

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ И БИОРАЗНООБРАЗИЯ

к 70-летию
А.Ю. Розанова

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2006

ББК 28.1

Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. М.: Т-во научных изданий КМК. 2006. 600 с.

Сборник, посвященный 70-летию директора Палеонтологического института Российской академии наук, члена-корреспондента РАН, профессора Алексея Юрьевича Розанова, включает 39 статей по актуальным проблемам широкого спектра дисциплин, входящих в циклы наук о Жизни и о Земле, включая планетологию, микробиологию, эволюционную теорию, бактериальную палеонтологию, эволюционную морфологию, палеоэкологию, палеогеографию, биостратиграфию, литологию и другие. Данная тематика отражает основные направления, разрабатываемые в рамках программ Президиума РАН № 18 «Происхождение и эволюция биосферы» и № 11 «Биоразнообразии и динамика генофондов», а также программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

Редакционная коллегия: Т.Б. Леонова, А.В. Лопатин, С.В. Рожнов,
Г.Т. Ушатинская, А.А. Шевырев

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

© Палеонтологический институт РАН, 2006

© Коллектив авторов, 2006

© Сергей Новиков, фото на фронтисписе, 2006

© Т-во научных изданий КМК, издание, 2006

ISBN 5-87317-299-4

Предисловие

Предлагаемый вниманию читателей сборник «Эволюция биосферы и биоразнообразия» посвящен 70-летию директора Палеонтологического института Российской академии наук, члена-корреспондента РАН, профессора Алексея Юрьевича Розанова, выдающегося естествоиспытателя, палеонтолога, геолога и биолога.

Формирование Алексея Юрьевича, внука известного русского геолога, как ученого началось в аудиториях Московского геолого-разведочного института, в лабораториях и экспедициях Геологического института АН СССР. В студенческие годы ему посчастливилось слушать лекции знаменитых геологов, преподававших в МГРИ: Н.С. Шатского, М.В. Муратова, Н.И. Николаева, М.С. Швецова, Е.В. Шанцера, В.А. Вахрамеева, Р.Л. Мерклина, Д.С. Соколова и др. Алексей Юрьевич считает своими учителями замечательных отечественных геологов и палеонтологов: Д.С. Кизильватера, С.В. Тихомирова, В.В. Меннера, Д.С. Соколова, Б.М. Келлера, И.Т. Журавлеву, В.В. Хоментовского. От них он унаследовал полную поглощенность наукой и осознание личной ответственности за ее развитие.

Алексея Юрьевича всегда влекли к себе малоизвестные области науки. Предметом его первых исследований стали такие важные проблемы, как базальная граница и расчленение нижнего кембрия, загадка появления древнейших скелетных организмов. Во время интенсивных полевых работ конца 1950-х и начала 1970-х гг. Алексей Юрьевич совместно с коллегами детально изучил все основные разрезы нижнекембрийских отложений Средней Сибири, собрал огромные коллекции ископаемых. Специальные полевые работы были проведены им и за рубежом: в Австрии, США, Канаде, Франции, Польше и Монголии. Объектом его специальных исследований стали археоциаты, самая представительная коллекция которых со всего мира оказалась в Палеонтологическом институте благодаря целенаправленным сборам Розанова. В результате изучения археоциат была создана зональная схема расчленения нижнего кембрия по этой группе ископаемых. А.Ю. Розанов предложил совершенно новый подход к изучению археоциат: впервые на палеонтологическом материале он использовал методику гомологических рядов Н.И. Вавилова, что позволило выявить закономерности формирования таксономических признаков и создать систему правильных археоциат — основной группы древнейших скелетных организмов. Эти данные вошли во все международные справочники. Результаты исследований А.Ю. Розанова, изложенные в его кандидатской (1964) и докторской (1971) диссертациях, а также в ряде монографий, составили основу расчленения нижнего кембрия на четыре яруса: томмотский, атдабанский, ботомский и тойонский. Разработанная им вместе с коллегами стратиграфическая схема была принята в качестве унифицированной для Сибирской платформы и смежных областей, а также широко используется в других регионах мира.

Еще одной новацией Алексея Юрьевича в этот период было широкое внедрение в практику изучения древнейших ископаемых химического препарирования, которому он учился в Варшаве у профессора Р. Козловского. Этот метод, ставший основным при извлечении мелких ископаемых из пород нижнего кембрия, привел к открытию множества новых групп организмов, известных под общим названием «мелкораковинных ископаемых».

Новый этап в деятельности А.Ю. Розанова начался в 1977 г. в связи с его переходом в Палеонтологический институт в качестве заместителя директора по научной работе. Он создал здесь лабораторию древнейших скелетных организмов, вскоре ставшую международным центром изучения самых ранних раковинных ископаемых. Алексей Юрье-

вич объединил и возглавил большую группу палеонтологов и геологов из разных городов Советского Союза, занимавшихся проблемами стратиграфии кембрия и изучением древнейших организмов. Работы этого коллектива вышли за первоначальные рамки и приобрели глобальное значение. Были разработаны стратиграфические схемы для кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы, Алтае-Саянской складчатой области, Южной Австралии, Канады и Монголии, проведена их корреляция, описаны многочисленные ископаемые различных групп. Помимо палеонтологических материалов, при исследованиях использовались палеомагнитные, седиментологические и геохимические данные, что позволило создать обоснованную палеогеографическую картину кембрия, показавшую наличие в это время первого в фанерозое суперконтинента – Палеопангеи. Биогеографические исследования привели к выводу, что кембрийский бассейн на территории Сибирской платформы являлся центром происхождения археоциат, были прослежены пути миграции, время и области формирования вторичных центров диверсификации этой группы ископаемых. Эти работы, опубликованные в виде серии монографий, основным автором и редактором которых был А.Ю. Розанов, выдвинули его в ряды самых авторитетных специалистов в области изучения кембрия. Долгое время он работал в Международной подкомиссии по кембрийской стратиграфии (12 лет был ее председателем, а затем избран почетным членом) и в рабочей группе по границе кембрия и докембрия при Международной комиссии по стратиграфии. Признанием заслуг Алексея Юрьевича в научной и организационной деятельности на международном уровне явилось его членство в Научном Совете Международной программы геологической корреляции при ЮНЕСКО (1988–1994) и избрание вице-президентом Международной палеонтологической ассоциации (1992–2002).

Диапазон научных интересов А.Ю. Розанова необыкновенно широк. Продолжением работ по происхождению скелетной фауны стали исследования проблем биоминерализации. Алексей Юрьевич был инициатором и руководителем в Палеонтологическом институте работ по изучению микроструктуры скелетных образований ископаемых организмов. Благодаря его усилиям институт приобрел современную электронно-микроскопическую и аналитическую технику, был организован компьютерный отдел, и ПИН стал центром самых передовых методов палеонтологических исследований.

В последнее время особое внимание А.Ю. Розанов уделяет проблемам возникновения и эволюции ранних форм жизни, которые были основным биотическим компонентом биосферы на протяжении большей части земной истории. Алексей Юрьевич — один из создателей нового научного направления — бактериальной палеонтологии. Проведенные им совместно с коллегами работы показали ключевую роль бактериальных сообществ в образовании ряда осадочных полезных ископаемых и выявили присутствие ископаемых микроорганизмов в углистых хондритах (метеоритах). Неоднозначно принятые некоторой частью научного сообщества, эти результаты получили высокое признание за рубежом и составили одно из фундаментальных направлений в деятельности NATO Advanced Study Institute on Perspectives in Astrobiology. Совместные исследования с НАСА привели к значительным успехам, которые позволили А.Ю. Розанову организовать по постановлению Президиума РАН межинститутскую лабораторию бактериальной палеонтологии земных и внеземных объектов. Ее сотрудники при активном участии Алексея Юрьевича опубликовали в отечественных и зарубежных изданиях ряд фундаментальных работ по проблемам бактериальной палеонтологии, атлас ископаемых микроорганизмов, обнаруженных в фосфоритах монгольского месторождения Хубсугул и некоторых метеоритах, учебное пособие по бактериальной палеонтологии.

