΝ	17
2.3.2 ΠΡΟΚΛΗΣΗ ΒΙΟΓΕΝΟΥΣ ΚΑΘΙΖΗΣΗΣ ΑΝΘΡΑΚΙΚΟΥ ΑΣΒΕΣΤΙΟΥ.....	17
2.4 ΣΤΡΩΜΑΤΩΣΗ.....	18
2.5 ΑΠΟΛΙΘΩΣΗ.....	19
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3. ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ.....	22
3.1 ΔΟΜΗ ΚΑΙ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ.....	23
3.2 ΤΟ ΕΛΛΗΝΙΚΟ ΑΡΧΕΙΟ ΑΠΟΛΙΘΩΜΑΤΩΝ	25
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4. ΗΛΙΚΙΑ	26
4.1 ΠΑΡΟΥΣΙΑ ΣΤΟΝ ΓΕΩΛΟΓΙΚΟ ΧΡΟΝΟ	27
4.2 ΠΑΛΑΙΟΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ ΚΑΙ ΒΙΟΣΤΡΩΜΑΤΟΓΡΑΦΙΑ.....	28
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5. ΕΠΙΠΤΩΣΕΙΣ.....	31
5.1 ΤΟ ΓΕΓΟΝΟΣ ΤΗΣ ΜΕΓΑΛΗΣ ΘΞΥΓΟΝΩΣΗΣ.....	31
5.2 ΤΑΙΝΙΩΤΟΙ ΣΙΔΗΡΟΥΧΟΙ ΣΧΗΜΑΤΙΣΜΟΙ.....	33
5.3 ΠΑΓΕΤΩΔΕΙΣ ΠΕΡΙΟΔΟΙ ΤΟΥ ΠΑΛΑΙΟΠΡΟΤΕΡΟΖΩΙΚΟΥ	34
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6. ΕΧΘΡΟΙ.....	36
6.1 ΜΕΤΑΖΩΑ	36
6.2 ΠΑΡΟΧΗ ΑΝΘΡΑΚΙΚΟΥ ΑΣΒΕΣΤΙΟΥ	37
6.3 ΑΛΓΗ- ΦΥΚΗ.....	37
6.4 ΟΛΟΚΑΙΝΟ- ΑΝΘΡΩΠΙΝΗ ΕΠΙΔΡΑΣΗ.....	38
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7. ΣΤΡΩΜΑΤΟΛΙΘΟΙ ΤΟΥ ΑΡΗ	39
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 8. ΣΥΝΟΨΗ- ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....	41
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	42

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1 ΙΣΤΟΡΙΚΗ ΑΝΑΔΡΟΜΗ ΚΑΙ ΟΝΟΜΑΣΙΑ

Η πρώτη περιγραφή ενός στρωματολίθου έγινε το 1825 από τον Αμερικάνο John Steele στην Κάμβριας ηλικίας ασβεστολιθική ενότητα Hoyt του Saratoga Springs της Νέας Υόρκης (Σχ.1). Έπειτα από 58 έτη, το 1883, ο επίσης Αμερικάνος James Hall, βασισμένος στη μελέτη της Winifred Goldring, επιβεβαίωσε τη βιογενή προέλευση αυτής της δομής, και της απέδωσε το δώνυμο '*Cryptozoon proliferum*' (prolific hidden life - πληθωρική/ παραγωγική κρυφή ζωή). Η δημιουργία όμως του ονόματος 'στρωματόλιθος', από τις ελληνικές λέξεις 'στρῶμα' και 'λίθος', αποδίδεται στον Πρώσο πετρογράφο Ernst Louis Kalkowsky (1851-1938) το 1908 με τη μελέτη του «Oolith und Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein» σε λιμναίους στρωματόλιθους Κάτω Τριαδικού (242-251.9 εκ. χρόνια πριν), που περιέχονται μέσα σε ψαμμίτες της λιθοστρωματογραφικής ενότητας Buntsandstein της Βόρειας Γερμανίας (Σχ.1). Εκεί περιέγραψε για πρώτη φορά αυτές τις στρωτές ιζηματογενείς δομές και υποστήριξε τη βιογενή (φυτική) προέλευσή τους (Reitner et al., 2008). Η λέξη στρωματόλιθος, αν και όχι η μοναδική που χρησιμοποιήθηκε έως τότε, υπερίσχυσε τελικά στη βιβλιογραφία έναντι άλλων, όπως τα *Wedia*, *Collenia*, *Cryptozoon*, *Archeozoon*, *Gymnosolem* κ.α. (Monty, 1977).



Σχήμα 1. (Από αριστερά προς τα δεξιά) Λιμναίος στρωματόλιθος μήκους 1.15 μέτρων από την ενότητα Buntsandstein (Riding, 1999), στρωματόλιθοι του Saratoga Springs (Riding et al., 2011), στρωματόλιθοι της ενότητας Hoyt. Διάμετρος νομίσματος 24mm (Lee, 2021).

1.2 ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ

Ο πιο συχνός ορισμός ενός στρωματολίθου που απαντάται στη βιβλιογραφία είναι ο εξής: «Οι στρωματολίθοι είναι βιογενείς ιζηματογενείς δομές δημιουργημένες από την παγίδευση και δέσμευση ιζηματογενών κόκκων ή/και τη βιογενή καθίζηση ορυκτών από φωτοτροφικά μικρόβια, κατά κύριο λόγο κυανοβακτήρια» (Awramik and Sprinkle, 1999). Ο όρος χρησιμοποιείται γενικευμένα για να περιγράψει μία ιζηματογενή δομή με στρώσεις, βιογενώς δημιουργημένη, παρομοίως όπως χρησιμοποιούνται οι όροι τεμπεστίτης, τουρβιδίτης, εβαπορίτης, ραδιολαρίτης κ.α για να περιγράψουν την προέλευση ή τον τρόπο δημιουργίας ενός πετρώματος (Awramik and Grey, 2005; Lee, 2021).

Όπως και σε πολλές άλλες πτυχές της στρωματολιθικής δομής, δεν υπάρχει απόλυτη συμφωνία όσον αφορά τον ορισμό τους. Οι αμφισβητήσεις προέρχονται λόγω των σύνθετων και πολυάριθμων σχημάτων τους, της μορφολογίας των στρωμάτων, της βιογενούς προέλευσης αλλά και της συχνής απουσίας μικροαπολιθωμάτων κ.α. (Riding, 1999). Προβλήματα προκύπτουν επίσης ως προς τον χαρακτηρισμό τους ως απολιθώματα οργανικής υπόστασης ή ιζηματογενή πετρώματα (Awramik and Grey, 2005; Lee, 2021). Κατά κάποιους νοούνται ως ιχνοαπολιθώματα (Shapiro, 2007), ακόμη και αν δημιουργούνται από παραπάνω εκ του ενός οργανισμού. Κατά συνέπεια, διαφωνίες υπάρχουν και όσον αφορά τον γεωλογικό χαρακτηρισμό τους. Προτείνεται διαφορετική ονομασία ανάλογα με το αν εξετάζεται υπό γεωλογική σκοπιά ως σχηματισμός βιογενούς ιζηματογένεσης, μέλος μίας στρωματογραφικής ακολουθίας, ή εάν εξετάζεται παλαιοντολογικά ως απολίθωμα (Hofmann, 1973).

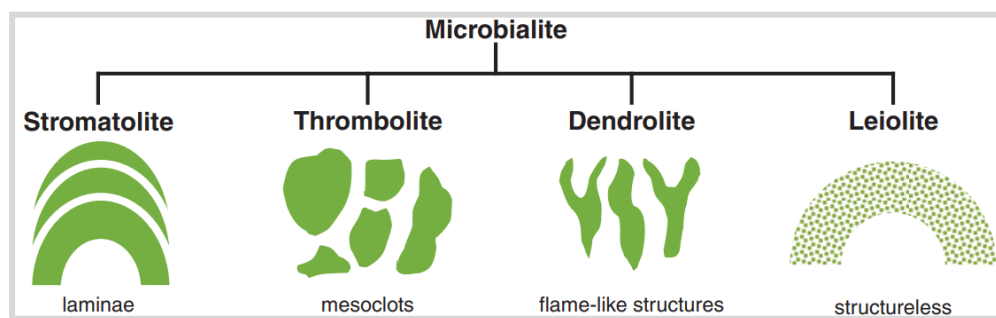
Όσον αφορά την ονομασία, η χρήση περιγραφικών όρων που αφορούν το εξωτερικό σχήμα και την εσωτερική δομή αποδεικνύεται δύσκολη, καθώς διαφορετικές δομές καταλήγουν στην ίδια ονομασία (Grey and Awramik, 2020). Η χρήση διωνυμικού συστήματος θα έβρισκε καλή εφαρμογή και θα επιτάχυνε δραματικά την επιστημονική έρευνα, αποδεικνύεται όμως μη αποδοτική, εάν και χρησιμοποιείται σποραδικά, λόγω δυσκολίας στην ένταξη σε κάποιο Διεθνή Κώδικα και επομένως δεν υπάρχει παγκόσμια κοινή ονοματολογία (Grey and Awramik, 2020).

Όλα αυτά τα θέματα προκύπτουν από την απουσία σαφών προσδιορισμών και την πολυπλοκότητα και διαφοροποίηση των δομών από τον Αρχαιοζωικό μεγαιώνα μέχρι και σήμερα.

1.3 ΔΟΜΕΣ ΜΙΚΡΟΒΙΟΛΙΘΩΝ (MICROBIALITES)

Ως μικροβιόλιθος νοείται 'μία βιογενούς προέλευσης ιζηματογενής δομή η οποία δημιουργήθηκε λόγω της δράσης βενθικών μικροοργανισμών που παγιδεύουν και δεσμεύουν ίζημα ή/ και αποτελούν το επίκεντρο καθίζησης ορυκτών' (Burne and Moore, 1987). Οι στρωματόλιθοι αποτελούν υποκατηγορία αυτών, εκείνη όπου η εν λόγω ιζηματογενής δομή έχει ξεκάθαρες στρώσεις/στρώματα (laminae) (Grey and Awramik, 2020). Οι μικροβιόλιθοι κατηγοριοποιούνται σε (Grey and Awramik, 2020) (Σχ.2):

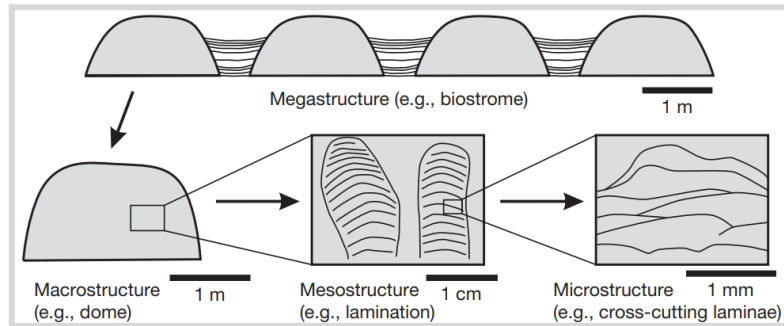
- i. Στρωματόλιθους: δομές με ευδιάκριτη στρώση
- ii. Θρομβόλιθους: απουσιάζει η στρώση και η εσωτερική δομή χαρακτηρίζεται από ακανόνιστους θρόμβους
- iii. Δενδρόλιθους: εξωτερική δομή που παρομοιάζεται ως φλόγα ή δέντρο, ανεξάρτητα της μορφής του εσωτερικού
- iv. Λειόλιθους: απουσία χαρακτηριστικής εξωτερικής δομής, εσωτερική δομή 'αφανιτική'



Σχήμα 2. Μορφές μικροβιολίθων- Στρωματόλιθοι, Θρομβόλιθοι, Δενδρόλιθοι, Λειόλιθοι, από Grey and Planavsky, 2009.

Ως κλίμακα μεγέθους των δομικών χαρακτηριστικών προς περιγραφή των μικροβιολίθων και των στρωματολίθων χρησιμοποιείται ο διαχωρισμός σε μέγα-, μάκρο-, μέσο-, και μικροδομές (Lee, 2021) (Σχ.3). Πιο συγκεκριμένα, στις μεγαδομές περιλαμβάνονται η γεωγραφική τοποθεσία εύρεσης, το περιβάλλον ανάπτυξης, η φύση του υποστρώματος κ.α. Οι μακροδομές περιγράφουν τις διαστάσεις και το σχήμα των μεμονωμένων σωμάτων, καθώς και τον χώρο που μεσολαβεί ανάμεσα σε δύο γειτονικές δομές (τις διαστάσεις του, και εάν είναι κενός ή πληρωμένος με ίζημα). Μεσοδομές είναι η δομή των στρωμάτων, το πάχος τους, η οριζόντια συνέχεια/ συνοχή τους και οι κυματισμοί/ ρυτιδώσεις (εάν υπάρχουν). Τέλος, οι μικροδομές αφορούν τους κόκκους (μικρίτης, μικροσπαρίτης κ.λπ.), ύπαρξη απολιθωμάτων, ταξινόμηση των κόκκων, υλικό πλήρωσης, διαγένεση κ.α. (Altermann, 2007; Grey and Awramik, 2020).

Σχήμα 3. Σχηματική απεικόνιση των κλιμάκων μεγεθών προς την περιγραφή μικροβιολιθικών δομών και στρωματολίθων (Lee, 2021).



Ο Walter (1976) έθεσε τις εξής προϋποθέσεις για τη δημιουργία ενός μικροβιολίθου:

- i. Οι συνθήκες περιβάλλοντος πρέπει να επιτρέπουν την ανάπτυξη οργανισμών που δημιουργούν βιομεμβράνη. Ο ρυθμός ανάπτυξής τους πρέπει να είναι γρηγορότερος από το ρυθμό κατανάλωσης των βοσκητών.
- ii. Οι ρυθμοί ιζηματογένεσης δεν πρέπει να είναι πολύ υψηλοί έτσι ώστε να υπάρχει σταθερός σχηματισμός αποικιών στην επιφάνεια της δομής.
- iii. Οι καταστροφικές διεργασίες των οργανισμών που προκαλούν βιοαναμόχλευση, όπως και η μηχανική και χημική αποσάθρωση πρέπει να απουσιάζουν ή τουλάχιστον να μην περιορίζουν την επαύξηση των οργανισμών.

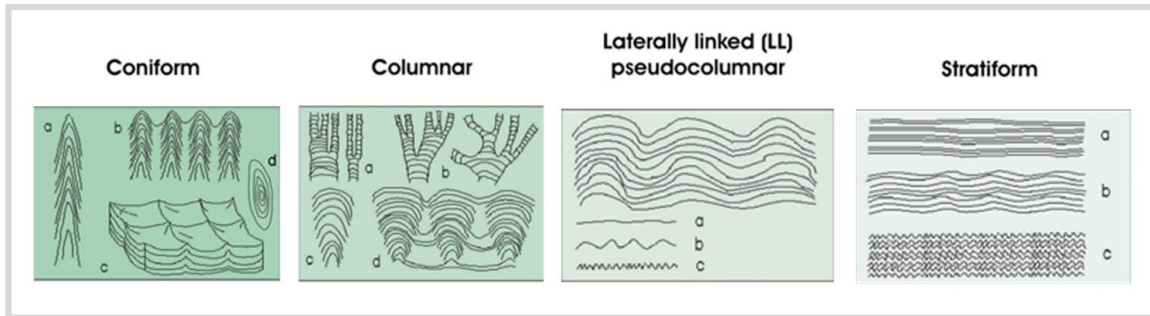
1.4 ΔΟΜΕΣ ΣΤΡΩΜΑΤΟΛΙΘΩΝ

Λόγω της ιδιαίτερης φύσης των στρωματόλιθων η χρήση μορφολογικών, περιγραφικών όρων προτιμάται έναντι της χρήσης διωνυμικού συστήματος με βάση το Διεθνή Κώδικα ονοματολογίας (συντά τον ICBN- International Code of Botanical Nomenclature) που συνεχίζει να υποστηρίζεται από ορισμένους συγγραφείς (Altermann, 2007). Ωστόσο, οι περιγραφικοί αυτοί όροι τείνουν να διαφέρουν, ελάχιστα ή σημαντικά στη βιβλιογραφία (Hofmann, 1973; Allwood et al., 2006; Altermann, 2007; Bosak et al., 2013; Grey and Awramik, 2020; Lee, 2021).