С 1992 г., уже около 15 лет, А.Ю. Розанов возглавляет Палеонтологический институт. За эти годы, очень сложные и трудные для всей российской науки, ПИН не только не утратил своего лидирующего положения в мировой палеонтологии, но и развил новые направления исследований, пополнился молодыми перспективными кадрами, значительно укрепил свою инструментальную базу. Несомненно, этому способствовали организаторский талант Алексея Юрьевича, его широкая научная эрудиция, увлеченность исследователя, самоотверженность борца за интересы института и палеонтологии в целом. Он сумел сплотить вокруг себя коллектив единомышленников, способный преодолевать многочисленные барьеры современной действительности и двигаться вперед. В 1997 г. А.Ю. Розанов был избран членом-корреспондентом РАН, и это высокое звание он всегда использовал во благо института.

А.Ю. Розанов ведет активную научно-организационную работу. Он успешно трудится на постах заместителя председателя Музейного совета РАН, вице-президента Всероссийского палеонтологического общества, заместителя председателя Межведомственного стратиграфического комитета, председателя Научного совета РАН по палеобиологии и эволюции органического мира, члена Национального комитета Международной геосферно-биосферной программы, главного редактора «Палеонтологического журнала», члена редколлегий многих отечественных и международных научных журналов. Он член научных обществ Франции, США, Австралии и Международного общества инженеров-оптиков. А.Ю. Розанов удостоен звания «Заслуженный деятель науки РФ», является почетным членом Всероссийского палеонтологического общества и лауреатом нескольких научных премий.

Большое внимание Алексей Юрьевич уделяет воспитанию новых кадров палеонтологов, участвуя в подготовке аспирантов и являясь научным руководителем ежегодной Всероссийской школы молодых ученых-палеонтологов, работающей на базе Палеонтологического института. Студенты и выпускники кафедры палеонтологии Геологического факультета МГУ, где А.Ю. Розанов читает лекции по курсам «Биостратиграфия» и «Бактериальная палеонтология», а также ведет семинарские занятия по палеобиогеографии и палеонтологии, знают его как требовательного и справедливого профессора, намного больше знаний ценящего умение их творчески осмысливать и применять на практике. Для научной координации и технического обеспечения палеонтологического образования еще в 1989 г. в ПИН был создан филиал кафедры палеонтологии МГУ, которым также руководит Алексей Юрьевич.

Еще одной важной составляющей плодотворной работы Палеонтологического института является создание и поддержание благоприятствующего научному творчеству эмоционального климата, той положительной психологической атмосферы, для которой важнейшее значение имеет личное обаяние юбиляра. Алексей Юрьевич способен создать необходимый эмоциональный импульс, вдохновить личным примером, умеет своевременно поддержать, дать совет и тактично направить, а также всегда готов взять на себя любую ответственность. Привлекательными свойствами его натуры являются и оригинальность мышления, и живая восприимчивость ко всему новому, и, разумеется, замечательное чувство юмора.

Алексей Юрьевич находится в расцвете творческих сил, он полон новых идей и замыслов. Мы, его коллеги, искренне желаем юбиляру долгих плодотворных лет, здоровья и счастья, больших творческих успехов и воплощения в жизнь его самых смелых проектов.

Несколько слов о настоящем сборнике. Более 10 лет А.Ю. Розанов руководил темой «Козэволюция экосистем в условиях глобальных изменений прошлого», которая была

одной из ведущих в федеральной целевой научно-технической программе «Глобальные изменения климата и их вероятные последствия», возглавляемой акад. Н.П. Лаверовым. В последние годы А.Ю. Розанов активно участвует в разработке научных программ Президиума РАН. В программе «Биоразнообразии и динамика генофондов» он совместно с академиком Г.В. Добровольском координирует работы по направлению «Изучение эволюции биоразнообразия, механизмов устойчивости природных биосистем и средообразующих функций биоразнообразия». Особенно многогранной и плодотворной является деятельность А.Ю. Розанова по подпрограмме II программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы». На посту заместителя координаторов, академиков Н.Л. Добрецова и Г.А. Заварзина, он проводит большую работу по организации и координации исследований 47 проектов восьми направлений этой подпрограммы — от абиогенного синтеза вещества на догеологических этапах формирования Земли и мира РНК до коэволюции абиотических и биотических событий и механизмов антропогенеза. Его огромная творческая и организационная энергия позволила Палеонтологическому институту стать головной организацией в этой подпрограмме, объединяющей работу научных коллективов из 27 институтов РАН. При этом сам Алексей Юрьевич успевает заниматься научной работой сразу по нескольким проектам.

Этот сборник в какой-то мере призван показать, что усилия Алексея Юрьевича по разработке перечисленных программ отнюдь не бесплодны, и, таким образом, послужить знаком уважения и признания от каждого из авторов. Представленные статьи весьма разнообразны по тематике. Достаточно перечислить хотя бы основные научные дисциплины и направления: планетология, эволюционная теория, бактериальная палеонтология, таксономия и систематика различных групп, эволюционная морфология, палеоэкология, палеобиогеография, палеогеография, биостратиграфия, седиментология, литология. Для удобства, но отнюдь не по значимости, все статьи объединены в пять разделов: «Современная палеонтология: теория и методология», «Бактериальная палеонтология», «Эволюционная морфология», «Палеоэкология и эволюция сообществ» и «Проблемы стратиграфии и палеобиогеографии». Авторы статей каждого из указанных разделов могли бы поспорить с остальными, что именно в их тематику вклад юбиляра наиболее значителен, но, зная Алексея Юрьевича, можно быть уверенным, что он не остановится на достигнутом и каждое из упомянутых направлений благодаря ему вскоре обогатится чем-то новым, одновременно важным и интересным.

Таким образом, предлагаемый вниманию читателей сборник является существенным вкладом в разработку программ Президиума РАН № 18 «Происхождение и эволюция биосферы» и № 11 «Биоразнообразии и динамика генофондов», а также в программу Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».

УДК 56.01

Палеонтология и парадигмы современного естествознания

В.А. Красилов

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: vkrassilov@hotmail.com

Для парадигм современного естествознания характерны упрощенные решения сложных проблем. При этом значительные массивы научной информации оказываются излишними. В утверждении таких парадигм немаловажную роль играют внеученные — политические, коммерческие — факторы. Примерами могут служить молекулярная филогения, тектоника плит, парниковая модель климатических изменений и импактная модель массовых вымираний. В основе этих моделей лежат допущения, умозрительные механизмы и неправомерные обобщения (молекулярные часы, конвекционный механизм движения литосферных плит, потепление последних десятилетий как доказательство парникового разогрева атмосферы, иридиевая аномалия как свидетельство вымирания динозавров от столкновения Земли с астероидом). Такие теории не только дискредитируют теоретические исследования, но и наносят ущерб связанным с ними областям практической деятельности. В качестве более перспективных рассматриваются альтернативные теории эпигенетических процессов как основы филогенеза, ротационной тектоники, перераспределения тепла по поверхности Земли, изменения структуры биологического разнообразия как причины вымирания. В обосновании этих теорий ведущую роль играют палеонтологические исследования.

Ключевые слова: парадигмы естествознания, эволюция, филогения, массовые вымирания, тектогенез, климатические изменения.

Юбилей палеонтолога и организатора палеонтологических исследований — подходящий повод для разговора о ситуации в палеонтологии, которую едва ли удастся прояснить безотносительно к ситуации в естественных науках в целом. Известный философ Томас Кун (1975) утверждал, что наука развивается от одной парадигмы к другой. Смену парадигм он описывал как сложный процесс, включающий накопление данных, не укладывающихся в рамки общепринятых представлений, исчерпанность исследовательских программ, разочарование в авторитетах, смену поколений и многое другое.

Люди моего поколения, с увлечением читавшие Куна тридцать лет назад, теперь с удивлением наблюдают за тем, как парадигмы раздуваются и лопаются на глазах подобно мыльным пузырям. Раньше препятствием на пути научного прогресса был консерватизм ученых, с большим недоверием относившихся к новым идеям. Теперь опасения вызывает скорее та легкость, с которой огромные массивы накопленных знаний предаются забвению, не будучи востребованы современными парадигмами. Парадигма из инструмента

мобилизации накопленных знаний превращается в инструмент элиминации. Это новая ситуация, и мы пока не знаем, во что она разовьется.

Симптоматично, что в самых престижных международных журналах «Nature» и «Science» первичный отбор статей производят не ученые, а журналисты, лучше знающие, что интересно массовому читателю. Именно эти журналы сыграли решающую роль в стремительном утверждении таких парадигм, как тектоника плит, парниковая теория изменения климата, катастрофические столкновения Земли с астероидами, определяющие ход геологической истории, и тому подобное. Вообще деление научных журналов на престижные и непрестижные выбило почву из-под ног любителей отстаивать, как Грегор Мендель, свое особое мнение в каких-нибудь «Записках естествоиспытателей Брно». Если ваше мнение чего-то стоит, почему вас не публикует «Science»? Записки естествоиспытателей не принесут вам грантов, вы не приобретете современного оборудования, а монастырей, в которых можно было бы бесплатно ставить опыты по гибридизации растений, уже практически не осталось.

Рыночные механизмы гораздо более эффективно обеспечивают единомыслие, чем репрессирование ученых. Но может быть это и хорошо, что бесконечные споры сменились завидным единодушием, а научные идеи стали понятны массам. К сожалению, эта ситуация требует простых и однозначных решений там, где они в принципе невозможны в силу сложности и неоднозначности решаемых проблем. Упростить проблему легче всего, рассматривая ее с высоты птичьего полета, переводя ее на виртуальный уровень, где никакие факты вообще не нужны, а ведь палеонтолог склонен рыться в земле и выкапывать новые проблемы.

Далее будут кратко рассмотрены современные парадигматические модели, более подробный анализ которых и обсуждение альтернатив можно найти в других работах автора. Общее впечатление таково, что в современном естествознании можно обойтись без классических дисциплин, роль которых в формировании новых парадигм неуклонно уменьшается. Так, эволюция органического мира сейчас в основном реконструируется на основе молекулярной филогении, развитие земной коры уже объяснили геофизики, а климатические изменения, как известно, связаны с выбросами CO_2 . Нужна ли в таком случае палеонтология?

Молекулярная филогения

Раньше считали, что поскольку палеонтолог располагает сведениями о хронологической последовательности событий, о том, как все происходило на самом деле, то ему и заниматься филогенетическими построениями, привлекая данные других дисциплин. Но в наши дни эта область исследований практически монополизирована молекулярной филогенией. Палеонтологу, чтобы не отстать от времени, приходится признать, что молекулярные часы точнее, чем палеонтологическая летопись, что молекулярная филогения во всех отношениях превосходит традиционную и что должным образом отпрепарированные палеонтологические данные все это подтверждают. Правда, спрос на такого рода подтверждения неуклонно сокращается.

Методы молекулярно-филогенетических построений непрерывно совершенствуются, и их программное обеспечение становится все более сложным. Тем не менее, сохраняется ряд исходных установок, вносящих в эти построения неустранимый элемент условности. Так, постоянная скорость мутирования (молекулярные часы) — это не более чем допущение, частично, может быть, оправданное в случае нефункциональных участков, таких, как вкрапленные в ядерный геном фрагменты митохондриальной ДНК, но в

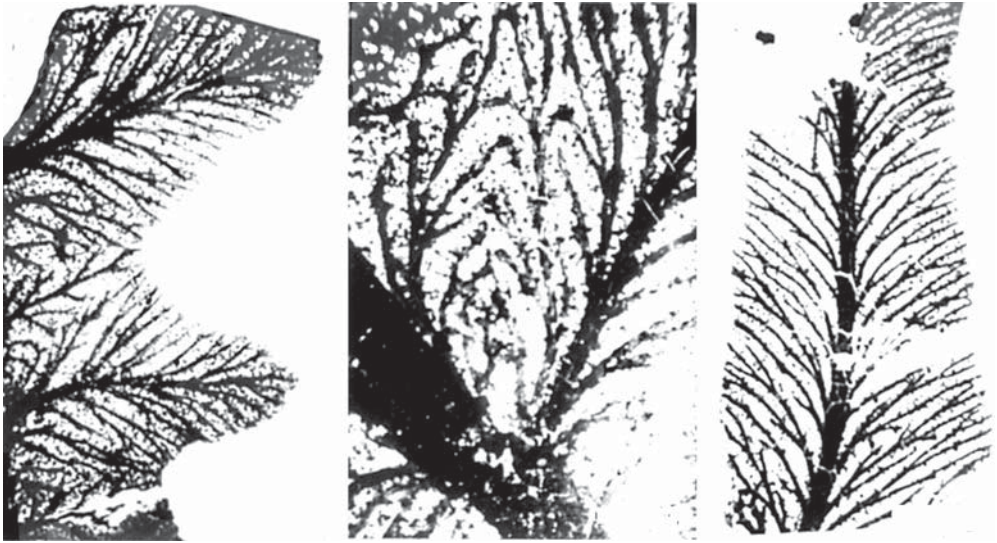


Рис. 1. Срастание сегментов листа, соединение жилок и формирование цельной листовой пластинки у триасового птеридосперма *Scytophyllum vulgare* (Prynada) Dobruskina (Krassilov, 1997a).

общем случае не имеющее ни теоретических, ни экспериментальных оснований. Монофилия не вытекает из модели, а заложена в ней и не имеет никаких предпосылок, кроме мифа об Адаме и Еве (филогения человеческого рода сейчас как раз и сводится к реконструкции молекулярной Евы). Негласно принимается необратимость развития, хотя все элементарные мутационные акты обратимы.

В любом случае, молекулярная филогения отражает эволюционную историю одного или немногих элементов генома. Как она соотносится с филогенией организмов, — это, пожалуй, самый сложный вопрос эволюционной теории, решение которого лежит за пределами молекулярно-филогенетических построений и связано с противоречивыми представлениями о роли элементарных генетических и системных эпигенетических событий. Вопреки хрестоматийным представлениям об отборе единичных мутаций как основном механизме эволюции, эволюционно значимые изменения происходят на уровне генома как системы. Данные сравнительной морфологии и палеонтологии недвусмысленно свидетельствуют о системном — макромутационном, изменении функционирования генома как первом шаге на пути эволюционных преобразований, за которым следует микромутационная доводка отдельных генов в новых условиях функционирования (Krassilov, 2004).

В основании расходящихся филогенетических линий обычно находятся макрополиморфные популяции, пределы морфологической изменчивости которых нередко превышают морфологические дистанции не только видового, но и родового или даже семейственного уровней. Некоторые примеры приведены на рис. 1, 2.

В первом случае в пределах одного полиморфного вида триасовых птеридоспермов наблюдаются варианты листовой пластинки, которые соответствуют различиям между родами этой группы (рис. 1). Во втором — преобразование трехмерных чешуелистных побегов в дорсовентральные филлокладии у макрополиморфного вида пермских голосеменных дает спектр переходных форм между хвойными и пельтаспермовыми. На рис. 3 представлен пример макромутационного возникновения мезоперигенного устьичного аппарата с большим числом побочных клеток в стволовой линии пермских хвойных.