Η παρούσα εργασία υιοθετεί την περιγραφή του Altermann (2007), όπου η μακροδομή ενός στρωματόλιθου, αρτίγονου ή απολιθωμένου, περιγράφεται από 5 βασικές κατηγορίες (Σχ.4):

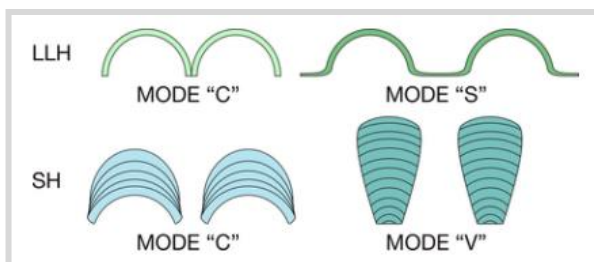
- i. Κωνικές Στήλες (Coniform columns): Μεμονωμένες ή σε αποικία δομές χωρίς διακλαδώσεις όπου το ύψος της κάθε στήλης είναι μεγαλύτερο του πλάτους με βάση κυκλική ή οβάλ που στενεύει κατά ύψος και καταλήγει σε σημειακή σχεδόν κορυφή. Οι εσωτερικές στρώσεις είναι κάθετα στοιβαγμένες και μπορεί να είναι κοινές σε γειτονικές δομές έτσι ώστε να ενώνονται κατά πλάτος.
- ii. Στηλοειδή (Columnar): Μεμονωμένη δομή ή πολλαπλές δομές ενωμένες σε κοινό υπόστρωμα με διάφορα μεγέθη και σχήματα. Με διακλαδώσεις ή χωρίς. Το ύψος είναι μεγαλύτερο του πλάτους με κυρτή προς τα άνω ανάπτυξη ή το ύψος έχει σταθερή διάμετρο. Ημισφαιροειδής εσωτερική στρώση.
- iii. Πλευρικά ενωμένα ημισφαιροειδή (Laterally linked hemispheroids): Ψευδοστηλοειδείς δομές με παράλληλες στο οριζόντιο επίπεδο και κάθετα στοιβαγμένες εσωτερικές στρώσεις. Η διεύθυνση των στρώσεων εναλλάσσεται από κοίλη σε κυρτή (ημιτονοειδής καμπύλη) χωρίς να δημιουργούνται μεμονωμένες στήλες.
- iv. Στρωματοειδή (Stratiform): Οριζόντιες δομές με πολύ χαμηλό ανάγλυφο και παράλληλες οριζόντιες στρώσεις που είναι είτε ευθείες, είτε με κυματισμούς διαφόρων μηκών κύματος.

- ν. Σφαιροειδή (Spheroidal): Ωοειδείς δομές όπου η εκκίνηση είναι σημειακή και αναπτύσσονται με κυκλικά παράλληλα στρώματα προς το εξωτερικό.



Σχήμα 4. Στρωματολιθικές δομές κατά Altermann (2007) (Διαμορφωμένο).

Συχνή εφαρμογή έχει και η γεωμετρική κατηγοριοποίηση αρτίγων παραδειγμάτων σε πλευρικά ενωμένα ημισφαιροειδή (laterally linked hemispheroids- LLH), καθέτως στοιβαγμένα ημισφαιροειδή (vertically stacked hemispheroids- SH) και σφαιροειδείς δομές (spheroidal structures- SS) (Logan et al., 1964; Lee, 2021) (Σχ.5). Προστίθενται συνήθως τα επιθήματα C και S για να περιγράψουν ενωμένα ή απομακρυσμένα ημισφαιροειδή (Closely linked/Space linked) όπου προκύπτουν οι τύποι LLH-C, LLH-S. Σε θολωτούς/ στηλοειδείς στρωματολίθους (SH) προστίθεται τα C και V για να περιγράψουν δομές σταθερής ή μεταβαλλόμενης διατομής κατά την ανάπτυξη (Constant/Variable) και προκύπτουν οι τύποι SH-C και SH-V. Οι σφαιροειδείς δομές SS περιγράφουν συνήθως ωοειδείς στρωματολίθους.



Σχήμα 5. Δομές LLH και SH με τις αντίστοιχες υποκατηγορίες τους (Lee, 2021).

Υπάρχει μεγάλη ποικιλία μεγεθών όσον αφορά τους στρωματολίθους, της τάξεως των δεκάδων μέτρων έως και μόνο αναγνωρίσιμα κάτω από μικροσκόπιο (Grey and Awramik, 2020; Lee, 2021). Κατά τον Αρχαιοζωικό το ύψος τους έφτανε μόλις τα 10 εκατοστά περίπου, ενώ αυξάνεται κατά πολύ στον Προτεροζωικό και μειώνεται πάλι στον Φανεροζωικό (Westall et al., 2009). Η αύξηση αυτή αποδίδεται στην μετάβαση από



αναερόβια βακτήρια σε οξυγονοπαραγωγικά βακτήρια καθώς τα δεύτερα έχουν πιο αποδοτικές μεταβολικές λειτουργίες (βλ. Υποκεφάλαιο 2.1) (Westall et al., 2009).

Διαφορές παρατηρούνται επίσης και στο σχήμα των στρωματόλιθων κατά το γεωλογικό χρόνο. Η διάμετρος της στήλης φαίνεται να αυξάνεται στον Φανεροζωικό σε σχέση με το Προκάμβριο (Bosak et al., 2013). Αρκετοί στρωματόλιθοι του Προτεροζωικού και Αρχαιοζωικού απαντώνται με διακλαδώσεις (δενδροειδείς) ενώ σε σημερινές μορφές είναι εξαιρετικά σπάνιο (Bosak et al., 2013).

Σε μικροκλίμακα, οι κόκκοι ιζήματος που τους απαρτίζουν φαίνεται να αυξάνονται σε διάμετρο. Από μέσο όρο κάτω των 50μm στον Παλαιοζωικό, αποκτούν μεγέθη άνω των 50μm έως και 0.1mm (Awramik, 1992; Bosak et al., 2013).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2. ΔΗΜΙΟΥΡΓΙΑ

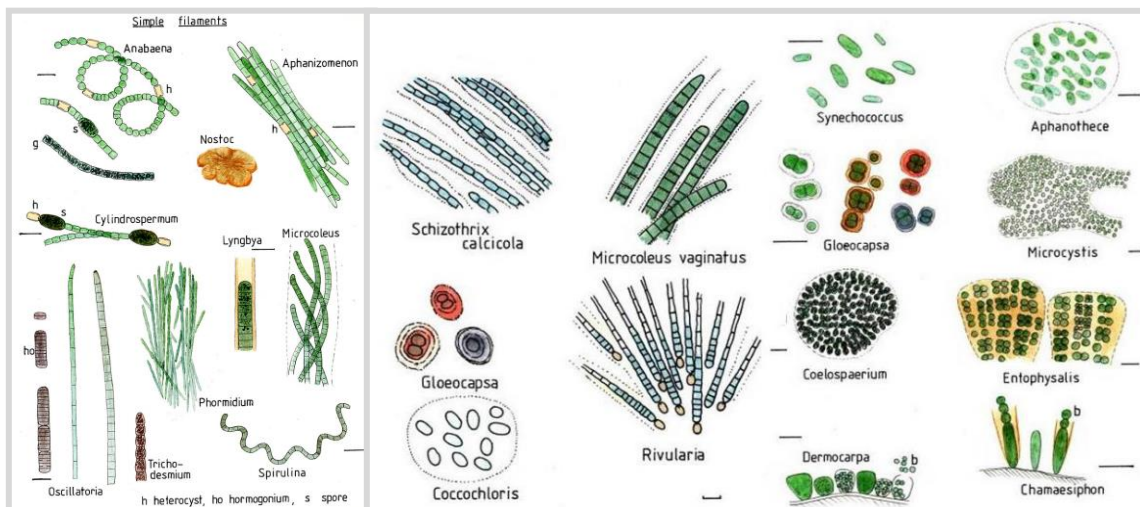
2.1 ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΚΥΑΝΟΒΑΚΤΗΡΙΩΝ

Τα κυανοβακτήρια (Φύλο: Cyanobacteria- Stanier, 1973) ή αλλιώς κυανοφύκη, είναι φωτοσυνθετικοί προκαρυωτικοί οργανισμοί. Είναι οι μοναδικοί που παράγουν οξυγόνο με την ίδια διαδικασία όπως τα ανώτερα φυτά και τα φύκη (Χώτος, 2019). Απαντώνται σε διάφορες μορφές όπως σφαιρικά/κοκκοειδή (spherical) ή νηματοειδή (fillaments), μεταξύ άλλων, και μπορούν να είναι μονοκύτταροι ή πολυκύτταροι, αποικιακοί ή αυτόνομοι (Σχ.6). Δεν κατέχουν μαστίγιο αλλά ορισμένα από αυτά έχουν τη δυνατότητα κίνησης είτε με ολίσθηση είτε με περιστροφή (Cowen, 2013; Χώτος, 2019). Το χρώμα τους αποτελεί προσαρμογή μέσω φυσική επιλογής που προήλθε δευτερευόντως, από την δημιουργία της χρωστικής σκυτονεμίνη (scytonemin) όπου ο πρωταρχικός της ρόλος ήταν η προστασία του κυττάρου από την επιβλαβή για αυτό υπεριώδη ακτινοβολία του Αρχαιοζωικού, υπό απουσία ακόμη στρώματος όζοντος (Awramik et al., 1976).

Ανάλογα με τις συνθήκες του περιβάλλοντος μπορούν να ‘επιλέξουν’ μεταξύ χρήσης των φωτοσυστημάτων I και II (PSI & PSII) ή μόνο ενός εξ’ αυτών (McNamara and Awramik, 1992; Χώτος, 2019). Τα φωτοσυστήματα I και II είναι συμπλέγματα πρωτεϊνών που όταν λειτουργούν ταυτόχρονα έχουν ως αποτέλεσμα οξυγονοπαραγωγική φωτοσύνθεση (κατανάλωση νερού- παραγωγή οξυγόνου), ενώ όταν λειτουργεί μόνο ένα, συνήθως το PSI (Lee et al., 2000), πραγματοποιείται ανοξυγενής φωτοσύνθεση με κατανάλωση υδροθείου, υδρογόνου ή οργανικών ενώσεων (Χώτος, 2019). Τα απολιθώματα προκαρυωτών που έχουν βρεθεί σε στρωματολίθους δείχνουν απόλυτη ομοιότητα με τα σημερινά κυανοβακτήρια και είναι πρόγονοι αυτών, αλλά το γεγονός αυτό δεν εγγυάται πως όλες οι προγονικές αυτές μορφές είχαν εξελίξει την οξυγονοπαραγωγή (McNamara and Awramik, 1992). Για την ακρίβεια, εκτιμάται ότι η οξυγονοπαραγωγική φωτοσύνθεση εξελίχθηκε στην αρχή του Προτεροζωικού (Stal, 2012). Η δημιουργία στρωματολίθων και η δέσμευση άνθρακα δεν είναι αποκλειστική ικανότητα φωτοσυνθετικών μικροοργανισμών (Awramik et al., 1976; Stal, 2012). Στην ανέγερση

της δομής μπορούν να συμμετέχουν διάφοροι προκαρυωτικοί αλλά ακόμη και ευκαρυωτικοί οργανισμοί (Margulis et al., 1986).

Σημαντικό ρόλο διαδραματίζει η θερμοκρασία, καθώς θέτει το ρυθμό των χημικών εξισώσεων μεταβολισμού των βακτηρίων, όπως και συγκεκριμένα ιχνοστοιχεία που λειτουργούν ως καταλύτες αντιδράσεων (Zn, Cd, Co, Mo, Ni, Mn, Cu) (Mukherjee et al., 2023).



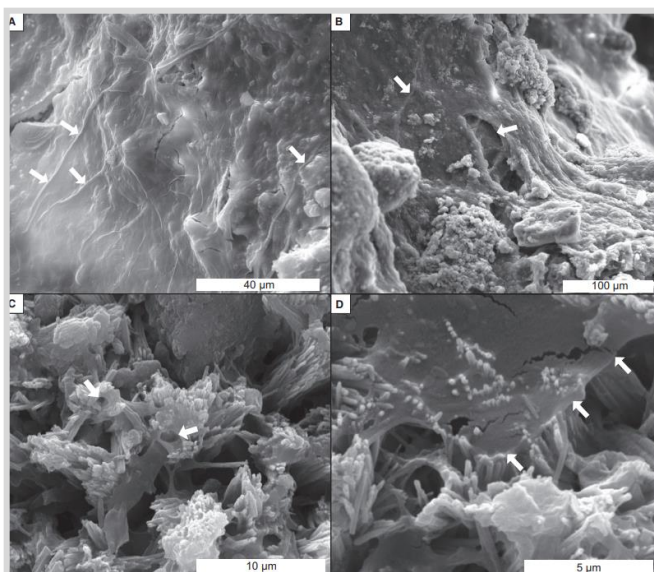
Σχήμα 6. Είδη κυανοβακτηρίων (Pentecost, 2016).

Τα κυανοβακτήρια τείνουν να είναι πιο ανθεκτικά σε ακραίες συνθήκες από άλλα βακτήρια και γι' αυτό μπορούν να αποικίσουν νερά γλυκά, αλμυρά (υφάλμυρα και υπεράλμυρα), θερμές πηγές, ύδατα πολύ υψηλής ή πολύ χαμηλής θερμοκρασίας, μειωμένης παροχής ηλιακού φωτός (δηλαδή όχι απαραίτητως ρηχά ύδατα), διαφόρων ειδών χημισμού νερά ακόμη και να υπομείνουν περιόδους μακράς ξηρασίας (Stal, 2012; Χώτος, 2019). Κάποια διαβιούν ακόμη και σε υγρά χερσαία περιβάλλοντα, όπως στην επιφάνεια πετρωμάτων, στο έδαφος, και συμβιωτικά επάνω σε άλλη βλάστηση (Χώτος, 2019). Μοναδικός περιορισμός αποτελεί η προτίμηση αυτών σε αλκαλικά περιβάλλοντα, με το pH του νερού ή του χόματος να είναι άνω του 5 (Χώτος, 2019).

2.2 BIOMEMBRANE

Η δημιουργία ενός στρωματόλιθου ξεκινάει από μία βιομεμβράνη (biofilm). Η βιομεμβράνη είναι μία κοινότητα που αποτελείται κατά πλειοψηφία, στην εξωτερικότερη επιφάνεια, από κυανοβακτήρια, και δευτερευόντως, στο εσωτερικό, από ανοξικά

φωτοσυνθετικά βακτήρια, αερόβια ετεροτροφικά βακτήρια, θειοαναγωγικά βακτήρια (sulfate reducing bacteria- SRB), θειοξειδωτικά βακτήρια (sulfate oxidizing bacteria- SOB), μεθανογενή αρχαία, άλγη (διάτομα) και άλλους οργανισμούς (Dupraz and Visscher, 2005; Prieto-Barajas et al., 2018). Τα κυανοβακτήρια είναι οι κύριοι οργανισμοί που κινούν τους βιοχημικούς κύκλους που λαμβάνουν χώρα στη βιομεμβράνη (άνθρακα, αζώτου, φωσφόρου, θείου) (Dupraz and Visscher, 2005). Η κοινότητα της βιομεμβράνης αποκτά συνοχή καθώς οι οργανισμοί ενώνονται με βιοσυνθετικά πολυμερή (βιοπολυμερή) όπως πολυσακχαρίτες, πρωτεΐνες, λιπίδια, και εξωκυτταρικό DNA, παραγόμενα από τους ίδιους τους οργανισμούς, κατασκευάζοντας 'βλέννα πολυσακχαρώδους υφής' που ονομάζεται κολεός (ή κάψουλα, ή εξωκυτταρικές πολυμερισμένες ουσίες- extracellular polymeric substances (EPS)) (Dupraz et al., 2009; Flemming et al., 2016; Χώτος, 2019) (Σχ. 7). Αυτή η μεμβράνη των 1-10 mm μπορεί να περιέχει δεκάδες είδη βακτηρίων και άλλων μικροοργανισμών και να αποτελείται από πληθυσμό ατόμων της τάξεως των 3000 εκατομμυρίων ανά τετραγωνικό μέτρο (McNamara and Awramik, 1992; Lee et al., 2000). Η βιομεμβράνη έρχεται σε επαφή απευθείας με το υπόστρωμα, με κάποια κροκάλα ή πέτρωμα, ή με παλιά, λιθοποιημένη, κατεστραμμένη στρωματολιθική δομή και έτσι ξεκινάει η ανάπτυξη (Grey and Awramik, 2020).



Σχήμα 7. Μικρογραφία από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (SEM) στρωματολίθων και θρομβόλιθων. Εμφανίζονται βακτήρια και βελονοειδείς κρύσταλλοι αραγωνίτη καλυμμένοι από μία μεμβράνη EPS (Paul et al., 2021).

2.3 ΤΡΟΠΟΙ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ

Οι τρόποι ανάπτυξης περιγράφηκαν πρώτη φορά από τον Maurice Black, όπου βασίστηκε σε δεδομένα αρτίγονων στρωματολίθων της νήσου Andros στις Μπαχάμες (Black, 1933), και αναπτύχθηκαν έπειτα από τον Brian Logan στο Shark Bay της Δυτικής Αυστραλίας (Logan, 1961).