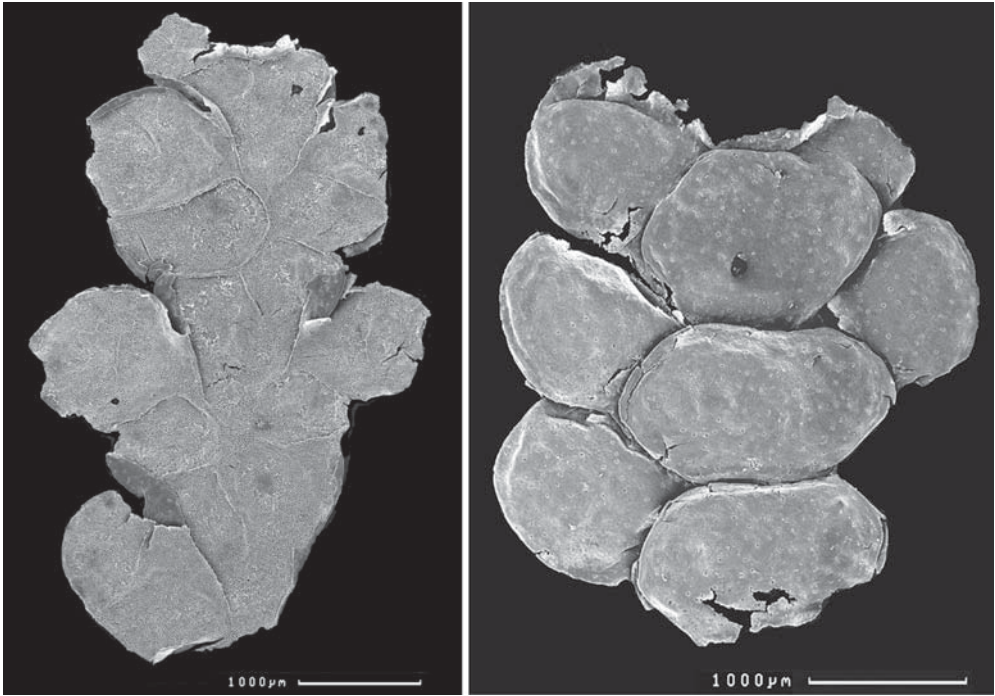


Рис. 2. Полиморфизм переходных форм от чешуелистных побегов к филлокладии у голосеменного растения из пермских отложений Европейской России (материалы Е.В. Карасева).

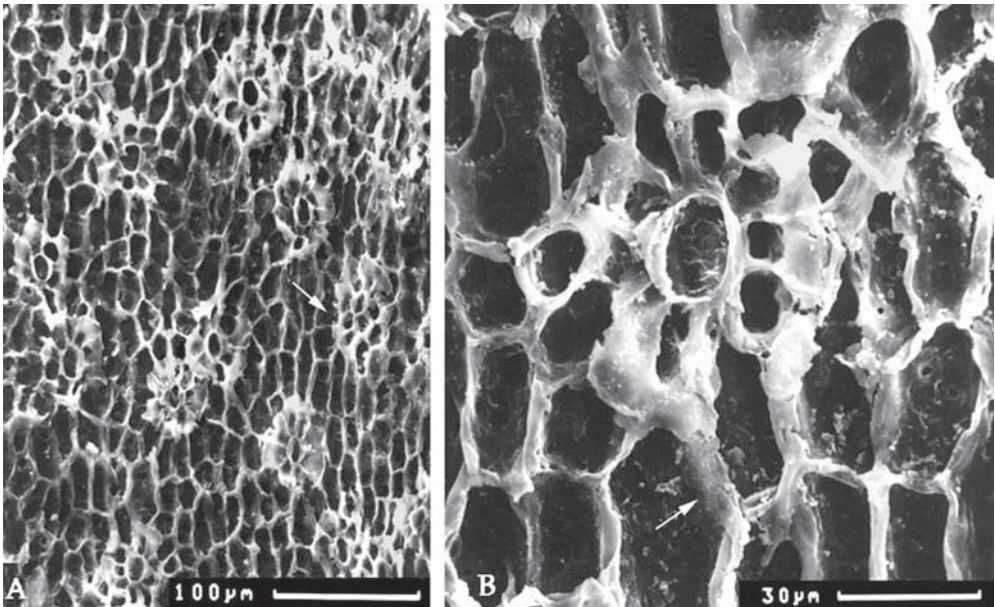


Рис. 3. Полиморфизм устьичных аппаратов у пермского хвойного *Ullmannia cf. bronnii* Goerpert. Абортированный устьичный аппарат (стрелка) в виде скопления мелких мезогенных клеток, образующих в зрелом мезоперигенном аппарате (справа) кольцо побочных клеток, прерванное вклинивающейся перигенной клеткой.

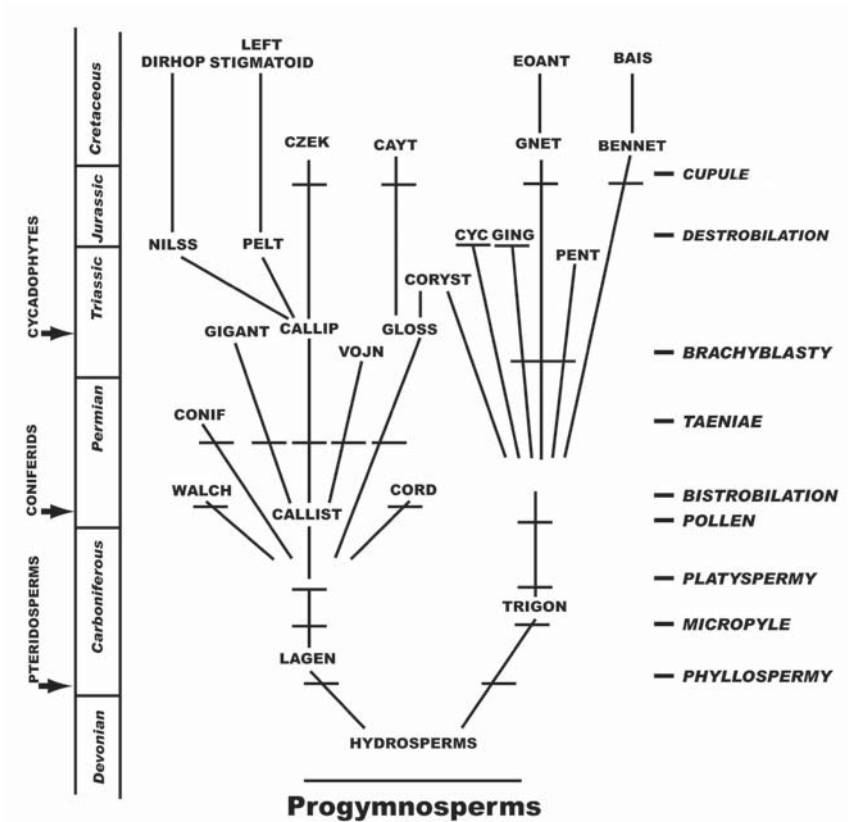


Рис. 4. Филогенетическая схема голосеменных по палеонтологическим данным (Krassilov, 1997a). Горизонтальными пунктирными линиями обозначены признаки, параллельно возникающие в различных филогенетических линиях.

Мезозойские формы как с перигенными, так и с мезогенными устьичными аппаратами могли возникнуть путем обособления соответствующих вариантов из макрополиморфной предковой популяции.

Эти примеры показывают, что дивергенция не единственный способ формирования филогенетического дерева. В результате сегрегационных процессов макрополиморфные популяции давали начало расходящимся пучкам производных форм, как это показано на рис. 4 (Krassilov, 1997a).

Противоречие между палеонтологической и молекулярной филогенией отчасти обусловлены тем, что в генетике системное представление о геноме еще не сформировалось. Однако именно генетике сейчас принадлежит монополия на теоретизирование, вследствие чего она не получает стимула для пересмотра своих базовых установок от других биологических дисциплин, добровольно сложивших с себя функцию генерирования продуктивных гипотез.

Тектоника плит

Аналогичная ситуация сложилась и в науках о Земле, теоретические разработки в которых монополизированы плит-тектонической парадигмой. Уже стало настолько

привычным видеть в палеонтологических работах виртуальные карты смещенных континентов, построенные на основе плит-тектонической модели, что они воспринимаются как некая реальность. На ранней стадии становления этой парадигмы иногда вспоминали о необходимости фактологической проверки умозрительных построений, но теперь вопрос так не стоит: если палеобиогеография противоречит плит-тектоническим реконструкциям, то тем хуже для нее. Неудивительно, что палеонтологи в массе своей перешли на виртуальную географию, тем самым внося свою лепту в утверждение плит-тектонической парадигмы.

Тем не менее базовые установки биогеографии настолько фундаментальны, что не считаться с ними не может ни одна теория, претендующая на научность. Поступающая солнечная радиация убывает от экватора к полюсам, в связи с чем возникает широтная климатическая зональность, определяющая характер растительности. В ходе геологической истории глобальные фитоклиматические зоны сужались и расширялись, но при этом оставались параллельными широтам. Смещение на сфере означает вращение, поэтому на смещенном континенте линии координат и параллельные им биогеографические элементы должны быть расположены под углом к современным. Если же они параллельны современным, то смещения не было. Не все биогеографические элементы в равной мере изучены, но границы основных фитоклиматических зон подтверждены обширными и вполне убедительными данными. С девона по мел граница тропической и умеренной зон параллельна современным широтам (отклонения, скорее всего, связаны с крупнодвиговыми дислокациями, рис. 5), и ее положение в разные эпохи нередко совпадает (Krassilov, 1997b).