2.3.1 ΠΑΓΙΔΕΥΣΗ ΚΑΙ ΔΕΣΜΕΥΣΗ ΙΖΗΜΑΤΟΓΕΝΩΝ ΚΟΚΚΩΝ

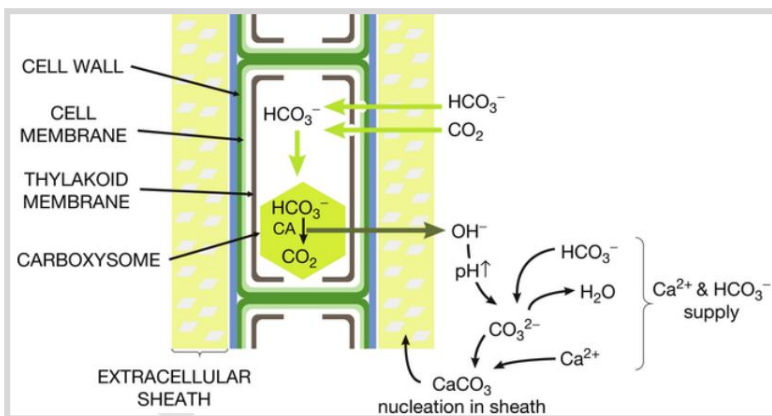
Ένας από τους δύο τρόπους ανάπτυξης ενός στρωματολίθου, είναι η δέσμευση ιζηματογένων κόκκων που βρίσκονται σε αιώρηση στο περιβάλλον του μέσω της δράσης των κυμάτων και των παλιρροιών. Το ίζημα παγιδεύεται στη βιομεμβράνη- κολεό και με την κίνηση των οργανισμών αποθηκεύεται μόνιμα στο εσωτερικό της δομής (Lee, 2021). Η επανάληψη αυτής της διαδικασίας δημιουργεί ευδιάκριτα στρώματα των οποίων οι κόκκοι αντικατοπτρίζουν τη σύσταση του ιζήματος που αποτελεί τον περιβάλλοντα χώρο της εκάστοτε δομής (Altermann, 2007; Lee, 2021).

Το ίζημα μπορεί να είναι λεπτόκοκκο ή χονδρόκοκκο. Οι λεπτόκοκκες στρωματολιθικές μορφές απαντώνται συνήθως πριν το Προκάμβριο ενώ οι χονδρόκοκκες είναι συχνότερες στο Φανεροζωικό, ιδιαίτερα μετά το Μεσοζωικό (Lee, 2021). Μία από τις ερμηνείες αυτού του γεγονότος είναι η πιθανότητα οι στρωματολίθοι να αναπτύσσονταν σε περιβάλλοντα με μειωμένη δράση κυμάτων (λιγότερο τυρβώδους ροής) (Awramik, 1992) ή, διαφορετικά, εικάζεται πως τα διάτομα που εισήλθαν μετέπειτα στη μικροβιακή κοινότητα που απαρτίζει τους στρωματολίθους τους έδωσε την ικανότητα να παγιδεύουν μεγαλύτερης διαμέτρου κόκκους (Awramik and Riding, 1988).

2.3.2 ΠΡΟΚΛΗΣΗ ΒΙΟΓΕΝΟΥΣ ΚΑΘΙΖΗΣΗΣ ΑΝΘΡΑΚΙΚΟΥ ΑΣΒΕΣΤΙΟΥ

Ο δεύτερος τρόπος ανάπτυξης είναι η βιογενής καθίζηση-κρυστάλλωση ανθρακικού ασβεστίου, κατά την οποία τα κυανοβακτήρια, κατά τη διάρκεια της φωτοσύνθεσης, παίρνουν HCO_3^- (όξινο ανθρακικό ιόν) από το περιβάλλον και το χρησιμοποιούν για την κατανάλωση CO_2 (διοξείδιο του άνθρακα). Έτσι, παράγεται OH^- (ανιόν υδροξυλίου) το οποίο ανεβάζει τον δείκτη pH περιφερειακά της δομής, και προκαλεί καθίζηση CaCO_3 (ανθρακικού ασβεστίου) (Riding, 2005; Dupraz, 2009; Lee, 2021) (Σχ.8). Η “παραγωγή” αυτή ανθρακικού ασβεστίου διαφέρει από αυτή των γαστερόποδων, των διθύρων, των ραδιολάρων (ακτινόζωων), των διατόμων και λοιπών παραγωγών κελυφών διότι οι

στρωματόλιθοι είναι δέσμιοι της σύστασης του ωκεάνιου νερού, με την έννοια της αναγκαστικής παροχής ιόντων ασβεστίου. Εάν απουσιάζουν τα παραπάνω ιόντα τότε οι στρωματόλιθοι αυξάνονται αναγκαστικά μόνον με δέσμευση ιζηματογενών κόκκων (Lee, 2021). Η βιογενής καθίζηση ανθρακικού ασβεστίου ήταν ως επι το πλείστον ο τρόπος ανάπτυξης των στρωματολίθων του Προκαμβρίου και ιδιαίτερα του Αρχαιοζωικού (Altermann, 2007).



Σχήμα 8. Διάγραμμα των χημικών αντιδράσεων που παίρνουν μέρος στη βιογενή καθίζηση ανθρακικού ασβεστίου (Lee, 2021)

2.4 ΣΤΡΩΜΑΤΩΣΗ

Υπό σταθερές συνθήκες δεν θα υπήρχε έναυσμα για τη δημιουργία στρωμάτων, και έτσι, η επαναλαμβανόμενη εσωτερική δομή των στρωματολίθων καταγράφει πληροφορίες για αλλαγές στο περιβάλλον που επηρεάζουν είτε τις συνθήκες ιζηματογένεσης είτε τους μικροοργανισμούς που τους απαρτίζουν (Lee et al., 2000). Οι αλλαγές αυτές μπορεί να είναι εποχικές, ημερήσιες, γενικά περιοδικές- όπως οι παλίρροιες, ή να περιγράφουν ιδιαίτερα συμβάντα, όπως καταιγίδες (Lee et al., 2000; Stal, 2012). Για παράδειγμα, κάποια νηματοειδή κυανοβακτήρια αναλαμβάνουν κάθετη θέση κατά τη διάρκεια της ημέρας ως απόκριση στην ηλιακή ενέργεια, και οριζόντια κατά τις βραδινές ώρες. ‘Αλλα, προσανατολίζονται έτσι ώστε η πλευρά τους με το μεγαλύτερο εμβαδό να είναι κάθετη στις ακτίνες του ηλίου κατά τη διάρκεια της ημέρας και έτσι να δέχονται περισσότερο φως (Stal, 2012). Οι κινήσεις αυτές δεν φαίνεται να επηρεάζονται από τους ρυθμούς ιζηματογένεσης (Lee et al., 2000). Σε μία αντίθετη περίπτωση, κυανοβακτήρια με συνήθη προσανατολισμό οριζόντιο, σε συνθήκες υψηλής παροχής ιζήματος μετακινούνται σε κάθετη θέση διαφυγής, και όταν φτάσουν την επιφάνεια επιστρέφουν στο οριζόντιο επίπεδο. Διαφορετικά, μεγάλης διάρκειας παύσεις στην ιζηματογένεση δύναται να αλλάξουν τη βιολογική σύσταση της βιομεμβράνης (Lee et al., 2000). Κάθε



μία από αυτές τις κινήσεις έχει επίδραση στην εμφάνιση (χρώμα, πάχος) και συχνότητα των παραγόμενων στρωμάτων.

Η κίνηση των κυανοβακτηρίων επομένως ακολουθεί συχνά κανόνες φωτοτακτισμού (McNamara and Awramik, 1992; Jékely, 2009; McNamara, 2009). Το ερέθισμα όμως δεν είναι αποκλειστικά το φως. Κάποια κυανοβακτήρια είναι ικανά να κινηθούν με βάση την παρουσία οξυγόνου στο περιβάλλον (αεροτακτισμός) και ίσως να επηρεάζονται από τις συγκεντρώσεις διαφόρων χημικών στοιχείων (χημειοτακτισμός) προερχόμενα από τις βιολογικές διεργασίες των υπόλοιπων προκαρυωτών της στρωματολιθικής δομής (Stal, 2012; Biddanda et al., 2015, 2023).

Παράλληλα, έχει προταθεί σχέση μεταξύ εσωτερικής στρωμάτωσης ορισμένων στρωματολίθων και περιοδικών κινήσεων/φαινομένων με βάση τον ηλιοτροπισμό, δηλαδή την πιθανή ικανότητα των κυανοβακτηρίων να κινούνται με βάση την ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας και την γωνία πρόσπτωσης των ακτίνων φωτός (Vanyo and Awramik, 1984; Awramik and Vanyo, 1986). Με αυτό το χαρακτηριστικό προτάθηκαν μετρήσεις όπως: ημέρες του έτους και ρυθμός περιστροφής της Γης, κλίση του άξονα της Γης, σχέση μαγνητικού και γεωγραφικού Βόρειου πόλου, κινήσεις παλαιών λιθοσφαιρικών πλακών κ.α. (Vanyo and Awramik, 1984; Kusky and Vanyo, 1991). Οι μορφομετρικές αυτές αναλύσεις δεν βρήκαν εφαρμογή καθώς τα αποτελέσματά τους αμφισβητούνται (Williams et al., 2007).

2.5 ΑΠΟΛΙΘΩΣΗ

Η λιθοποίηση του στρωματολίθου γίνεται σχεδόν απευθείας με την συγκομιδή των ιζηματογενών κόκκων που αποκτούν συνοχή με την προσθήκη ανθρακικού ασβεστίου στα διάκενα. Η τελική του μορφή σαν απολίθωμα, έπειτα από διαγένεση, θα περιέχεται αναγκαστικά σε ιζηματογενή ή μετα-ιζηματογενή πετρώματα, συχνότερα σε ασβεστόλιθο, δολομίτη, ή κερατόλιθο και πιο σπάνια σε φωσφορίτη, γύψο, και περιοχές που συνδέονται με απόθεση σιδήρου και μαγγανίου (Hofmann, 1973; Margulis et al., 1986; Awramik and Grey, 2005). Για την απολίθωσή του αρκεί οι συνθήκες ιζηματογένεσης να υπερνικούν τις συνθήκες διάβρωσης. Εικάζεται επίσης πως ηφαιστειακές εκρήξεις συστηματικά κατέστρεφαν στρωματολίθους βοηθώντας όμως έτσι την άρτια απολίθωσή τους (McNamara, 2009). Η απολίθωση των βακτηρίων όμως, μέσα

σε αυτούς, ακολουθεί διαφορετική διαδικασία, καθώς δεν περικλείονται από, ή περιέχουν κανένα σκληρό σκελετικό μέρος ή κέλυφος. Μία πρώτη περίπτωση είναι η αντικατάσταση (replacement) του οργανικού μέλους (κυττάρου) από κάποιο ορυκτό, όπως ορυκτά του διοξειδίου του πυριτίου (SiO_2), ασβεστίτη/αραγωνίτη (CaCO_3), σιδηρίτη (FeCO_3), ορυκτά του θειϊκού σιδήρου όπως ο σιδηροπυρίτης (FeS_2), οξείδια του σιδήρου όπως ο γκαιτίτης ($\text{Fe}^{3+}\text{O}(\text{OH})$), ορυκτά του φωσφόρου (PO_4^{3-}), και οξείδια του μαγγανίου (MnO) (Westall, 1999). Η συνηθέστερη όμως διαδικασία απολίθωσης στο Προκάμβριο είναι η ορυκτολογική διαπότιση (permineralization) λόγω απουσίας οργανισμών που καταναλώνουν διοξείδιο του πυριτίου για την παραγωγή κελύφους (Westall, 1999). Έτσι, σε μία δεύτερη περίπτωση, πυρίτιο, σε μορφή πυριτικού οξέος, συναθροίζεται εκεί όπου βρίσκονται χημικές ενώσεις που συνδέονται με κάποια βιολογική διεργασία, όπως CO , OH^- , ή PO_4^{3-} , υδρολύεται, πολυμερίζεται, και περικλύει το σχήμα της οργανικής δομής σε ένα ορυκτολογικό 'καλούπι' (Westall, 1999). Κατά τη δεύτερη περίπτωση, υπάρχει μεγαλύτερη πιθανότητα διατήρησης μεγάλης λεπτομέρειας και μικροδομών. Τα χαρακτηριστικά που δύναται να διατηρηθούν είναι: το σχήμα, το μέγεθος, η υφή του κυτταρικού τοιχώματος, τα στάδια της κυτταρικής διαίρεσης και η έκταση της αποικίας (Westall, 1999).

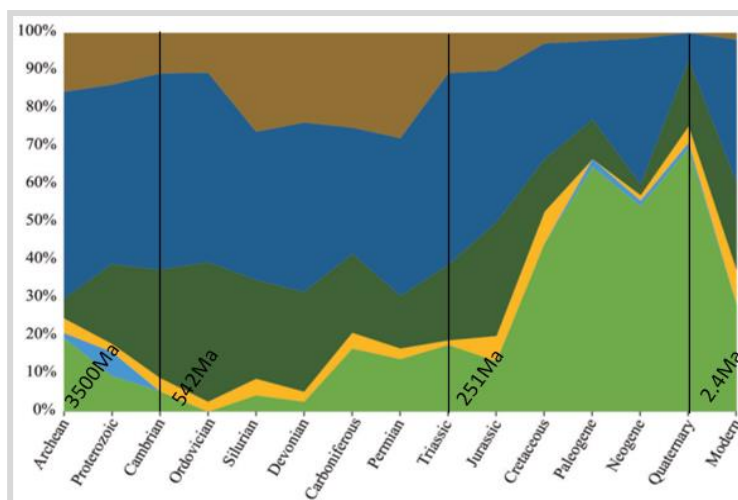
Στα Προτεροζωικά και Αρχαιοζωικά πετρώματα, η εύρεση ενός διατηρημένου μικροαπολιθώματος βακτηρίου μέσα στη δομή ενός στρωματόλιθου καθίσταται σχεδόν αδύνατη, έτσι η αναγνώρισή τους γίνεται χωρίς αναγκαστικά να έχουμε ύπαρξη απολιθωμάτων (Cowen, 2013). Επομένως, υπάρχει κίνδυνος να ονομαστεί μία αβιογενής ιζηματοδομή ως στρωματόλιθος, όπως σπηλαιοθέματα, προϊόντα μεταμορφικών/τεκτονικών διαδικασιών κ.α. (Hofmann, 2000; McLoughlin et al., 2008; Riding, 2011; Lee, 2021). Για τον λόγο αυτό χρησιμοποιούνται και άλλοι παράγοντες όπως η μορφολογία τους, σε συνδυασμό με τη γεωλογική ενότητα/πέτρωμα μέσα στο οποίο βρίσκονται απολιθωμένοι, την ορυκτολογική σύσταση, ισοτοπική ανάλυση-φασματοσκοπία- μικροσκοπία (Altermann, 2007), και σε ορισμένες φορές μαθηματικά μοντέλα (Bosak et al., 2013), ως επιχείρημα της βιογενούς ή μη προέλευσης των δομών (Hofmann, 1973).

Αξίζει να σημειωθεί πως τα κυανοβακτήρια είναι αρνητικοί κατά Gram οργανισμοί (Gram negative) με διαφορετική δομή κυτταρικού τοιχώματος σε αντίθεση με τα θετικά κατά Gram βακτήρια. Έχει αποδειχθεί πως τα τελευταία δημιουργούν πολύ πιο ανθεκτικές στη διάβρωση και διαγένεση δομές με τη δεύτερη μέθοδο απολίθωσης, σε σχέση με τα κυανοβακτήρια, και έτσι η απολίθωση θα ευνοεί τη διατήρησή τους στο αρχείο απολιθωμάτων, εις βάρος των κυανοβακτηρίων (Westall, 1999). Αντιθέτως, υπέρ της απολίθωσης των κυανοβακτηρίων λειτουργεί ο κολεός (EPS) ο οποίος εμποδίζει, εν μέρει, τη διαδικασία ολοκληρωτικής και γρήγορης αποσύνθεσης (Li et al., 2013). Με το δεύτερο γεγονός να έχει πολύ ισχυρότερα αποτελέσματα, τελικά τα κυανοβακτήρια αποκτούν πλεονέκτημα ως προς την απολίθωση έναντι των υπόλοιπων προκαρυωτών (Awramik, 1992).

Κατά αντιστοιχία με τα παραπάνω, δομές όπως οι στρωματόλιθοι, λόγω της βιογενούς καθίζησης ανθρακικού ασβεστίου, μπορεί να ευνοήθηκαν στην απολίθωση έναντι οργανισμών που δεν είχαν την ικανότητα να προξενήσουν ορυκτολογική καθίζηση ή ορυκτολογική παραγωγή (Li et al., 2013).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3. ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗΣ

Πιθανολογείται ότι κάποιοι μικροβιόλιθοι μπορούν να δημιουργούν δομές σε εδάφη (Retallack, 2012), οι στρωματόλιθοι όμως, τουλάχιστον σήμερα, βρίσκονται αποκλειστικά εντός ενός υδάτινου όγκου. Οι υδάτινοι όγκοι αυτοί περιλαμβάνουν: υποπαλιρροϊκά και μεσοπαλιρροϊκά θαλάσσια πεδία (Awramik, 1992), θερμές πηγές όπως του Yellowstone National Park (Guidry and Chafetz, 2003), περιβάλλοντα τύπου sabkha (Duane and Al-Zamel, 1999), ατόλες (Défarge et al., 1994a; Défarge et al., 1994b), λίμνες (Pacton et al., 2016) και ποτάμια (Arenas and Jones, 2017). Εξαιρετικές περιπτώσεις αποτελούν οι κωνικοί στρωματόλιθοι βάθους έως και 100 μέτρων στον πυθμένα της μόνιμα καλυμμένης από πάγο λίμνης Untersee της Ανατολικής Ανταρκτικής (Andersen, 2011), όπως και οι στρωματολιθικές δομές βάθους 731 μέτρων της Αραβικής θάλασσας που αποτελούνται από θειοξειδωτικά βακτήρια έναντι κυανοβακτηρίων (Himmeler et al., 2018). Εικάζεται πως δημιουργούσαν υφάλους στον Αρχαιοζωικό (Allwood et al., 2006), και εξετάζεται ο δομικός τους ρόλος σε υφάλους του Ολοκαίνου (Montaggioni and Camoin, 1993).



Σχήμα 9. Ποσοστιαία σύγκριση περιβαλλόντων. 'Αξονας Y: ποσοστό. 'Αξονας X: χρόνος. Υπόμνημα: Καφέ- υφαλοκρηπίδα, Σκούρο μπλε- αβαθή ύδατα, Σκούρο πράσινο- παλιρροϊκά πεδία, Πορτοκαλί- λιμνοθάλασσα, Γαλάζιο- παγετώνες, Ανοιχτό πράσινο- ηπειρωτικά ύδατα. (Διαμορφωμένο από Zhang et al., 2023)

Το μεγαλύτερο ποσοστό στρωματόλιθων από την αρχή του αρχείου απολιθωμάτων μέχρι και το Κάμβριο (Σχ.9) απαντάται σε αβαθή ύδατα και παλιρροϊκά πεδία ενώ σήμερα πιο συχνή είναι η παρουσία του σε ηπειρωτικά ύδατα (λίμνες, ποτάμια κ.α.) (Zhang et al.,

2023). Οι στρωματόλιθοι λιμνοθάλασσας φαίνεται να έχουν σταθερή εμφάνιση στο γεωλογικό χρόνο (Zhang et al., 2023).

Παρ' όλα αυτά, οι εξαιρέσεις είναι πολλές. Οι διασημότεροι, λόγω ομοιότητας με Προκάμβριους, βλ. Suosaari et al., 2016, σημερινοί στρωματόλιθοι δεν βρίσκονται σε ηπειρωτικά ύδατα αλλά κατοικούν στα ρηχά υπεράλμυρα (1.5 φορές υψηλότερο του μέσου όρου) θαλάσσια ύδατα του Hamelin Pool της Νοτιοανατολικής Αυστραλίας (Playford et al., 2013). Εξίσου γνωστοί είναι και οι στρωματόλιθοι της νήσου Exuma, στις Μπαχάμες, όπου αναπτύσσονται σε υποπαλιρροϊκά και μεσοπαλιρροϊκά θαλάσσια πεδία έως και 10 μέτρα βάθος (Reid et al., 1995).

3.1 ΔΟΜΗ ΚΑΙ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ

Ως γενικό κανόνα, οι στρωματόλιθοι ρηχών θαλάσσιων περιβαλλόντων αναπτύσσονται συγχρόνως με παγίδευση ιζηματογενών κόκκων και καθίζηση ανθρακικού ασβεστίου, όπου το ποσοστό συμμετοχής της κάθε διαδικασίας καθορίζεται, μεταξύ άλλων, από τις φάσεις της παλίρροιας, τη συγκέντρωση/παροχή ανθρακικού ασβεστίου κ.α. (McNamara, 2009). Σε αυξανόμενου βάθους ύδατα, οι κόκκοι ιζήματος αποκτούν μικρότερη διάμετρο, οι στρωματόλιθοι έχουν πιο ευδιάκριτα και καθορισμένα στρώματα, και η ανάπτυξή τους οφείλεται σχεδόν αποκλειστικά από την βιογενή καθίζηση ανθρακικού ασβεστίου (McNamara, 2009). Σε λιμναία περιβάλλοντα, λόγω απουσίας έντονης κυματικής δράσης, οι δομές που δημιουργούνται είναι συνήθως, αλλά όχι πάντα (Grey and Awwramik, 2020) θρομβόλιθοι με απουσία εσωτερικής στρωμάτωσης, από καθίζηση ανθρακικού ασβεστίου (McNamara and Awwramik, 1992; McNamara, 2009).

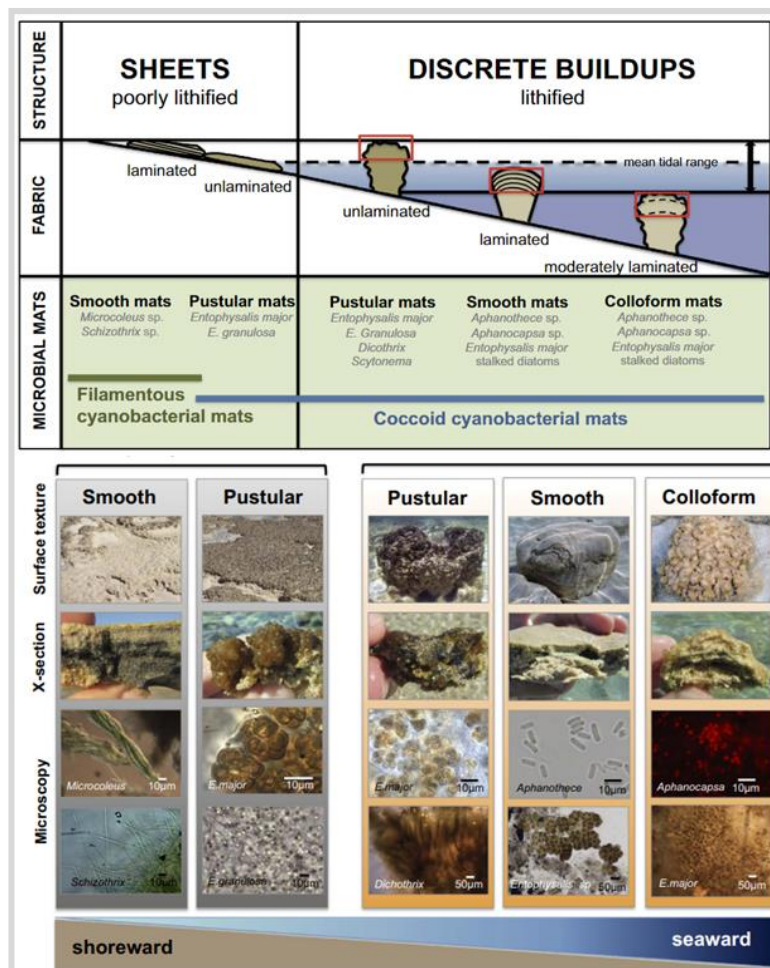
Συγκεκριμένα για το Hamelin Pool της Νοτιοανατολικής Αυστραλίας η έρευνα των Suosaari et al. (2016) απέδειξε έναν χωρικό διαχωρισμό 8 επαρχιών μέσα στον κόλπο, κατά τις οποίες οι στρωματόλιθοι αποκτούν διαφορετική επιφανειακή και εσωτερική δομή ανάλογα με τη θαλάσσια χλωρίδα και πανίδα, το βάθος, το υπόστρωμα κ.α., παράγοντες που επηρεάζουν τελικά τη μικροβιακή κοινότητα (Σχ.10).

Οι δομές, βασισμένες και σε προηγούμενα δεδομένα, χωρίστηκαν τελικά σε δύο μεγάλες κατηγορίες: κακώς και καλώς λιθοποιημένες, και τρεις υποκατηγορίες: pustular, smooth-mat και colloform (Pustular mat: με ακανόνιστη επιφάνεια, άστρωτη εσωτερική δομή·

Smooth- mat: με λεία επιφάνεια, καλή στρώση· Colloform mat: με βοτρυοειδή επιφάνεια, μέτρια στρώση).

Η εν λόγω έρευνα κατέρριψε επίσης την πολυετή θεωρία πως οι στρωματόλιθοι με καλή εσωτερική στρωμάτωση δημιουργούνται μόνο από νηματοειδή κυανοβακτήρια (Hofmann, 1973; Stal, 2012).

Σχήμα 10. Σχηματική απεικόνιση των δομών, μαζί με αναφορές στα κύρια κυανοβακτήρια που τις απαρτίζουν, και φωτογραφίες επιφανείας, τομής, και μικροσκοπίου (Suosaari et al., 2016)



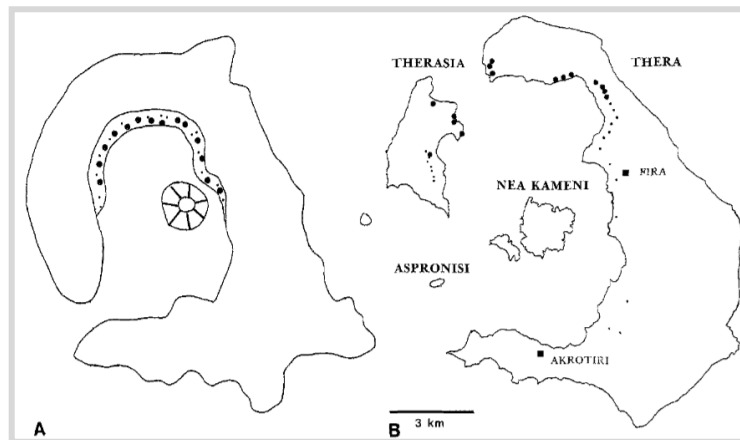
Όσον αφορά το ρυθμό ανάπτυξης, συγκεκριμένα οι στρωματόλιθοι του Shark Bay της Αυστραλίας έχουν από 0.4mm έως και 1mm κάθετη ανάπτυξη ανά έτος, τιμές προερχόμενες από ραδιοχρονολόγηση άνθρακα-14 στις στρώσεις τους (McNamara and Awwramik, 1992; McNamara, 2009; Lee, 2021). Οι αριθμοί αυτοί δεν αντικατοπτρίζουν όλους τους αρτίγονους στρωματόλιθους ή τους απολιθωμένους. Η σύσταση του νερού είναι καίριας σημασίας για τον ρυθμό ανάπτυξης (Lee, 2021).

3.2 ΤΟ ΕΛΛΗΝΙΚΟ ΑΡΧΕΙΟ ΑΠΟΛΙΘΩΜΑΤΩΝ

Ανάμεσα στους κόλπους Ιτέας και Αντίκυρας, στη Κεντρική Ελλάδα, Ζώνη Παρνασσού-Γκιώνας, βρέθηκαν στρωματόλιθοι ανάμεσα σε ασβεστόλιθους και σχιστόλιθους, ορίζοντας την επαφή τους. Η ηλικία τους είναι 66-59 εκατομμύρια χρόνια (Κάτω-Μέσο Παλαιόκαινο) και έχουν χαρακτήρα ρηχών θαλάσσιων υδάτων, πιθανώς επηρεαζόμενοι και από παλίρροιες. Η δημιουργία τους αποδίδεται σε απόσυρση της θάλασσας κατά το τέλος του Μαιστριχτίου (Pomoni- Papaioannou and Solakius, 1991; Solakius and Kati, 2001).

Στην Κεντρική Κρήτη, ενότητα Ταλέα Όρη, εμφανίζεται στρώμα 'στρωματολιθικού δολομίτη' ηλικίας Άνω Τριαδικού- Λιασίου (Kock et al., 2006).

Στη Σαντορίνη, κυρίως Βόρεια της νήσου και στο νησί Θηρασιά, έχουν βρεθεί στρωματόλιθοι ως ξενόλιθοι μέσα στην Τρίτη Φάση της Μινωικής έκρηξης. Χρονολογήθηκαν τουλάχιστον 13-20 χιλιάδες χρόνια πριν από σήμερα και η εύρεσή τους βοήθησε στη εδραίωση της θεωρίας ύπαρξης μίας προ-μινωικής καλδέρας (Freidrich et al., 1988; Eriksen et al., 1990; Anadon et al., 2013) (Σχ.11).



Σχήμα 11. Α) Η νήσος Στρογγυλή. Οι μαύρες κουκκίδες υποδείχνουν την πιθανή θέση άνθισης των στρωματολίθων, Β) Η Σαντορίνη σήμερα. Οι μαύρες κουκκίδες υποδείχνουν θέσεις ξενόλιθων στρωματολίθων. Το διαφορετικό μέγεθος αφορά το μέγεθος των δειγμάτων (Freidrich et al., 1988)

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4. ΗΛΙΚΙΑ

Όπως προαναφέρθηκε, η στρωματολιθική δομή εντοπίζεται σε μεγάλο εύρος του γεωλογικού χρόνου και οι προκαρυωτικοί οργανισμοί της (αρχαία και βακτήρια) αποτελούν τη μοναδική, για 2 δισεκατομμύρια χρόνια, ύπαρξη ζωής (Awramik, 1992). Η ανάπτυξη Αρχαιοζωικών στρωματολίθων συσχετίζεται κατά κύριο λόγο με ηφαιστειακής προέλευσης πετρώματα και τα απολιθώματά τους βρίσκονται σήμερα σε κρατονικές μάζες της Β. 'Αμερικής, Ασίας, Αφρικής, και Αυστραλίας (Hofmann, 2000). Κατά τη διάρκεια του Προτεροζωικού, λόγω ευνοϊκών προς την ανάπτυξή τους συνθηκών, τα περιβάλλοντα επεκτείνονται σχεδόν σε όλες τις τότε υδάτινες περιοχές, ηπειρωτικές ή θαλάσσιες (Awramik and Sprinkle, 1999). Ακολούθως, από το Κάμβριο και έπειτα, οι πληθυσμοί τους μειώνονται (βλ. Κεφάλαιο 6), ούτως ώστε σήμερα να παρατηρούνται αραιά, συνήθως σε ακραία περιβάλλοντα (Garrett, 1970). Στην Ευρώπη, αρκετές από τις θέσεις απολιθωμάτων στρωματολίθων συνδέονται με τη δράση της θάλασσας της Τηθύος (Krajewski et al., 2000; Harzhauser et al., 2014; Mercedes-Martín et al., 2014) (Σχ.12).

Αδιάψευστα παλαιότερο απολίθωμα στρωματολίθου αποτελούν οι στρωματολίθοι της ενότητας Strelley Pool, του σχηματισμού Dresser, από την κρατονική μάζα Pilbara της Δυτικής Αυστραλίας, όπου χρονολογήθηκαν στα 3.4-3.5 δισεκατομμύρια χρόνια πριν (Walter et al., 1980). Παλαιότερα απολιθώματα εμφανίζονται κατά καιρούς, όμως η βιογενής προέλευση των δομών τείνει να καταρρίπτεται, όπως οι 'στρωματολίθοι' της ενότητας ISB (Isua Supracrustal Belt) της Δυτικής Γροιλανδίας που χρονολογήθηκαν στα, περίπου, 3.7 δισεκατομμύρια χρόνια (Nutman et al., 2016), θεωρία που καταρρίφθηκε από τους Zawaski et al. το 2020. Οι στρωματολίθοι έχουν παραμείνει σχεδόν αναλλοίωτοι σε μορφή από τότε, παρά την συνεχή ύπαρξή τους κατά το 75% της ύπαρξης του ίδιου του πλανήτη (Awramik and Sprinkle, 1999). Η ικανότητα φωτοσύνθεσης, δημιουργίας βιομεμβράνης και η συνεργασία μεταξύ διαφορετικών ειδών σε κοινό υπόστρωμα τόσο νωρίς στην ιστορία του έμβιου κόσμου προϋποθέτει υψηλή βιολογικά μεταβολική, συμπεριφορική και μορφολογική ικανότητα (McNamara and Awramik, 1992). Έχει εκτιμηθεί επομένως πως η ζωή μπορεί να είχε ξεκινήσει να

υπάρχει ήδη από τα 4 δισεκατομμύρια χρόνια πριν (McNamara and Awramik, 1992; Ligrone, 2019).

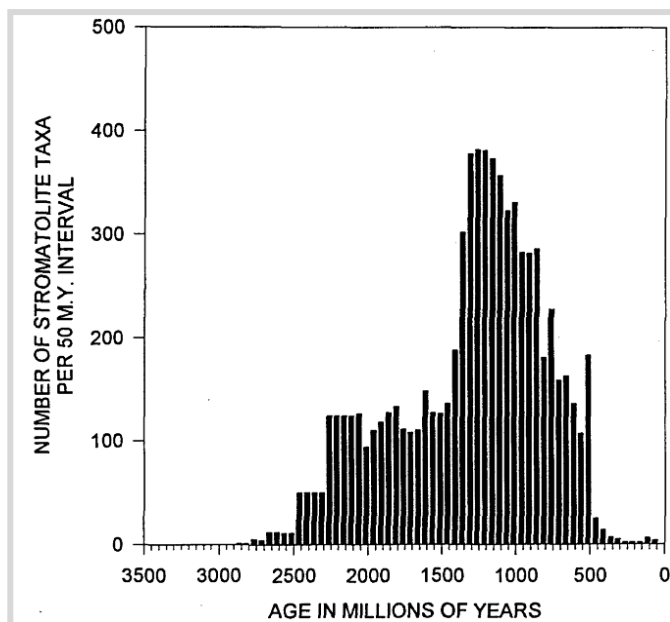


Σχήμα 12. Χάρτης απολιθωματοφόρων θέσεων στρωματόλιθων. Παρατηρείται η συχνότητά τους σε κράτονες και ασπίδες (Zhang et al., 2023).