Мы, таким образом, имеем действенный инструмент для проверки плит-тектонических реконструкций, и они ее не выдерживают. Сейчас уже редко вспоминают о том, что

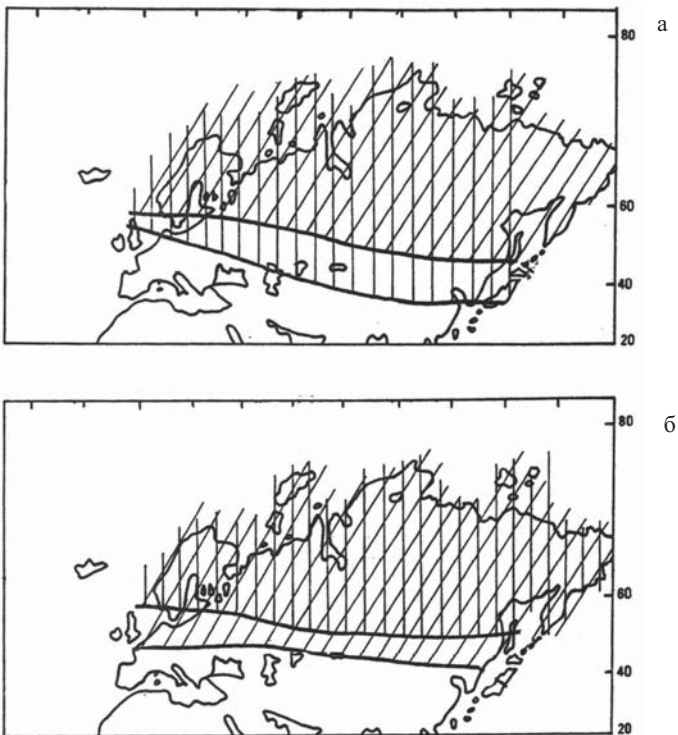


Рис. 5. Положение границы субтропической и умеренной (заштрихована) фитоклиматических областей в средней юре — раннем мелу (а) и позднем мелу — палеогене (б) (Krassilov, 1997b).

в основе тектоники плит лежит рутинное геофизическое исследование (Isaacs et al., 1968), подтвердившее известное с 20-х гг. прошлого века деление литосферы на устойчивые кратоны («плиты»), окруженные подвижными поясами (сейсмичными зонами), дополненное облегченной теорией дрейфа континентов, из которой удален ротационный механизм. Собственно плит-тектонический механизм растаскивания плит конвекционными потоками и их субдукции — поддвига под другие плиты и погружения в мантию — с самого начала был и по сей день остается сугубо умозрительным (Krassilov, 2003).

Попперовский критерий опровергаемости тут не работает: субдукцию невозможно ни подтвердить, ни опровергнуть. Единственный пригодный для таких случаев инструмент — это старая, но все еще грозная бритва Оккама. От лишних умозрений (а именно такова субдукция) надо решительно избавляться.

Хотя плитовая тектоника ничего не объясняет, не предсказывает и уже длительное время не развивается, что указывает на ее исчерпанность, она успешно подавляет развитие альтернативных моделей, в частности, ротационной, в практическом плане необходимой для предсказания землетрясений. Такая неуязвимость отчасти объясняется ее включением в систему национальных приоритетов, а это уже не наука, а политика.

Парниковая модель климатических изменений

Еще в большей мере обязана своим успехом политике парниковая парадигма изменения климата, используемая для поддержки ядерной энергетики (не дающей выбросов парниковых газов в атмосферу), от которой прямой путь к ядерному оружию массового уничтожения. Физическая основа теории кажется безупречной — парниковые газы разогревают атмосферу, это общеизвестно. Но когда речь идет о сложных процессах, ничто так не вводит в заблуждение, как общеизвестное. В одномерной парниковой модели не учтены обратные связи в системе парниковые газы — температура (рис. 6).

Поскольку растворимость углекислого газа в воде и его участие в реакциях с силикатными соединениями зависят от температуры, то именно колебания температуры являются ведущим компонентом системы (Красилов, 1992; Krassilov, 2003). Иными словами, повышение температуры по причинам, не имеющим ничего общего с парниковым эффектом, вызывает кратковременное (поскольку существуют мощные буферные механизмы) увеличение содержания парниковых газов в атмосфере. Поэтому колебания атмосферной CO_2 всегда сопровождают как второстепенный эффект температурные циклы, связанные с солнечной активностью, динамикой вращения Земли и другими периодическими процессами.

Одним из показателей концентрации атмосферной CO_2 является устьичный индекс — отношение числа устьиц к числу эпидермальных клеток (Kurschner, 1996). В связи с парниковой моделью был выполнен ряд исследований по изменению устьичного индекса на листьях ископаемых растений из различных систематических групп. Ни в одном случае не обнаружено таких колебаний устьичного индекса, которые свидетельствовали бы о парниковой природе климатических изменений прошлого (Van der Burgh et al., 1993; Chen et al., 2001).

Предполагаемая угроза потепления (таяние полярных льдов и поднятие уровня моря) также не учитывает механизм обратных связей. Таяние полярных льдов происходит в начале температурного цикла. С дальнейшим повышением температуры увеличивается конвективность атмосферы и количество осадков в виде снега, способствующих росту полярных ледяных шапок.

Если же обратиться к палеонтологической летописи, то она недвусмысленно свидетельствует о том, что существенные климатические изменения происходили вследствие