4.1 ΠΑΡΟΥΣΙΑ ΣΤΟΝ ΓΕΩΛΟΓΙΚΟ ΧΡΟΝΟ

Στον Αρχαιοζωικό μεγαίωνα οι στρωματόλιθοι έχουν μειωμένη εμφάνιση, με πιθανότερο αίτιο να είναι οι γεωλογικές διεργασίες διάβρωσης και μεταμόρφωσης αλλά δεν αποκλείεται και η πραγματική απουσία τους στο τότε περιβάλλον (Margulis et al., 1986; Cowen, 2013). Αυξάνονται σε συχνότητα παρουσίας ατόμων και ειδών στο Προτεροζωικό (2.500 με 538,8 εκατομμύρια χρόνια πριν), και φτάνουν την πληθυσμιακή ακμή τους στο Μεσοπροτεροζωικό (Awramik and Sprinkle, 1999). Κατά την είσοδο στον Φανεροζωικό μεγαίωνα παρατηρείται μία απότομη πτώση στη βιοποικιλότητά τους και στον αριθμό απολιθωμάτων (Lee, 2021) (Σχ.13). Οι λόγοι της μαζικής αλλά όχι ολικής αυτής εξαφάνισης του Φανεροζωικού αναλύονται στο κεφάλαιο 6.

Σχήμα 13. Βιοποικιλότητα σε είδη στρωματόλιθων (είδη νοούνται οι διαφορετικές γεωμετρικές μορφές αυτών- στρωτοί, θολωτοί, στηλοειδείς, κωνικοί, διακλαδωτοί, ωσειδείς (Awramik and Sprinkle, 1999).



4.2 ΠΑΛΑΙΟΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ ΚΑΙ ΒΙΟΣΤΡΩΜΑΤΟΓΡΑΦΙΑ

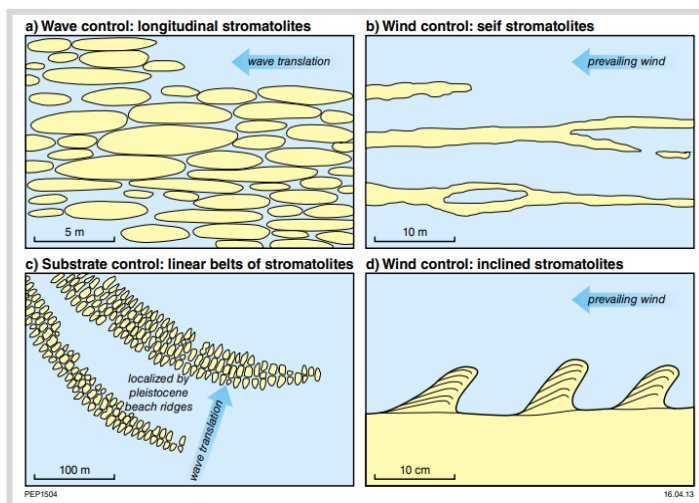
Η διαφοροποίηση των στρωματόλιθων στο γεωλογικό χρόνο όσον αφορά το μέγεθος των κόκκων που τους απαρτίζουν και τις αλλαγές στα μορφολογικά τους στοιχεία (βλ. Υποκεφάλαιο 1.4) μπορεί να δημιουργήσει μοναδικές στο χρόνο δομές προς χρήση ως καθοδηγητικά απολιθώματα (Hill et al., 2000), όπως το *Conophyton* (στρωματόλιθος κωνικού σχήματος) που εξαφανίστηκε στην έναρξη του Φανεροζωικού (McNamara and Awramik, 1992). Όμως η μορφογενετική τους ανάλυση, και η χρήση τους ως αναπαραστάσεις παλαιοπεριβάλλοντος είναι δύσκολη λόγω αδυναμίας σύγκρισης με αρτίγονα παραδείγματα (Awramik and Gray, 2005). Κάποιες στρωματολιθικές δομές τείνουν να έχουν άμεση συσχέτιση με το είδος του ιζηματογενούς πετρώματος πάνω και γύρω από το οποίο αναπτύσσονται χωρίς όμως αυτές οι συσχετίσεις να είναι αρκετά συγκεκριμένες έτσι ώστε να έχουν παγκόσμια και διαχρονική χρήση (McNamara and Awramik, 1992).

Η χρήση στρωματόλιθων στη βιοστρωματογραφία αποδείχθηκε δύσκολη λόγω απουσίας επιστημονικά κοινής ονοματολογίας και επαρκών απολιθωμάτων με παρουσία σε συγκεκριμένο χώρο και χρόνο (Hofmann, 1973). Οι αλλαγές στη μορφολογία των στρωματόλιθων έτσι ώστε να θεωρηθούν διακριτά 'είδη' είναι αποτέλεσμα πολλαπλών παραγόντων που δεν αντικατοπτρίζουν αναγκαστικά την εξέλιξη των οργανισμών που

τους απαρτίζουν, αλλά συμπεριλαμβάνουν και περιβαλλοντικούς παράγοντες (Lee, 2021).

Δύσκολη είναι και η χρήση τους στη χρονοστρωματογραφία (Semikhaton and Raaben, 2000).

Δύναται να «αντιπροσωπεύουν το τέλος μίας σειράς απόσυρσης» έτσι ώστε μία απότομη χέρσευση να αφήσει πίσω της μία σειρά από απολιθωμένους στρωματόλιθους ως δείκτες αυτής της κίνησης (Καρράς, 1994). Παρομοίως, μία σειρά στρωματολιθικών δομών που διαφέρουν μορφολογικά καθ' ύψος μίας λιθοστρωματογραφικής ενότητας μπορούν να δείξουν την κατεύθυνση αύξησης ή μείωσης του βάθους απόθεσης (Grey and Thorne, 1985; Altermann, 2007).



Σχήμα 14. Η κατεύθυνση των κυμάτων (a), του αέρα (b,c), και η σύσταση του υποστρώματος (d) ως παράγοντες μορφολογικής διαφοροποίησης στην ανάπτυξη των στρωματόλιθων του Hamelin Pool, Δυτική Αυστραλία (Playford et al., 2013).

Η σχέση μάκρο- μορφολογικών χαρακτηριστικών (μέγεθος, σχήμα) και περιβάλλοντος δεν είναι ακόμη αρκετά μελετημένη έτσι ώστε οι στρωματόλιθοι να μπορούν να χρησιμοποιηθούν ως απόλυτοι παλαιοπεριβαλλοντικοί δείκτες (Awramik et al., 1976). Δεν έχει εξακριβωθεί με λεπτομέρεια ποια ακριβώς μορφολογικά στοιχεία και με ποιον τρόπο είναι δέσμια της βιολογίας των βακτηρίων (Awramik, 1992), ποια επηρεάζονται από το υπόστρωμα ανάπτυξης, τα θαλάσσια ρεύματα, την κυματική δράση και τους επικρατούντες ανέμους (Playford et al., 2013) (Σχ.14), το βάθος ανάπτυξης και την κλίση της ακτογραμμής (Suosaari et al., 2016), την εγγύτητα σε γλυκά νερά ποταμών (McNamara, 2009), και άλλων περιβαλλοντικών παραγόντων (ατμόσφαιρα, σύσταση



νερού κ.α.) (Grey and Awramik, 2020). Έχει αποδειχθεί η καταγραφή παλαιοπεριβαλλοντικών δεδομένων σε κάθε δομή, με την εξωτερική να περιγράφει πιο συχνά περιβαλλοντικές συνθήκες και την εσωτερική να περιγράφει βιολογικές διεργασίες, όμως η δυσκολία μετάφρασης αυτών έγκειται στο γεγονός πως δεν νοείται ορθή η άνευ όρων σύγκριση αρτίγονων και απολιθωμένων στρωματόλιθων (Bosak et al., 2013).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5. ΕΠΙΠΤΩΣΕΙΣ

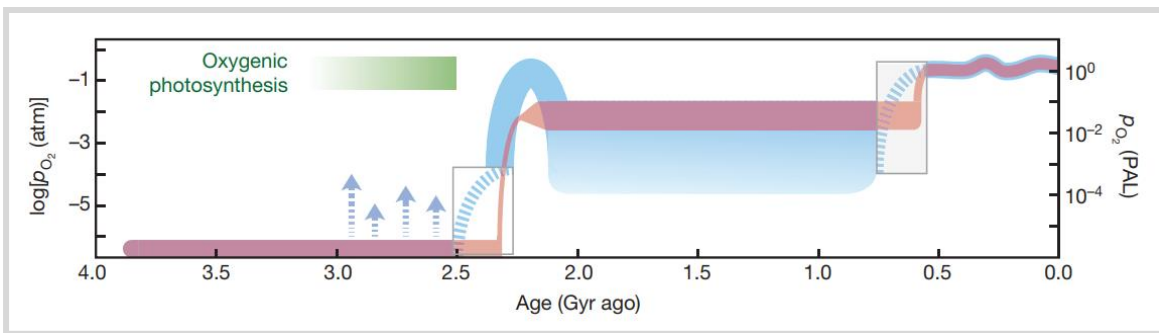
5.1 ΤΟ ΓΕΓΟΝΟΣ ΤΗΣ ΜΕΓΑΛΗΣ ΟΞΥΓΟΝΩΣΗΣ

Ως «Γεγονός της Μεγάλης Οξυγόνωσης/Οξειδωσης» (Great Oxygenation/ Oxidization Event- GOE, Σχ.15) περιγράφεται η περίπλοκη διαδικασία πρώτης εμφάνισης οξυγόνου στην ατμόσφαιρα περίπου πριν από 2.4 δισεκατομμύρια χρόνια που οδήγησε, παράλληλα, και στην ανάπτυξη ενός πρωταρχικού στρώματος του όζοντος που έλεγξε την απορρόφηση της υπεριώδους ακτινοβολίας (Ligrone, 2019). Μελέτες σε ιζηματογενή πετρώματα δείχνουν πως το οξυγόνο υπήρχε ήδη στην ατμόσφαιρα τότε, με μικρές «οάσεις» νωρίτερα και σταθερές αυξήσεις μετέπειτα. (Ligrone, 2019; Bekker, 2023). Δείκτες ύπαρξης αποτελούν ορυκτά που επιδεικνύουν συγκεκριμένη συμπεριφορά όταν έρχονται σε επαφή με οξυγόνο όπως ο σιδηροπυρίτης (FeS_2), ο ουρανίνητης (UO_2) και ο σιδηρίτης (FeCO_3) (Luo et al., 2022). Οι παράγοντες που εξετάζονται συνήθως είναι οι διαδικασίες αύξησης της παραγωγής οξυγόνου σε συνδυασμό με τη μείωση των διαδικασιών κατανάλωσής του (Luo et al., 2022). Υπό αυτή την οπτική, τα κυανοβακτήρια ως οι πρώτοι φωτοσυνθετικοί οξυγονοπαραγωγικοί οργανισμοί θεωρούνται καθοριστικός παράγοντας.

Οι απορίες που προκύπτουν αφορούν συνήθως την εξέλιξη των χαρακτηριστικών και μεταβολικών διαδικασιών των κυανοβακτηρίων, εάν δηλαδή το χαρακτηριστικό της οξυγονοπαραγωγής εξελίχθηκε πριν η ταυτόχρονα με την ατμοσφαιρική οξυγόνωση και επιπροσθέτως, εάν υπάρχει σχέση μεταξύ της πρώτης εμφάνισης πολυκύτταρων ειδών κυανοβακτηρίων και αύξησης της οξυγονοπαραγωγής (Schirrmeister et al., 2013; Lyons et al., 2014).

Έχουν προταθεί ταυτόχρονα θεωρίες που δίνουν αβιοτική οξυγονοπαραγωγή, όπως χημικές αντιδράσεις που δίνουν ελεύθερο οξυγόνο ως προϊόν σε πετρώματα που υπόκεινται σε διάβρωση (Liu et al., 2022), την πρόσφατη θεωρία του «σκοτεινού οξυγόνου» ως παράγωγο προϊόν από την ηλεκτρόλυση κονδύλων μαγγανίου (Sweetman et al., 2024) και πιθανές αλλαγές στο γήινο γεωφυσικό καθεστώς (Olejarz et al., 2021), συνήθως όμως χωρίς να αναιρούνται ολοκληρωτικά οι βιοτικοί παράγοντες.

Για την χρονική διαφορά μεταξύ της εξέλιξης της φωτοσύνθεσης και της πρώτης ένδειξης οξυγόνου σε σχέση με τη, στατιστικά σημαντική, μόνιμη παρουσία αυτού στην ατμόσφαιρα (10^{-5} φορές των τωρινών επιπέδων (Craig et al. 2023)) έχουν προταθεί 3 θεωρίες. Κατά την πρώτη, το ελεύθερο οξυγόνο δεσμεύτηκε πρώτα από τα ιόντα δισθενούς σιδήρου στο νερό και μόνο όταν οι ωκεανοί είχαν κορεστεί μπόρεσε να εξέλθει στην ήπειρο και στην ατμόσφαιρα (McNamara and Awramik, 1992). Κατά την δεύτερη, οι διαδικασίες κατανάλωσης οξυγόνου, όπως, παραδείγματος χάρη, η ηφαιστειότητα, ήταν ισχυρότερες από τις διαδικασίες παραγωγής, έως ότου οι δεύτερες να υπερνικήσουν τις πρώτες ή οι πρώτες να μειωθούν σε δριμύτητα (Ligrone, 2019). Τέλος, προτάθηκε η αύξηση παραγωγής οξυγόνου λόγω εξέλιξης των πολυκύτταρων κυανοβακτηρίων που είχαν την ικανότητα δημιουργίας καλύτερης βιομεμβράνης από τους μονοκύτταρους, επεκτείνοντας τους οικολογικούς τους θώκους και κατ' επέκταση την οξυγονοπαραγωγή (Ligrone, 2019).



Σχήμα 15. Η εξέλιξη της συγκέντρωσης του οξυγόνου στη ατμόσφαιρα κατά τη διάρκεια του γεωλογικού χρόνου (Lyons et al., 2014).

Το οξυγόνο είναι τοξικό για τις μεταβολικές λειτουργίες ορισμένων οργανισμών, και έτσι, κατά το γεγονός της Μεγάλης Οξυγόνωσης, παρατηρήθηκε μία μονοκυτταρικού επιπέδου μαζική εξαφάνιση από την οποία όσοι οργανισμοί επέζησαν αναγκάστηκαν να αποσυρθούν σε περιβάλλοντα στα οποία το οξυγόνο απουσίαζε (Luo et al., 2022). Αντιθέτως, η οξυγόνωση της ατμόσφαιρας και των ωκεανών ενίσχυσε την μετέπειτα εξέλιξη πολλών πολυκύτταρων και ευκαρυωτικών οργανισμών, λόγω της αποδοτικότητας του οξυγόνου όσον αφορά βιολογικές λειτουργίες (Ligrone, 2019).

Η θεωρία της ενδοσυμβίωσης (διατυπωμένη από τον K. Mereschkovsky, και τεκμηριωμένη από την L. Margulis) περιγράφει την προέλευση ορισμένων οργανιδίων

του κυττάρου, συγκεκριμένα τα μιτοχόνδρια και τα πλαστίδια, από βακτήρια που αφομοιώθηκαν από κάποιον άλλο προκαρυώτη (Bodyl and Mackiewicz, 2013). Έτσι μία υπόθεση βασίζεται στην θεωρία της ενδοσυμβίωσης και θέτει ως παράγοντα ώθησης προς αυτή την αρνητική επίδραση του ατμοσφαιρικού οξυγόνου σε κάποιους οργανισμούς. Το πιθανό σενάριο περιλαμβάνει την απορρόφηση ενός αερόβιου βακτηρίου (που χρησιμοποιεί το οξυγόνο για να διασπάσει οργανικές ενώσεις) από ένα αρχαίο (δυσμενής επιβίωση σε οξυγονωμένο περιβάλλον) και τη μετατροπή του πρώτου σε μιτοχόνδριο. Αντίστοιχα, απορροφήθηκε ένα κυανοβακτήριο (που διαθέτει ένζυμο ικανό να αποδεσμεύσει το οξυγόνο από το μεταβολισμό του) και μετατράπηκε σε πλαστίδιο (χλωροπλάστη), οδηγώντας αργότερα στη δημιουργία πυρήνα και τελικά στον πρώτο ευκαρυωτικό οργανισμό (Cowen, 2013).

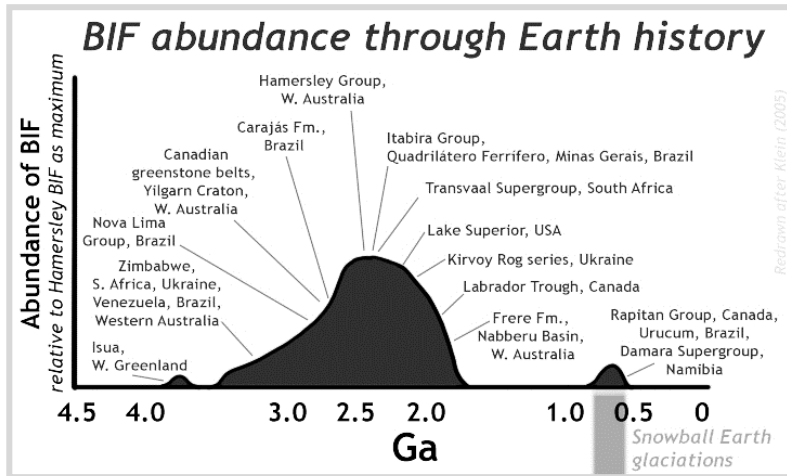
5.2 ΤΑΙΝΙΩΤΟΙ ΣΙΔΗΡΟΥΧΟΙ ΣΧΗΜΑΤΙΣΜΟΙ

Οι ταινιωτοί σιδηρούχοι σχηματισμοί (Banded Iron Formations- BIF) αποτελούν ιζηματογενή κοιτάσματα κερατόλιθου ή σχιστόλιθου σε εναλλαγές με ορυκτά του σιδήρου (Ligrone, 2019). Αποτέθηκαν σε θαλάσσια περιβάλλοντα από τα 2.7 έως τα 1.8 δισεκατομμύρια χρόνια πριν, με τη μεγαλύτερη συχνότητα απόθεσης στα 2.4 με 2.3 δισεκατομμύρια χρόνια πριν (Isley, 1994).

Τα ιόντα σιδήρου προέρχονται από υποθαλάσσια ηφαιστειότητα, διάβρωση πετρωμάτων στην ήπειρο και υδροθερμική δραστηριότητα και δύναται να οξειδωθούν από την υπεριώδη ακτινοβολία, παροχή οξυγόνου από φωτοσύνθεση και από απευθείας οξείδωση από βακτήρια χωρίς τη χρήση οξυγόνου (Isley, 1994; Misra, 2001; Neukirchen and Gunnar, 2020). Στη δεύτερη περίπτωση, όταν το οξυγόνο εισήχθη στο θαλασσινό νερό ως αποτέλεσμα της φωτοσυνθετικής δράσης των κυανοβακτηρίων, αντέδρασε με το Fe^{2+} (δισθενής σίδηρος-ferrous iron) και παρήγαγε Fe^{3+} (τρισθενής σίδηρος- ferric iron). Το πρώτο είναι μερικώς διαλυτό σε θαλασσινό νερό ενώ το δεύτερο καθόλου, και καθιζάνει στις ενώσεις Fe_2O_3 (αιματίτης) και Fe_3O_4 (μαγνητίτης) (Ligrone, 2019). Την παρουσία οξυγόνου στην ατμόσφαιρα μαρτυρά επίσης η παρουσία ερυθροστρωμάτων (red beds)-χερσαία ιζηματογενή πετρώματα με οξείδια του σιδήρου (Ligrone, 2019).

Σταδιακά, τα αποθέματα σιδήρου εξαντλήθηκαν, σταματώντας την απόθεση ταινιωτών σιδηρούχων σχηματισμών κατά τα 1.8 δισεκατομμύρια χρόνια πριν (Klein, 2005)

(Σχ.16). Σχηματισμοί μεταγενέστεροι αυτής της χρονολογίας, όπως το Damara Supergroup της Βορειοδυτικής Αφρικής αποδίδονται, εν μέρει (Gaucher et al., 2015), σε παγετώδεις περιόδους που κάλυψαν σχεδόν εξ 'ολοκλήρου τους ωκεανούς με πάγο, μειώνοντας τη συγκέντρωση οξυγόνου στο νερό, με αποτέλεσμα τη συσσώρευση Fe^{2+} (Klein, 2005). Μετέπειτα, σε μεσοπαγετώδεις περιόδους, το οξυγόνο εισήχθη εκ νέου στο σύστημα και δημιούργησε τους BIFs του Νεοπροτεροζωικού.



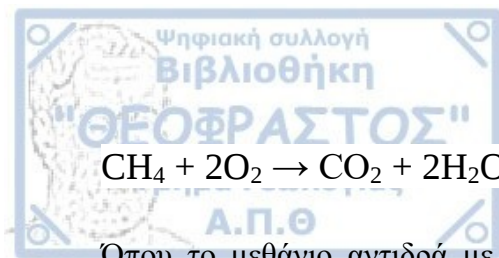
Σχήμα 16. Αφθονία ταινιωτών σιδηρούχων σχηματισμών στο γεωλογικό χρόνο (Klein, 2005).

5.3 ΠΑΓΕΤΩΔΕΙΣ ΠΕΡΙΟΔΟΙ ΤΟΥ ΠΑΛΑΙΟΠΡΟΤΕΡΟΖΩΙΚΟΥ

Οι παγετώδεις περίοδοι του Παλαιοπροτεροζωικού είναι μία σειρά τουλάχιστον τεσσάρων παγετωδών περιόδων από τα 2.45 μέχρι τα 2.22 δισεκατομμύρια χρόνια που κάλυψαν τον πλανήτη με πάγο έως τις 11 μοίρες παλαιού γεωγραφικού πλάτους (Kucucz et al., 2021; Bekker, 2023). Ονομάζονται συνολικά Huronian glaciations (Ουρόνια παγετώδης περίοδος) από την πιο μελετημένη περιοχή εμφάνισης παγετωδών αποθέσεων αυτής της ηλικίας, στο Huronian Supergroup του Καναδά (Melezhik et al., 2013).

Όπως και στο γεγονός της Μεγάλης Οξυγόνωσης, οι πιθανές αιτίες που ώθησαν στην εμφάνιση των παγετωδών περιόδων ήταν πολλές, και οι θεωρίες επικεντρώνονται συνήθως στη συγκέντρωση διοξειδίου του άνθρακα και μεθανίου στην ατμόσφαιρα. Πιθανολογείται, έτσι, η μείωση ατμοσφαιρικού CO_2 από τις αντιδράσεις που προήλθαν από διάβρωση πετρωμάτων ή η αντίδραση του ατμοσφαιρικού CH_4 με το O_2 και η επακόλουθη μείωση του πρώτου (Melezhik, 2006).

Υπό την οπτική της τελευταίας θεωρίας, η σύνδεση των στρωματόλιθων με το γεγονός αυτό μπορεί να περιγραφεί με την εξής εξίσωση:

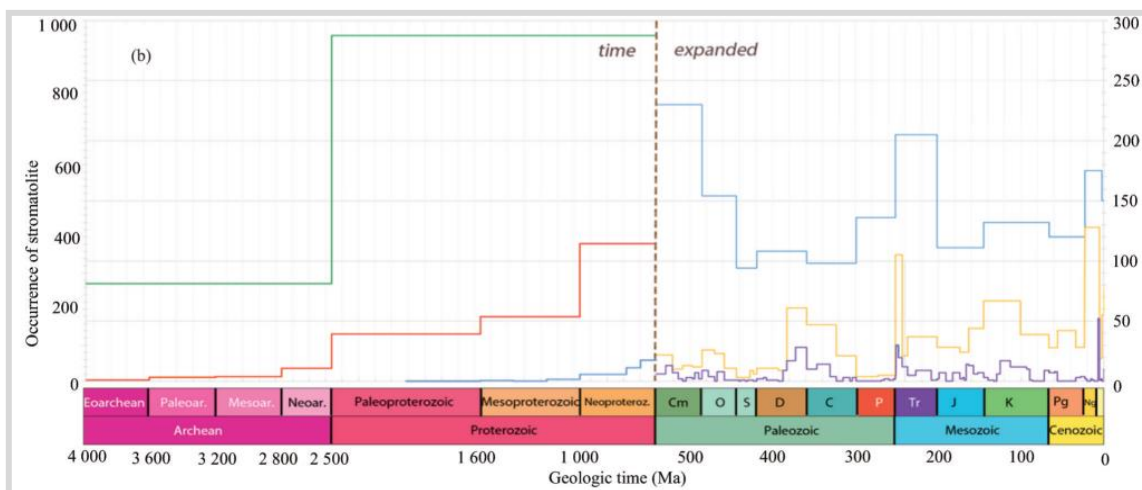


$\text{CH}_4 + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ (Methane Combustion- Καύση του μεθανίου)

Όπου το μεθάνιο αντιδρά με το προερχόμενο από τη φωτοσύνθεση οξυγόνο, για να παράγει διοξείδιο του άνθρακα. Το CO_2 , όντας λιγότερο δραστικό θερμοκηπικό αέριο από το CH_4 , σε συνδυασμό με την αδύναμη ακόμη δράση της ηλιακής ακτινοβολίας (Gough, 1981), μείωσε τη συνολική θερμοκρασία της Γης (Korpp et al., 2005; Lee, 2021).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6. ΕΧΘΡΟΙ

Κατά τη διάρκεια του Νεοπροτεροζωικού οι αριθμοί των στρωματολίθων ξεκινούν να φθίνουν, έτσι ώστε στην έναρξη του Φανεροζωικού η παρουσία των στρωματολίθων στο αρχείο απολιθωμάτων να έχει μειωθεί δραματικά (Σχ.17). Παρατηρούνται περίοδοι σχετικής αύξησης μετέπειτα, αλλά χωρίς να πλησιάζουν την αφθονία του Μεσοπροτεροζωικού (Lee, 2021). Στη βιβλιογραφία, οι αιτίες αναφέρονται κατά ορισμένους μεμονωμένα, ως μοναδικοί παράγοντες πτώσης των πληθυσμών, είτε συνδυαστικά και αθροιστικά.



Σχήμα 17. Παρουσία στρωματολίθων σε σχέση με το γεωλογικό χρόνο. Διαχωρισμός γεωχρονολογικών ενοτήτων: Πράσινο- Μεγααιώνας, Κόκκινο- Αιώνας, Μπλε- Περίοδος, Κίτρινο- Εποχή, Μωβ- Ηλικία. (Zhang et al., 2023).

6.1 ΜΕΤΑΖΩΑ

Η πιο μελετημένη και πιθανή θεωρία για την πτώση των στρωματολίθων από την κορυφή της βιολογικής πυραμίδας είναι η εμφάνιση και εξέλιξη των μετάζωων (Garrett, 1970; Walter and Heys, 1985; Kuský and Vanyo, 1991; Peters et al., 2017). Η υπόθεση αυτή προέρχεται από την παρατήρηση περιβαλλόντων στα οποία συναντώνται στρωματολίθοι σήμερα, όπως νερά υψηλής αλατότητας, υψηλής θερμοκρασίας ή χαμηλής συγκέντρωσης θρεπτικών συστατικών, που δεν επιτρέπουν την παρουσία ζώων που χρησιμοποιούν τη βοσκή ή τη διάτρηση για να τραφούν όπως Καρκινοειδή (Οστρακώδη, Ισόποδα, Αμφίποδα), Μαλάκια (Γαστερόποδα, Δίθυρα), Εχινόδερμα κ.α.

(Walter and Heys, 1985; McNamara and Awramik, 1992). Ζώα που προκαλούν βιοδιαταραχή του ιζήματος (bioturbation) εικάζεται πως ήταν ο καθοριστικός παράγοντας εμφάνισης των πρώτων θρομβόλιθων (μικροβιόλιθοι με εσωτερική δομή ακανόνιστων θρόμβων) στο Κάμβριο, καθώς η βιοαναμόχλευση δεν επέτρεπε τη δημιουργία στρώσεων (Walter and Heys, 1985). Με αυτή την υπόθεση εξηγούνται μικρές αυξήσεις στρωματολιθικών πληθυσμών στο τέλος κάποιων μαζικών εξαφανίσεων (όπως της μαζικής εξαφάνισης του Περμίου) (Riding, 2005; Peters et al., 2017). Η απόλυτη υιοθέτηση αυτής της θεωρίας όμως είναι δύσκολη, διότι η πτώση των στρωματόλιθων φαίνεται να ξεκίνησε κάποια εκατομμύρια χρόνια πριν την εμφάνιση των πρώτων μετάζων (Peters et al., 2017). Παράλληλα έχει παρατηρηθεί συμβίωση στρωματολίθων και μετάζων χωρίς περιορισμό στην ανάπτυξή τους (Moore and Burne, 1994; Rishworth et al., 2016).

6.2 ΠΑΡΟΧΗ ΑΝΘΡΑΚΙΚΟΥ ΑΣΒΕΣΤΙΟΥ

Κατά τη Βαράνγκιο παγετώδη περίοδο (snowball Earth) η μείωση της θερμοκρασίας και της συγκέντρωσης διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα, μείωσε τη συγκέντρωση ελεύθερου ανθρακικού ασβεστίου στους ωκεανούς (Higgins et al., 2009; Lee, 2021) και κατέστησε έτσι μη δυνατή την ικανότητα της βιολογικής καθίζησης CaCO_3 των κυανοβακτηρίων (Awramik and Sprinkle, 1999). Αυτό ελαχιστοποίησε την ανάπτυξη και δυσκόλευσε την απολίθωση τους (Awramik and Sprinkle, 1999). Κατά το τέλος της περιόδου αυτής, η θερμοκρασία αυξάνεται και πάλι, και παρατηρούμε την πληθυσμιακή αύξηση του Καμβρίου-Ορδοβισίου (Lee, 2021) (Σχ.17).

6.3 ΑΛΓΗ- ΦΥΚΗ

Στο μεσοδιάστημα μεταξύ 2 παγετωδών περιόδων (659-645 εκατομμύρια χρόνια πριν) η παρουσία ευκαρυωτικών φωτοσυνθετικών οργανισμών, κυρίως φυκών, υπερνίκησε την παρουσία των κυανοβακτηρίων και λοιπών προκαρυωτών στα θαλάσσια οικοσυστήματα (Brocks, 2018). Με αυτή τη μετάβαση, οι στρωματόλιθοι έπρεπε να ανταγωνιστούν άλλα είδη για χώρο και πρόσβαση στο φως (Awramik and Sprinkle, 1999). Η μείωσή τους συνδέεται επίσης και με την αδυναμία τους να μετακινηθούν σε περιβάλλοντα χωρίς ανταγωνισμό λόγω της εξάρτησής τους από το ηλιακό φως.

6.4 ΟΛΟΚΑΙΝΟ- ΑΝΘΡΩΠΙΝΗ ΕΠΙΔΡΑΣΗ

Το αποτύπωμα της ανθρώπινης επίδρασης, έμμεσης ή άμεσης, δεν θα έλειπε από τις βιογενείς δομές που έχουν βιώσει τα $\frac{3}{4}$ της ιστορίας της Γης. Η αύξηση του πληθυσμού έχει κατά πάσα πιθανότητα εξαφανίσει στρωματόλιθους από θαλάσσια και παράκτια περιβάλλοντα στα οποία θα μπορούσαν ίσως να αναπτυχθούν. Η εκτεταμένη χρήση φυτοφαρμάκων εισχωρεί στα υπόγεια ύδατα και είτε καταστρέφει τα κυανοβακτήρια, είτε υποθάλλει την αύξηση πληθυσμών φυκών (άλγης) που ανταγωνίζονται την ανάπτυξή τους. Η γνωστοποίηση της σημασίας των στρωματόλιθων και η εισαγωγή τους στην εκλαϊκευμένη επιστήμη μπορεί να αυξάνει την επιστημονική έρευνα και την ευαισθητοποίηση του κοινού αλλά ταυτόχρονα αυξάνει και την προώθησή τους ως τουριστικές ατραξιόν, με αποτέλεσμα την μαζική ερασιτεχνική συλλογή απολιθωμάτων, άμεση καταστροφή δομών, και τοπική μόλυνση υδάτων. Οι στρωματόλιθοι αποτελούν μοναδική και ευάλωτη δομή καθώς δεν αναπαράγονται και η ανάπτυξή τους είναι φαινομενικά μηδενική υπό το πρίσμα της ανθρώπινης διάρκειας ζωής (McNamara and Awramik, 1992).

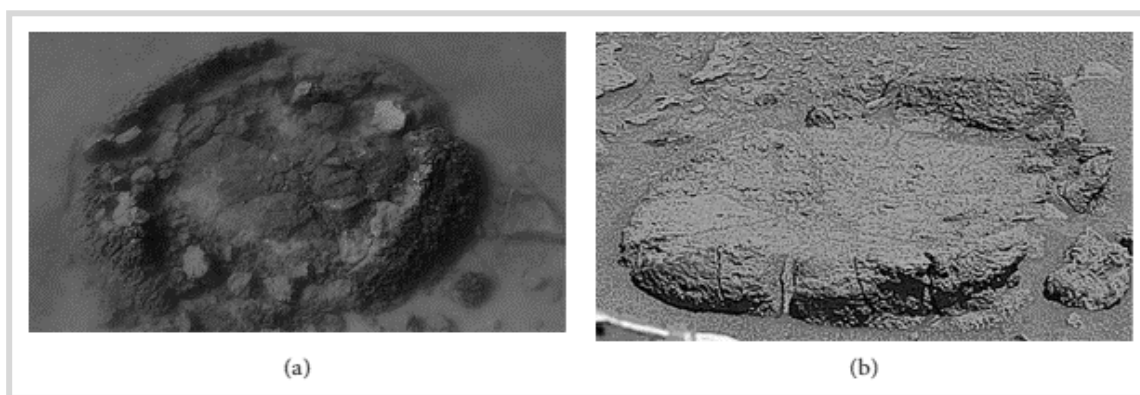


Σχήμα 18. Αποτυπώματα του 1940 από κάρο που διέσχισε στρωματολιθικές δομές. Shark Bay, Δυτική Αυστραλία (Playford et al., 2013).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7. ΣΤΡΩΜΑΤΟΛΙΘΟΙ ΤΟΥ ΑΡΗ

Πολλές από τις απαραίτητες προϋποθέσεις για την έναρξη και διατήρηση ζωής σε έναν πλανήτη πληρούνται από το Άρη (Cockell et al., 2016). Για την πιθανή ύπαρξη ζωής στο παρελθόν του πλανήτη, μεταξύ 4.2 και 3.7 δισεκατομμυρίων ετών πριν, έχουν προταθεί δύο σενάρια. Από τη μία, η ζωή μπορεί να προήλθε από αστεροειδείς, μετεωρίτες και κομήτες με καταγωγή εκτός του ηλιακού συστήματος, ή/και, αλλιώς, η ζωή ξεκίνησε αβιοτικά από τη Γη ή τον Άρη και ανταλλάχθηκε μεταξύ των πλανητών με παρόμοιο τρόπο (Joseph et al., 2020).