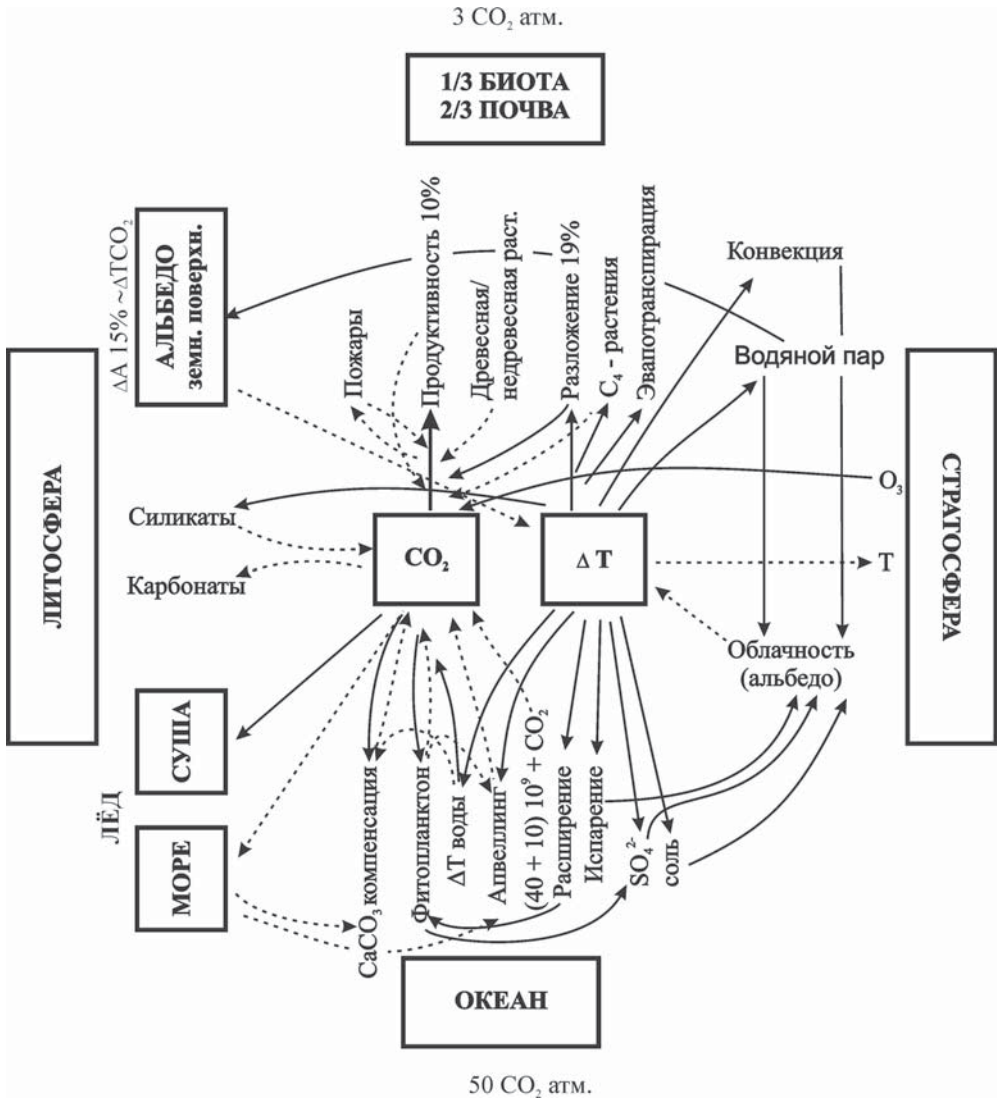


Рис. 6. Схема регуляции содержания атмосферной CO₂ (Красилов, 1992).

перераспределения тепла по земной поверхности, а не разогрева атмосферы в целом. Так, по палеоботаническим данным, в позднемиоценовую эпоху высокоширотный климат был теплее, а тропический холоднее, чем сейчас, причем в районах, которые, как на географической карте, так и на виртуальных плит-тектонических реконструкциях, попадают в тропики или субтропики, плакорная растительность имела более умеренный облик, чем в наши дни (Krassilov et al., 2005).

Международная борьба с техногенными выбросами CO₂, инспирированная одномерной парниковой моделью климатических изменений, едва ли может существенно повлиять на направленность климатических процессов, но отвлекает значительные средства от предотвращения реальных угроз, таких как наводнения, землетрясения, цунами, частота которых возрастает в связи с глобальной тектонической активизацией. К тому

же широко распропагандированная теория техногенного потепления приводит к тому, что люди оказываются морально и психологически неподготовленными к холодным зимах, неотвратимо приходящим на смену относительно потеплению. Конечно, механизмы изменения глобального климата еще во многом неясны, их изучение должно быть основано на объективном анализе всей доступной информации, в том числе палеонтологической. Здесь уместны любые модели, кроме одномерных.

Импактная модель массовых вымираний

Особенно впечатляет стремительное превращение в парадигму гипотезы массового вымирания вследствие столкновения Земли с крупным небесным телом, ведь авторитетные теоретики эволюционизма долгое время категорически отрицали теорию катастроф, восходящую к Ж. Кювье. Правда, в прошлом не было такого единомыслия, как сейчас, и катастрофические гипотезы время от времени возникали на обочине эволюционизма, неизменно подвергаясь резкой критике. Не избежал упреков в приверженности катастрофизму и автор этих строк, писавший о периодичности эволюционных процессов, вызванных внешними воздействиями на экосистемы (Красилов, 1977). По этим представлениям, длительные дестабилизирующие воздействия изменяют адаптивную стратегию видов, в устойчивых условиях направленную на разделение экологических ниш, а под влиянием стрессовых факторов приобретающую противоположную направленность. Экологическая экспансия приводит к перекрытию ниш и, в конечном счете, к сокращению биологического разнообразия. Наиболее конкурентоспособны в стрессовых условиях быстро размножающиеся виды, способные противостоять высокому уровню смертности. Популяциям таких видов свойственны резкие колебания численности, которые дестабилизируют трофическую структуру экосистемы и служат дополнительным фактором сокращения разнообразия.

Эта модель, разумеется, не имеет ничего общего с однофакторными катастрофическими гипотезами вымирания вследствие прямого воздействия низкой температуры, радиации, выбросов угарного газа или загрязнения тяжелыми металлами. В подобных гипотезах обычно смешиваются два понятия — массовая смертность и массовое вымирание. Массовая смертность может быть частью адаптивной стратегии вида (как у леммингов, например) и, как правило, не угрожает его существованию. В отличие от этого, массовое вымирание, то есть исчезновение доминирующих видов, связано с перестройкой экосистем и радикальным изменением адаптивной стратегии видов.

Однофакторные гипотезы вымирания до последнего времени оставались в значительной мере умозрительными и не привлекали большого интереса. В конце 1970-х гг. группа исследователей, изучавших содержание иридия в разрезах меловых отложений, наткнулась на крупную аномалию в пограничных слоях мела и палеогена (Alvarez et al., 1980). В поисках причины этого явления могли быть плодотворно обсуждены такие гипотезы, как замедление осадконакопления (что подтверждается большой частотой hiatusов в пограничном интервале), появление дополнительных — земных или космических — источников иридия (в частности, таким источником могли быть выведенные на поверхность в меловых подвижных поясах офиолитовые комплексы, перидотитовый компонент которых нередко содержит промышленные месторождения иридия), а также широкое распространение аноксии, способствующее концентрации этого элемента и других металлов в донных осадках; может быть совместное действие этих факторов. Однако исследователи, обнаружившие иридиевую аномалию, предпочли более сенсационный вариант: космический удар, подобный грандиозному ядерному взрыву, мгновенно уничтоживший динозавров.

Возможно, благодаря апокалипсическим обертонам, напоминающим об угрозе ядерной войны, эта гипотеза завоевала исключительную популярность у широкой публики. Несколько труднее объяснить ее успех среди ученых (впрочем, как мы уже говорили, ученые в наше время не могут пренебрегать общественным мнением). Во многих музеях мира созданы эффектные экспозиции, показывающие агонию динозавров на фоне ядерной вспышки. Рассчитаны вес и траектория «болида смерти», найден даже его гигантский кратер — Чиксулуб в Мексике. Правда, скрупулезные исследования Герты Келлер и ее сотрудников показали, что Чиксулуб никак не может быть «тем самым» кратером, поскольку образовался за 300 тыс. лет до предполагаемого импактного события. Следов иридия в нем тоже не обнаружено (Keller et al., 2005). Но это, кажется, никого не обескуражило.

Палеонтологи ищут и, как не удивительно, находят дополнительные доказательства катастрофического импакта на границе мела и палеогена и других рубежах, отмеченных массовым вымиранием. Так, в спорово-пыльцевых комплексах из пограничных слоев мела и палеогена нередко наблюдается повышенное содержание спор папоротников (Nichols et al., 1992; Vajda et al., 2001). Этот «папоротниковый пик» объясняется, в духе импактной теории, гибелью наземной растительности и прорастанием спор на образовавшихся обширных пустошах. На рубеже перми и триаса в прибрежно-морских отложениях часто встречаются клеточные нити *Typanicysta* и близких морфотипов, которые были описаны как остатки грибов и послужили основанием для реконструкции «грибного эпизода» - массового размножения сапрофитных грибов вследствие уничтожения растительности очередным столкновением Земли с небесным телом (Visscher et al., 1996). На худой конец, если никаких следов этого события не обнаружено, то можно написать статью об удивительно быстрой регенерации растительности после импакта.

На самом деле папоротниковые пики приурочены не только к границе мела и палеогена, но и к другим стратиграфическим уровням, отмеченным вулканической активностью, например, к альбским отложениям Дальнего Востока, соответствующим по времени началу образования Тихоокеанского вулканического пояса (Шуклина, 2005). Заращение папоротниками свежевывпавших пеплов и сейчас наблюдается в различных вулканических областях (Kornas, 1978), подсказывая гораздо более правдоподобное объяснение палинологических папоротниковых пиков, чем импактная модель.

Что же касается шумно разрекламированного «грибного эпизода», то он обернулся совсем печальной историей. Исследования, проведенные в лаборатории палеоботаники ПИН РАН, с участием альголога С.С. Бариновой, показали, что «грибные нити» - это филаменты зеленых водорослей (рис. 7). Для объяснения их массового развития в глобальных масштабах была предложена гипотеза эвтрофирования пресноводных водоемов и подпруженных эстуариев рек, откуда эвтрофные воды выплескивались в шельфовые моря, вызывая аноксию и сокращение разнообразия как планктонных, так и бентосных сообществ (Krassilov et al., 1999; Krassilov, 2003). Определенную роль в развитии этих процессов мог играть обширный наземный вулканизм основного состава, как источник железа, ускоряющего рост биомассы водорослевых сообществ. Одновременное распространение эвтрофных вод и придонной аноксии способствовало концентрации металлов в донных отложениях.