Η παρουσία νερού σε υγρή μορφή στον Άρη είναι μία πολύ γνωστή θεωρία για την ιστορία του κόκκινου πλανήτη, με αρκετά αποδεικτικά στοιχεία (Head, 1999; Carr, 2007). Με οποιονδήποτε τρόπο και αν προήλθε, εξετάζεται η υπόθεση ύπαρξης ζωής στον Άρη κατά τα χρόνια πριν την εξαφάνιση του μαγνητικού του πεδίου, κατ' επέκταση της ατμόσφαιράς του και επομένως του νερού σε υγρή μορφή (Joseph et al., 2020).



Σχήμα 19. (a) Εικόνα από τη λίμνη Thetis, Αυστραλία. Κατεστραμένος στρωματολίθος (b) Εικόνα από τον κρατήρα Gale, Άρης. Πιθανή στρωματολιθική δομή. (Joseph et al., 2020)

Πέραν της αναζήτησης μικροσκοπικών βιοδηλωτικών ιχνών, η οποία αποδεικνύεται δύσκολη λόγω μεταμόρφωσης, ηλικίας των σχηματισμών, και χημικών συνθηκών που λαμβάνουν χώρα στην επιφάνειά του, αναζητούνται και μεγαδομές, όπως οι στρωματολίθοι ή άλλοι μικροβιόλιθοι (θρομβόλιθοι, δενδρόλιθοι, λειόλιθοι) ως “μακροσκοπικές αποδείξεις μικροσκοπικής ζωής” (McKay, 1997; Westall et al., 2009; Hickman-Lewis et al., 2022). Οι έρευνες επικεντρώνονται σε φωτογραφίες θολωτών



δομών της επιφάνειας του Άρη που φέρουν ομοιότητα με γήινες, βιογενώς παραγόμενες (Joseph et al., 2020). Προς σύγκριση μελετώνται στρωματόλιθοι του Προκαμβρίου και της λίμνης Thetis ως ανάλογα παραδείγματα (Σχ.19) (Clarke and Stoker, 2013; Joseph et al., 2020; Latif et al., 2021; Hickman-Lewis et al., 2022). Υποστηρίζεται, πως οι μέγα- και μακροδομές ως αποκλειστικοί δότες πληροφορίας είναι ικανή συνθήκη για την υπόθεση της βιογενούς προέλευσης (Rizzo, 2020)



ΚΕΦΑΛΑΙΟ 8. ΣΥΝΟΨΗ- ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Οι στρωματολίθοι αποτελούν βιογενώς παραγόμενες ιζηματογενείς δομές δημιουργημένες από πολλούς οργανισμούς, κυρίως κυανοβακτήρια. Αυξάνονται με πρόσληψη αιωρούμενων στο νερό ιζηματογενών κόκκων και βιογενή καθίζηση ανθρακικού ασβεστίου. Το παλαιότερο απολίθωμα που έχει βρεθεί έχει ηλικία 3.45 δισεκατομμυρία έτη και σήμερα απαντώνται συνήθως σε ρηχά θαλάσσια περιβάλλοντα. Η σπουδαιότητα τους είναι εμφανής από την συσχέτισή τους με πολλές επιστήμες. Για τη βιολογία αποτελούν ίχνη των παλαιότερων μορφών ζωής και μελετώνται για τη σχέση τους με την εξέλιξη των προκαρυωτικών και ευκαρυωτικών οργανισμών. Αντίστοιχα στην αστροβιολογία, είναι σημαντικές δομές μελέτης και πιθανοί δείκτες ζωής στον Άρη. Τέλος, στη γεωλογία, βρίσκουν εφαρμογή στους κλάδους της παλαιοντολογίας, στρωματογραφίας, οικονομικής γεωλογίας, παλαιοκλιματολογίας και παλαιοωκεανογραφίας.



Allwood, A. C., Walter, M. R., Kamber, B. S., Marshall, C. P., and Burch, I. W., 2006. Stromatolite reef from the Early Archaean era of Australia. *Nature*, 441(7094), 714-718.

Altermann, W., 2007. Accretion, Trapping and Binding of Sediment in Archean Stromatolites- Morphological Expression of the Antiquity of Life. *Space Sci Rev* 135, 5579.

Anadón, P., Canet, C., and Friedrich, W. L., 2013. Aragonite stromatolitic buildups from Santorini (Aegean Sea, Greece): Geochemical and palaeontological constraints of the caldera palaeoenvironment prior to the Minoan eruption (ca 3600 yr bp). *Sedimentology*, 60(5), 1128-1155.

Andersen, D. T., Sumner, D. Y., Hawes, I., Webster-Brown, J., and Mckay, C. P., 2011. Discovery of large conical stromatolites in Lake Untersee, Antarctica. *Geobiology*, 9(3), 280-293.

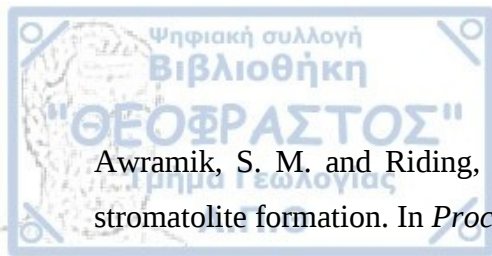
Arenas, C., and Jones, B.G., 2017. Temporal and environmental significance of microbial lamination: Insights from Recent fluvial stromatolites in the River Piedra, Spain. *Sedimentology*, 64, 6, 1597-1629.

Awramik, S.M., 1992. The History and Significance of Stromatolites. In: Schidlowski, M., Golubic, S., Kimberley, M.M., McKirdy, D.M., Trudinger, P.A. (eds) Early Organic Evolution. *Springer*, Berlin, Heidelberg.

Awramik, S. M., 1992. The oldest records of photosynthesis. In *Photosynthesis Research*, 33, 75-89.

Awramik, S. M. and Grey, K., 2005. Stromatolites: biogenicity, biosignatures, and bioconfusion. *Proceedings of SPIE - The International Society for Optical Engineering*, 5906P, 1-9.

Awramik, S.M., Margulis, L.S., and Barghoorn, E.S., 1976. Evolutionary Processes in the Formation of Stromatolites. *Developments in sedimentology*, 20, 149-162.



Awramik, S. M. and Riding, R., 1988. Role of algal eukaryotes in subtidal columnar stromatolite formation. In *Proc. Nati. Acad. Sci. USA*, 85, 5, 1327-9.

Awramik, S. M., and Sprinkle, J., 1999. Proterozoic stromatolites: The first Marine Evolutionary Biota. *Historical Biology*, 13, 4, 241-253.

Awramik, S. M., and Vanyo, J. P., 1986. Heliotropism in Modern Stromatolites. *Science*, 231, 4743, 1279-1281.

Bekker, A., 2023. Huronian Glaciation. In *Encyclopedia of Astrobiology* (pp. 1356-1363). Springer Berlin Heidelberg.

Biddanda, B. A., McMillan, A. C., Long, S. A., Snider, M. J., and Weinke, A. D., 2015. Seeking sunlight: Rapid phototactic motility of filamentous mat-forming cyanobacteria optimize photosynthesis and enhance carbon burial in Lake Huron's submerged sinkholes. *Frontiers in Microbiology*, 6, 930.

Biddanda, B. A., Weinke, A. D., and Stone, I. P., 2023. Extant mat microbes synchronize vertical migration to a diel tempo. *Journal of Great Lakes Research*, 49(1), 220-228.

Black, M., 1933. *The Precipitation of Calcium Carbonate on the Great Bahama Bank*. Geological Magazine ,70 ,10 ,455 - 466.

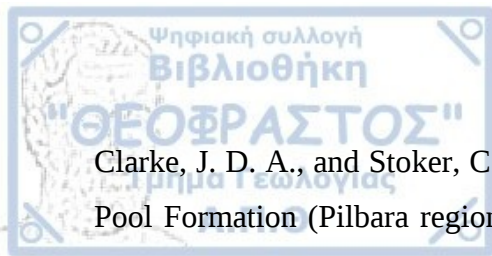
Bodył, A., and Mackiewicz, P., 2013. Endosymbiotic Theory. In *Brenner's Encyclopedia of Genetics: Second Edition* (484-492). Elsevier Inc.

Bosak, T., Knoll, A. H., and Petroff, A. P., 2013. The meaning of stromatolites. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41, 21-44.

Brocks, J. J., 2018. The transition from a cyanobacterial to algal world and the emergence of animals. In *Emerging Topics in Life Sciences*, 2 ,2 ,181-190. Portland Press Ltd.

Burne, R. and Moore, L., 1987. Microbialites: Organosedimentary Deposits of Benthic Microbial Communities. *Palaio*. 2. 241-254.

Carr, M.H., 2007. The Surface of Mars. *Cambridge University Press*.



Clarke, J. D. A., and Stoker, C. R., 2013. Searching for stromatolites: The 3.4Ga Strelley Pool Formation (Pilbara region, Western Australia) as a Mars analogue. *Icarus*, 224(2), 413-423.

Cockell, C. S., Bush, T., Bryce, C., Direito, S., Fox-Powell, M., Harrison, J. P., Lammer, H., Landenmark, H., Martin-Torres, J., Nicholson, N., Noack, L., O'Malley-James, J., Payler, S. J., Rushby, A., Samuels, T., Schwendner, P., Wadsworth, J., and Zorzano, M. P., 2016. Habitability: A Review. In *Astrobiology*, 16, 1, 89-117. Mary Ann Liebert Inc.

Cowen, R., 2013. History of Life. 5th ed. Oxford: Wiley-Blackwell.

Craig, J.M., Kumar S., Hedges S.B., 2023. The origin of eukaryotes and rise in complexity were synchronous with the rise in oxygen. In *Frontiers in Bioinformatics*, 3.

Défarage C, Trichet J, Maurin A, Hucher M., 1994a. Kopara in Polynesian atolls: early stages of formation of calcareous stromatolites. *Sediment Geol* 89, 9-23.

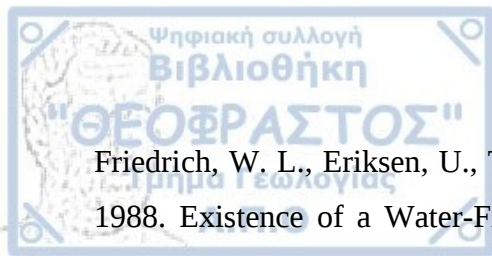
Défarage, C., Trichet J., and Couté A., 1994b. On the appearance of cyanobacterial calcification in modern stromatolites. *Sedimentary Geology*, 94(1), 11-19.

Dupraz, C., and Visscher, P.T., 2005. Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats. In *Trends in Microbiology*, 13, 9, 429 – 438.

Dupraz, C., Reid, R. P., Braissant, O., Decho, A. W., Norman, R. S., and Visscher, P. T., 2009. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. In *Earth-Science Reviews*, 96, 3, 141-162.

Eriksen, U., Friedrich, W.L., Buchardt, B., Tauber, H. and Thomsen, M.S., 1990. The Stronghyle Caldera: Geological, Palaeontological and Stable Isotope Evidence from Radiocarbon Dated Stromatolites from Santorini. In: Hardy, D.A., Ed., Thera and the Aegean World III, *The Thera Foundation*, London, 2, 139-150.

Flemming, H. C., Wingender, J., Szewzyk, U., Steinberg, P., Rice, S. A., and Kjelleberg, S., 2016. Biofilms: An emergent form of bacterial life. In *Nature Reviews Microbiology*, 14, 9, 563-575. Nature Publishing Group.



Friedrich, W. L., Eriksen, U., Tauber, H., Heinemeier, J., Rud, N., and Thomsen, M. S., 1988. Existence of a Water-Filled Caldera Prior to the Minoan Eruption of Santorini, Greece. In *Naturwissenschaften*, 75. Springer-Verlag.

Garrett, P., 1970. Phanerozoic Stromatolites: Noncompetitive Ecologic Restriction by Grazing and Burrowing Animals. *Science*, 169,171-173.

Gaucher, C., Sial, A. N., and Frei, R., 2015. Chemostratigraphy of Neoproterozoic Banded Iron Formation (BIF): Types, Age and Origin. In *Chemostratigraphy: Concepts, Techniques, and Applications*, 433-449. Elsevier Inc.

Gough, D.O., 1981. Solar Interior Structure and Luminosity Variations. In Domingo, V. (eds) *Physics of Solar Variations*. Springer, Dordrecht.

Grey, K and Awramik, S. M., 2020. Handbook for the study and description of microbialites. *Geological Survey of Western Australia*, Bulletin 147, 278p.

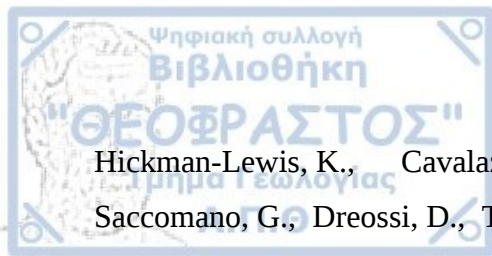
Grey, K., and Thorne, A. M., 1985. Biostratigraphic significance of stromatolites in upward shallowing sequences of the early Proterozoic Duck Creek dolomite, Western Australia. In *Precambrian Research*, 29, 1-3,183-206.

Grey, K., and Planavsky, N. J., 2009. Microbialites of Lake Thetis, Cervantes, Western Australia: a field guide. *Geological Survey of Western Australia*.

Guidry, S. A., and Chafetz, H. S., 2003. Anatomy of siliceous hot springs: Examples from Yellowstone National Park, Wyoming, USA. *Sedimentary Geology*, 157, 1-2, 71-106.

Harzhauser, M., Peckmann, J., Birgel, D., Draganits, E., Mandic, O., Theobalt, D., Huemer J., 2014. Stromatolites in the Paratethys Sea during the Middle Miocene climate transition as witness of the Badenian salinity crisis. In *Facies*, 60, 429- 444.

Head, J.W.III., Hiesinger, H., Ivanov, M.A., Kreslavsky, M.A., Pratt, S., Thomson, B.J., 1999. Possible Ancient Oceans on Mars: Evidence from Mars Orbiter Laser Altimeter Data. *Science*, 286, 5447, 2134-2137.



Hickman-Lewis, K., Cavalazzi, B., Giannoukos, K., D'Amico, L., Vrbaski, S., Saccomano, G., Dreossi, D., Tromba, G., Foucher, F., Brownscombe, W., Smith, C.L., Westall, F., 2022. Advanced two- and three-dimensional insights into Earth's oldest stromatolites (ca. 3.5 Ga): Prospects for the search for life on Mars. *Geology*, 51, 1, 33-38.

Higgins, J.A., Fischer, W.W., Schrag, D.P., 2009. Oxygenation of the ocean and sediments: Consequences for the seafloor carbonate factory. In *Earth and Planetary Science Letters*, 284, 1-2, 25-33.

Hill, A. C., Cotter, K. L., and Grey, K., 2000. Mid-Neoproterozoic biostratigraphy and isotope stratigraphy in Australia. In *Precambrian Research*, 100, 1-3, 281-298.

Himmler, T., Smrzka, D., Zwicker, J., Kasten, S., Shapiro, R. S., Bohrmann, G., and Peckmann, J., 2018. Stromatolites below the photic zone in the northern Arabian Sea formed by calcifying chemotrophic microbial mats. *Geology*, 46(4), 339-342.

Hofmann, H. J., 1973. Stromatolites: Characteristics and Utility. In *Earth-Science Reviews*, 9.

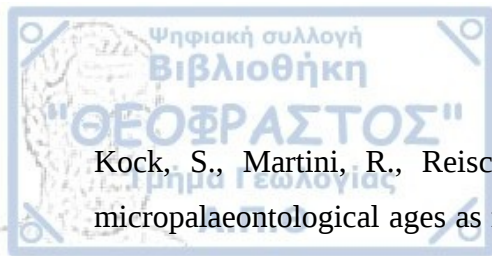
Hofmann, H.J., 2000. Archean Stromatolites as Microbial Archives. In: Riding, R.E., Awramik, S.M. (eds) *Microbial Sediments*. Springer, Berlin, Heidelberg.