Может показаться, что речь идет об альтернативных объяснительных моделях: одни связывают важнейшие геосторические события с космическими ударами, другие с действием множественных экологических факторов. Первые проще и эффективнее, поэтому и находятся в центре внимания, вторые сложны, неопределенны, во многом недоработаны и пока не могут претендовать на ведущую роль.



Рис. 7. *Tyranicysta* из пограничных отложений перми и триаса Русской платформы. Колонии вегетативных клеток и акинеты (слева внизу для сравнения фрагмент нитчатой колонии современной водоросли *Spirogyra* sp.) (Krassilov et al., 1999). Длина масштабной линейки: а, б, г, д — 10 мкм; в — 20 мкм; е — 30 мкм.

В такого рода рассуждениях имеется один существенный изъян. Многофакторные гипотезы требуют определенных знаний и мобилизуют большие массивы сведений из области экологии, палеонтологии и других естественных наук. Импактная гипотеза в этих науках вообще не нуждается. Хотя она претендует на объяснение вымирания динозавров, связь этого события с импактом остается неясной. Если речь идет об уничтожении всего живого ударной волной и/или ядерной вспышкой, то приходится предположить,

что жизнь на Земле исчезла и зародилась заново, но так далеко, кажется, никто не заходит. Если причиной был холод «ядерной зимы», то среди динозавров были виды, обитавшие за полярным кругом и лучше многих не вымерших животных преадаптированные к подобным условиям. Если причиной было нарушение лесной растительности, то для крупных растительноядных животных предпочтительна открытая растительность, и можно даже предположить, что распространение лесов в конце мелового периода сократило кормовую базу динозавров, способствуя их вымиранию (Krassilov, 1981).

Первооткрыватель кундурских динозавров Приамурья Ю.В. Болоцкий говорил мне, что у большинства их обнаруживаются те или иные патологии, свидетельствующие о неблагоприятном состоянии популяции. Здесь вымирание началось уже в середине маастрихта. Нельзя забывать и о том, что в истории динозавров было несколько крупных вымираний, которые не стали окончательными, вероятно, потому, что в динозавровых сообществах сохранялись достаточно быстро размножающиеся пионерные формы, позднее замещенные млекопитающими.

Дарвин писал, что для объяснения вымирания динозавров нужно знать, как они жили. Импактная модель в этом не нуждается. Мы изучаем прошлое как ключ к будущему. Но если история Земли — это серия случайных импактов, то ключом к чему она может служить?

К счастью, никаких практических выводов (кроме нежелательности ядерной войны) из импактной модели не следует, разве что возникающее чувство безнадежности — не от бомбы погибнем, так астероид прикончит — все же косвенно способствует развязыванию ядерной войны. А в эпистемологическом плане импактная модель чрезвычайно поучительна и уже в силу одного этого ее авторы безусловно заслуживают всех тех престижных премий и почестей, которых они удостоены.

Заключение

Импактная модель убедительно показывает, как простое объяснение сложных событий, по причине своей очевидной неадекватности, дискредитирует саму возможность объяснения, выпуская из бутылки джинна по имени Индетерминизм. Этот джинн обладает заклинанием, делающим всю содержательную науку ненужной. Звучит оно как Конвенционализм. Раз нам все равно не дано ничего понять — один считает так, другой иначе, так давайте облегчим себе жизнь и условно примем элементарную импактную модель (или плит-тектоническую модель, парниковую модель, молекулярную филогению) за основу. Это позволит нам избежать бесплодных споров и заняться, наконец, серьезным делом, например, вероятностной оценкой суммарного количества пыли, попадающей от этих виртуальных импактов в стратосферу, с помощью сложных вычислений, без которых немыслима современная наука. А кто нашим договоренностям не следует, с тем мы сотрудничать не будем.

Это серьезная угроза. Но если мы хотим сохранить науку как инструмент познания, а не просто выжить в ней, то ни договариваться, ни принимать на веру, ни приспособливаться не нужно, потому что стремление к истине для науки важнее единомыслия.

Литература

- Кун Т. 1975. Структура научных революций. М.: Прогресс. 300 с.
Красилов В.А. 1977. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука. 254 с.
Красилов В.А. 1991. Очерк ротационной геодинамики // Тихоокеан. геол. № 1. С. 89–94.

- Красилов В.А. 1992. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М.: Ин-т охраны природы и заповедного дела. 173 с.
- Красилов В.А. 1994. Роль колебаний CO₂ в эволюции климата и биоты // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 69. С. 75–84.
- Шуклина А.С. 2005. Связь климата и растительности в раннемеловое время в Раздольненской впадине (палинологические данные) // Мат. Межд. научн. конф. «Ритмы и катастрофы в растительном покрове Дальнего Востока». Владивосток. С. 93–98.
- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro, F. et al. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous Tertiary extinction // Science. Vol. 208. P. 1095–1108.
- Chen L.Q., Li C., Chaloner et al. 2001. Assessing the potential for the stomatal characters of extant and fossil *Ginkgo* leaves to signal atmospheric CO₂ change // Amer. J. Bot. Vol. 88. No. 7. P. 1309–1315.
- Isaaks B., Oliver J., Sykes L.R. 1968. Seismology and the new global tectonics // J. Geophys. Res. Vol. 73. No. 18. P. 5855–5900.
- Keller G., Adatte T., Berner Z. et al. 2005. Chicxulub impact predates K-T boundary in Texas and caused no mass extinction // Abstracts 7th Intern. Sympos. on the Cretaceous. Neuchatel. P. 118–119.
- Kornas J. 1978. Fire resistance in the pteridophytes of Zambia // Fern Gaz. Vol. 11. No. 6. P. 373–384.
- Krassilov V.A. 1981. Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 34. P. 207–224.
- Krassilov V.A. 1997a. Angiosperm origins: Morphological and ecological aspects. Sophia: Pensoft. 270 p.
- Krassilov V.A. 1997b. Long time scale Phanerozoic temperature curve inferred from the shifts of phytogeographical boundaries // Proceedings 4th EPPC. Vol. 58. P. 35–42.
- Krassilov V.A. 2003. Terrestrial palaeoecology and global change. Sophia: Pensoft. 464 p.
- Krassilov V.A. 2000. Permian phytogeographic zonation and its implications for continental positions and climates // Palaeontol. J. Vol. 34. Suppl. 1. P. 87–98.
- Krassilov V.A. 2004. Macroevolutionary events and the origin of higher taxa // Evolutionary theory and processes: Modern horizons. Amsterdam: Kluwer. P. 265–289 (Papers in Honor of Eviatar Nevo).
- Krassilov V.A., Afonin S.A., Barinova S.S. 1999. *Tympanicysta* and the terminal Permian events // Permianophiles. Vol. 35. P. 16–17.
- Krassilov V. A., Lewy Z., Nevo E., Silantieva N. 2005. Turonian Flora of Southern Negev, Israel. Sophia: Pensoft. 252 p.
- Kurschner W.M. 1996. Leaf stomata as biosensors of palaeoatmospheric CO₂. Utrecht: LPP Foundation. 153 p. (LPP Contrib. Ser. 5).
- Nichols D.J., Brown J.L., Attrep M. Jr., Orth C.J. 1992. A new Cretaceous-Tertiary boundary locality in the western Powder River basin, Wyoming: biological and geological implications // Cret. Res. Vol. 13. P. 3–30.
- Vajda V., Raine J.I., Hollis C.J. 2001. Indication of global deforestation at the Cretaceous-Tertiary boundary by New Zealand fern spike // Science. Vol. 294. P. 1700–1702.
- Van der Burgh J., Visscher H., Dilcher D.L., Kurschner W.M. 1993. Paleoatmospheric signatures in Neogene fossil leaves // Science. Vol. 260. P. 1788–1790.
- Visscher H., Brinkhuis H., Dilcher D.L. et al. 1996. The terminal Paleozoic fungal event: evidence of terrestrial ecosystem destabilization and collapse // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. Vol. 93. P. 2155–2158.