Isley, A. E., 1995. Hydrothermal Plumes and the Delivery of Iron to Banded Iron Formation¹. In *The Journal of Geology*, 103, 2, 169-185.

Jékely, G., 2009. Evolution of phototaxis. In *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 1531, 2795-2808. Royal Society.

Joseph, R. G., Planchon, O., Duxbury, N. S., Latif, K., Kidron, G. J., Consorti, L., Armstrong, R. A., Gibson, C., and Schild, R., 2020. Oceans, Lakes, and Stromatolites on Mars. *Advances in Astronomy*, 2020.

Klein, C., 2005. Some Precambrian banded iron-formations (BIFs) from around the world: Their age, geologic setting, mineralogy, metamorphism, geochemistry, and origin. In *American Mineralogist*, 90, 10, 1473-1499). Mineralogical Society of America.



Kock, S., Martini, R., Reischmann, T., Stampfli, G.M., 2006. Detrital zircon and micropalaeontological ages as new constraints for the lowermost tectonic unit (Talea Ori unit) of Crete, Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 243, 3-4, 307-321.

Kopp, R. E., Kirschvink, J. L., Hilburn, I. A., and Nash, C. Z., 2005. The Paleoproterozoic snowball Earth: A climate disaster triggered by the evolution of oxygenic photosynthesis. In *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102, 32, 11131-11136.

Krajewski, K.P., Leśniak, P.M., Łacka, B., Zawidzki, P., 2000. Origin of phosphatic stromatolites in the Upper Cretaceous condensed sequence of the Polish Jura Chain. In *Sedimentary Geology*, 136, 1-2, 89-112.

Kurucz, S., Fralick, P., Homann M., Lalonde, S., 2021. Earth's first snowball event: Evidence from the early Paleoproterozoic Huronian Supergroup. In *Precambrian Research*, 365(106408).

Kusky, T.M., Vanyo, J.P., 1991. Plate Reconstructions Using Stromatolite Heliotropism. In *The Journal of Geology*, 99, 3, 321–335.

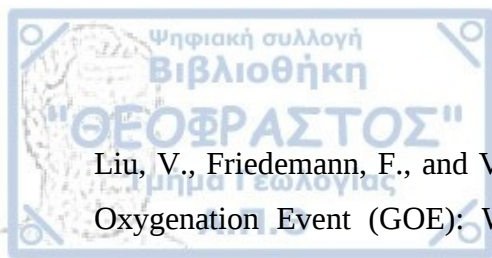
Latif, K., Ray, J. G., and Planchon, O., 2021. Algae on Mars: A Summary of the Evidence. In *Journal of Astrobiology Algae on Mars*, 7.

Lee, J-H., 2021. Stromatolites. In: Alderton, David; Elias, Scott A. (eds.) *Encyclopedia of Geology*, 2nd edition, 3, 375-388.

Lee, S-J., Browne, K.M., Golubic, S., 2000. On Stromatolite Lamination. In Riding, R.E., Awramik, S.M. (eds) *Microbial Sediments*. Springer, Berlin, Heidelberg.

Li, J., Benzerara, K., Bernard, S., and Beyssac, O., 2013. The link between biomineralization and fossilization of bacteria: Insights from field and experimental studies. In *Chemical Geology*, 359, 49-69. Elsevier B.V.

Ligrone, R., 2019. Biological Innovations that Built the World: A Four-billion-year Journey through Life and Earth History. *Springer International Publishing*.



Liu, V., Friedemann, F., and Viktor, S., 2022. An Alternative Explanation for the Great Oxygenation Event (GOE): Weathering of Rocks Containing Minerals with Peroxy Bonds. *AGU Fall Meeting Abstracts*, December 1, 2022, B25C-1581.

Logan, B.W., 1961. Cryptozoon and Associate Stromatolites from the Recent, Shark Bay, Western Australia. In *The Journal of Geology*, 69, 5, 517-533.

Logan, B.W., Rezak, R., Ginsburg, R.N., 1964. Classification and environmental significance of algal stromatolites. *Journal of Geology*, 72, 68-83

Luo, G., Zhu, X., Wang, S., Zhang, S., and Jiao, C., 2022. Mechanisms and climatic-ecological effects of the Great Oxidation Event in the early Proterozoic. In *Science China Earth Sciences*, 65, 9, 1646-1672.

Lyons, T. W., Reinhard, C. T., and Planavsky, N. J., 2014. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere. In *Nature*, 506, 7488, 307-315.

Margulis, L., Lopez Baluja, L., Awramik, S. M., and Sagan, D., 1986. Community living long before man: Fossil and Living Microbial Mats and Early Life. In *The Science of the Total Environment*, 56.

Mckay, C.P., 1997. The search for life on mars. *Orig Life Evol Biosph* 27, 263-289.

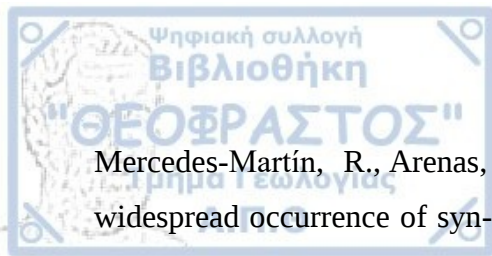
McLoughlin, N., Wilson, L. A., and Brasier, M. D., 2008. Growth of synthetic stromatolites and wrinkle structures in the absence of microbes - implications for the early fossil record. *Geobiology*, 6, 2, 95-105.

Mcnamara, K. J., 2009. Stromatolites. Rev. ed. *Western Australian Museum*.

Mcnamara, K. J., and Awramik, S. M., 1992. Stromatolites: a key to understanding the early evolution of life. *Science Progress*, 76, 3/4 (301/302), 345-364.

Melezhik, V. A., 2006. Multiple causes of Earth's earliest global glaciation. *Terra Nova*, 18(2), 130-137.

Melezhik, V. A., Young, G. M., Eriksson, P. G., Altermann, W., Kump, L. R., and Lepland, A., 2013. Huronian-age glaciation. *Frontiers in Earth Sciences*, 8, 1059-1109.



Mercedes-Martín, R., Arenas, C., Salas, R., 2014. Diversity and factors controlling widespread occurrence of syn-rift Ladinian microbialites in the western Tethys (Triassic Catalan Basin, NE Spain). In *Sedimentary Geology*, 313, 68-90.

Misra, K.C., 1999. Understanding Mineral Deposits. *Kluwer Academic Publishers, Springer*.

Montaggioni, L.F., and Camoin, G.F., 1993. Stromatolites associated with corallgal communities in Holocene high-energy reefs. *Geology*, 21, 2, 149-152.

Monty, C., 1977. Evolving Concepts on the Nature and the Ecological Significance of Stromatolites. In Flügel, E. (eds) Fossil Algae. *Springer*, Berlin, Heidelberg.

Moore, L.S., and Burne, R.V., 1994. The Modern Thrombolites of Lake Clifton, Western Australia. In Bertrand-Sarfati, J., Monty, C. (eds) Phanerozoic Stromatolites II. *Springer*, Dordrecht.

Mukherjee, I., Corkrey, R., Large, R., and Danyushevsky, L., 2023. Abiotic and biotic constraints on Earth's ancient colonisers in the Proterozoic. *Precambrian Research*, 393.

Neukirchen, F. and Gunnar, R., 2020. The World of Mineral Deposits: A Beginner's Guide to Economic Geology. *Springer*.

Nutman, A. P., Bennett, V. C., Friend, C. R. L., van Kranendonk, M. J., and Chivas, A. R., 2016. Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures. *Nature*, 537(7621), 535-538.

Olejarz, J., Iwasa, Y., Knoll, A. H., and Nowak, M. A., 2021. The Great Oxygenation Event as a consequence of ecological dynamics modulated by planetary change. *Nature Communications*, 12(1).

Paul, A., Lokier, S. W., Sherry, A., Andrade, L. L., Court, W. M., van der Land, C., Dutton, K. E., and Head, I. M., 2021. Erosion-initiated stromatolite and thrombolite formation in a present-day coastal sabkha setting. *Sedimentology*, 68(1), 382-401.

Pacton, M., Hunger G., Martinuzzi, V., Cusminsky G., Burdin B., Barmettler K., Vasconcelos C., Ariztegui, D., 2015. Organomineralization processes in freshwater stromatolites: a living example from eastern Patagonia. *The Depositional Record* (130-146). John Wiley and Sons Ltd on behalf of International Association of Sedimentologists.

Peters, S. E., Husson, J. M., and Wilcots, J., 2017. The rise and fall of stromatolites in shallow marine environments. *Geology*, 45(6), 487-490.

Playford, P. E., Cockbain, A. E., Berry, P. F., Roberts, A. P., Haines, P. W., Brooke, B., and of Western Australia, G. S., 2013. The geology of Shark Bay. *Geological Survey of Western Australia*, Bulletin 146, 281p.

Pomoni-Papaioannou, F., and Solakius, N., 1991. Phosphatic hardgrounds and stromatolites from the limestone/shale boundary section at Prossilion (Maastrichtian-Paleocene) in the Parnassus-Ghiona Zone, Central Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 86, 243-254.

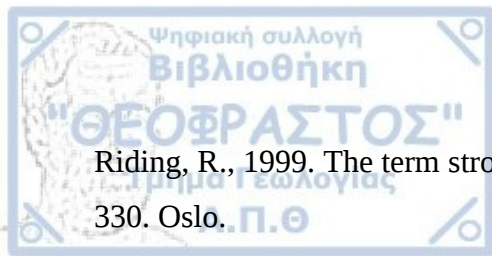
Prieto-Barajas, C.M., Valencia-Cantero, E., Santoyo, G., 2018. Microbial mat ecosystems: Structure types, functional diversity, and biotechnological application. *Electronic Journal of Biotechnology*, 31, 48-56.

Reid, R. P., Macintyre, I. G., Browne, K. M., Steneck, R. S., and Miller, T., 1995. Modern marine stromatolites in the Exuma Cays, Bahamas: Uncommonly common. *Facies*, 33(1), 1-17.

Reitner, J., Quéric, N.-V., Arp, G., 2012. Advances in Stromatolite Geobiology. Lecture Notes in Earth Sciences. *Springer-Verlag Berlin Heidelberg*.

Reitner, J., Quéric, N.-V., Reich, M., 2008. *Geobiology of stromatolites: International Kalkowsky-Symposium, Göttingen, October 4-11, 2008*, Universitätsverlag Göttingen.

Retallack G.J., 2012. Criteria for Distinguishing Microbial Mats and Earths. Microbial Mats in Siliciclastic Depositional Systems Through Time, (N. Noffke; H. Chafetz, Ed.). *Society for Sedimentary Geology*, 101.



Riding, R., 1999. The term stromatolite: towards an essential definition. *Lethaia*, 32, 321-330. Oslo.

Riding, R., 2005. Phanerozoic reefal microbial carbonate abundance: comparisons with metazoan diversity, mass extinction events, and seawater saturation state. In *revista Española de Micropaleontología*, 37, 1.

Riding, R., 2011. The nature of stromatolites: 3,500 million years of history and a century of research. *Lecture Notes in Earth Sciences*, 131, 29-74.

Rishworth, G. M., Perissinotto, R., and Bird, M. S., 2016. Coexisting living stromatolites and infaunal metazoans. *Oecologia*, 182(2), 539-545.

Rizzo, V., 2020. Why should geological criteria used on Earth not be valid also for Mars? Evidence of possible microbialites and algae in extinct Martian lakes. *International Journal of Astrobiology*, 19, 3, 283-294.

Schirrmeister, B. E., de Vos, J. M., Antonelli, A., and Bagheri, H. C., 2013. Evolution of multicellularity coincided with increased diversification of cyanobacteria and the Great Oxidation Event. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(5), 1791-1796.

Semikhatov, M.A., Raaben, M.E., 2000. Proterozoic Stromatolite Taxonomy and Biostratigraphy. In: Riding, R.E., Awramik, S.M. (eds) *Microbial Sediments*. Springer, Berlin, Heidelberg.

Shapiro, R. S., 2007. Stromatolites. A 3.5-Billion-Year Ichnologic Record. In *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*, 382-390. Elsevier.

Solakius, N., and Kati, M., 2001. The palaeogeographic distribution of stromatolites in the parnassus zone, central greece, during the early to middle paleocene. In *Bulletin of the Geological Society of Greece*, 34, 2, 779.

Suosaari, E. P., Reid, R. P., Playford, P. E., Foster, J. S., Stolz, J. F., Casaburi, G., Hagan, P. D., Chirayath, V., Macintyre, I. G., Planavsky, N. J., and Eberli, G. P., 2016. New



multi-scale perspectives on the stromatolites of Shark Bay, Western Australia. *Scientific Reports*, 6.

Sweetman, A. K., Smith, A. J., de Jonge, D. S. W., Hahn, T., Schroedl, P., Silverstein, M., Andrade, C., Edwards, R. L., Lough, A. J. M., Woulds, C., Homoky, W. B., Koschinsky, A., Fuchs, S., Kuhn, T., Geiger, F., and Marlow, J. J., 2024. Evidence of dark oxygen production at the abyssal seafloor. *Nature Geoscience*, 17, 737–739.

Vanyo, J.P., Awramik, S.M., 1985. Stromatolites and Earth- Sun- Moon dynamics. *Precambrian Res.*, 29, 121-142.

Walter, M. R. (ed), 1976. Stromatolites. *Developments in Sedimentology*. Elsevier, Amsterdam, 790.

Walter, M., Buick, R. and Dunlop, J., 1980. Stromatolites 3,400-3,500 Myr old from the North Pole area, Western Australia. *Nature* 284, 443-445.

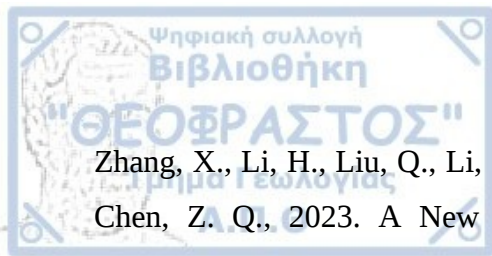
Walter, M. R., and Heys, G. R., 1985. Links between the rise of the metazoa and the decline of stromatolites. In *Precambrian Research*, 29, 149-174.

Westall, F., 1999. The nature of fossil bacteria: A guide to the search for extraterrestrial life. *Journal of Geophysical Research: Planets*, 104, 7, 16437-16451.

Westall, F., Foucher, F., Cavalazzi, B., 2009. No Stromatolites on Mars? *40th Lunar and Planetary Science Conference*, March 23-27, 2009.

Williams, G. E., Jenkins, R. J. F., Walter, M. R., 2007. No heliotropism in Neoproterozoic columnar stromatolite growth, Amadeus Basin, central Australia: Geophysical implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 249(1-2), 80-89.

Zawaski, M.J., Kelly, N.M., Orlandini, O.F., Nichols, C.I., Allwood, A.C., and Mojzsis, S.J., 2020. Reappraisal of purported ca. 3.7 Ga stromatolites from the Isua Supracrustal Belt (West Greenland) from detailed chemical and structural analysis. *Earth and Planetary Science Letters*, 545, 116409.



Zhang, X., Li, H., Liu, Q., Li, Z., Reymond, C. E., Zhang, M., Huang, Y., Chen, H., and Chen, Z. Q., 2023. A New Machine-Learning Extracting Approach to Construct a Knowledge Base: A Case Study on Global Stromatolites over Geological Time. *Journal of Earth Science*, 34(5), 1358-1373.

ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Καρράς, Κ.Ν., 1994. Η ανθρακική πλατφόρμα Παρνασσού κατά το Ανώτερο Ιουρασικό-Κατώτερο Κρητιδικό (Στρωματογραφική Διάρθρωση & Παλαιογεωγραφική Εξέλιξη). *Διδακτορική Διατριβή, Τομέας ιστορικής Γεωλογίας και Παλαιοντολογίας, Πανεπιστήμιο Αθηνών*.

Χώτος, Γ. Ν., 2019. Φυκολογία (μέρος 3^ο)- Κυανοβακτήρια. *Πανεπιστημιακές σημειώσεις. Πανεπιστήμιο Πατρών. Τμήμα αλιείας & υδατοκαλλιέργειών. Εργαστήριο καλλιέργειας πλαγκτού*.

ΕΙΚΟΝΕΣ

Pentecost, Allan (Photographer), Pentecost, Allan (Artist) (2016). Diagnostic Drawing: Cyanobacteria - unicellular and colonial (image title). Freshwater Biological Association (publisher).

ΙΣΤΟΣΕΛΙΔΕΣ

Government of Western Australia, Department of Biodiversity, Conservation and Attractions. <https://www.sharkbay.org/nature/geology/salinity/> (ανακτήθηκε 09-08-24).

Kluessendorf, J. (06/11/2000). United States Department of the Interior, National Park Service. https://npgallery.nps.gov/NRHP/GetAsset/NHLS/99000631_text (ανακτήθηκε 02-08-2024).