А.С. Раутиан

Букет законов эволюции

УДК 574.8+576.1

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: gsrautian@mtu.net.ru

Кратко рассмотрены самые общие свойства любого процесса развития. Они сравнены с установленными палеонтологами закономерностями филогенеза, которые Л. Долло называл «законами эволюции». Это биологический закон инерции (Л. Доденрлейн и О. Абель), законы: необратимости эволюции (Ч. Дарвина и Л. Долло), ортогенеза (В. Гааке и Т. Эй-мер) и адаптивной направленности филогенеза (Ч. Дарвин), прогрессивной специализации (Ш. Депере), градуализма (Ж. Ламарк и Ч. Дарвин), перемежающегося равновесия (Н. Эддридж и С. Гулд) и неравномерности развития флор и фаун (А.И. Толмачев), адаптивного компромисса (А.П. Расницын), основного звена развития (В.Е. Руженцев); правила: «черной королевы» (Л. Ван Вален), правила инадаптивной эволюции (В.О. Ковалевский), персистирования (Т. Гексли), параллельной эволюции (У. Скотт) и аристокенеза (Г. Осборн), адаптивной редукции (Ч. Дарвина). Многие законы, первоначально сформулированные для филогенеза, в действительности являются общими законами любого развития. Некоторые логически альтернативные законы в действительности отражают разные, но строго дополнительные свойства развития. Многочисленные исключения из этих законов являются кажущимися. Они вызваны избирательной неполнотой палеонтологической летописи (принцип Ч. Дарвина) и отсутствием сформулированных границ их применимости. Палеонтологическая летопись (как и всякая летопись) мало пригодна для формулирования на ее материале эмпирических обобщений. Для выявления законов эволюции необходимо использовать гипотетико-дедуктивный метод исследования.

Ключевые слова: развитие, творчество, филогенез, законы эволюции.

Ядро теории биологической эволюции должно составлять учение о макроэволюции. Преувеличенная роль учения о микроэволюции имеет операциональные, т.е. эпистемологические, а не онтологические причины. Обусловлено это тем, что длительные даже в геологическом масштабе времени процессы макроэволюции недоступны непосредственному наблюдению и тем более экспериментальному вмешательству.

Закономерности филогенеза, или «**законы эволюции**», по выражению великого Л. Долло (Dollo, 1893; Долло, 1974) составляют ядро учения о макроэволюции. Вклад палеонтологов в выявление этих законов (а их в общей сложности было сформулировано более 100: Rensch, 1954) превосходит вклады в эту область биологов всех других специальностей вместе взятых. Это самая палеонтологическая область теории биологической эволюции, занимающей центральное положение в системе всех биологических знаний (Шноль, 1979, 1991, 1998, 2001; Медников, 2005).

Однако трудно себе представить более ненадежную область теории эволюции, чем учение о закономерностях филогенеза. Буквально прочитанная палеонтологическая летопись опровергает эти законы, пожалуй, чаще, чем подтверждает. Ссылаются обычно лишь на немногие из них и то лишь тогда, когда материал (как правило, палеонтологический) обнаруживает особенно полное соответствие (что бывает нечасто) или особенно явное несоответствие (что гораздо чаще) этим законам. Эвристическое использование законов филогенеза практически отсутствует, за вычетом, разве, признания самого факта эволюции, ее дивергентной природы и, с оговорками, необратимости (Сушкин, 1915; Скарлато, Старобогатов, 1974; Павлинов, 2005). Думаю вызвано это тем, что и формулировали эти законы, и относились к ним как к **эмпирическим обобщениям**. При этом забывали, что специфический для палеонтологии *ископаемый материал представляет со-*

бой геологическую, а не биологическую реальность. Палеонтологию часто называют наукой о жизни геологического прошлого Земли, забывая, что ни прошлой жизни, ни самого геологического прошлого актуально не существует. Есть лишь более или менее неполные и трансформированные остатки того и другого, составляющие, соответственно, палеонтологическую и геологическую летописи, по которым эту жизнь, как и само геологическое прошлое, надлежит реконструировать, а не исследовать как эмпирическую данность.

Осознание этого прискорбного обстоятельства наводит на мысль о том, что для реконструкции конкретных филогенезов, которые обычно служили «эмпирической» базой для формулирования законов эволюции, необходимо предварительное знание этих законов. Иными словами, в эмпирической постановке проблемы выявления законов филогенеза возникает порочный круг: чтобы узнать эти законы необходимы реконструкции конкретных филогенезов, которые невозможно получить без знания этих законов.

Материал и методика

Ситуация выглядит безнадежной лишь при строго эмпирическом подходе к предмету исследования. Но «наука знает много гитик». Р. Декарт учил, что при всей важности эмпирических методов, наука представляет собой рациональное, умопостигаемое занятие. Кроме эмпирического подхода, существует гипотетико-дедуктивный метод (Поп-пер, 1983, 2004а, б). Его суть особенно ясно выразил Р. Фейнман (2004). Никого не интересует откуда берется то или иной предложение, важно, чтобы оно находило подтверждение, позволяло предсказывать будущие события и реконструировать события прошлого. Из более или менее априорных гипотез (допущений) выводятся разнообразные логические следствия, по крайней мере часть которых оказывается проверяемой (Рузавин, 1983, с. 116), если не прямо (эмпирически), так косвенно (на основе реконструкции).

Все самые характерные для жизни феномены связаны с ее развитием, индивидуальным и историческим. Не случайно С.Э. Шноль (1991, с. 189) определял *жизнь* как «*процесс существования объектов биологической эволюции*». Развивая эту мысль, было предложено уточняющее определение: *все и только живые системы обладают взаимосвязанными и взаимообусловленными процессами индивидуального и исторического развития* (Раутиан, 1993). Для организмов это будут онто- и филогенез. Для исторически сложившихся многовидовых сообществ соответственно онтоценогенез (Васильев, 1946), или эндозоценогенез (эндогенная экогенетическая сукцессия: Разумовский, 1999; Жерихин, 2003) и филоценогенез (Сукачев, 1942). Для обеих форм индивидуального развития характерен обобщенный принцип эквифинальности, объединяющий явления эквифинальности в онтогенезе (Дриш, 1915; Светлов, 1979; Шишкин, 1988; Белоусов, 2005) и конвергенции в биоценозах (Clements, Shelford, 1939; Clements, 1949, 1963; Жерихин, 2003). Для обеих форм исторического развития принцип эквифинальности заменяется принципом параллельной эволюции, соответственно, организмов (Scott, 1896, 1962; Татаринев, 1976, 1985, 1987а, б) и биоценозов (Жерихин, 2003).

Основная часть статьи представляет собой опыт создания начал общей естественнонаучной теории развития, выведения из нее самых общих свойств всякого развития и границ их применимости с последующим сравнением с некоторыми из самых важнейших по общему мнению закономерностей филогенеза, сформулированных на палеонтологическом материале. Это вторая попытка такого подхода. Первая была предпринята 18 лет назад (Раутиан, 1988).

Обсуждение полученных результатов

Развитие — *процесс, сопровождающийся новообразованием и преемственностью в ряду сменяющих друг друга состояний субъекта развития.*

Преемственность — *мера причинной зависимости (неслучайности) последующих состояний субъекта развития от предыдущих.* Она связывает те и другие в единый целостный процесс развития (Юдин, 1983), придавая ему свойство гомеорезиса - опреде-

ленной упорядоченности, канализованности, направленности и устойчивости (по терминологии К.Х. Уоддингтона, 1944, 1964, 1970).

Всякое развитие направлено, по крайней мере, по причине ограничений, накладываемых преемственностью на пространство потенциальных возможностей его осуществления, преемственности. Закон ортогенеза отражает необходимое свойство всякого развития, в том числе и филогенеза (Шмальгаузен, 1968, 1969, 1982, 1983; Мейен, 1975; Попов, 2005).

Новизна — мера причинной независимости неопределенности (если угодно, «степени случайности» связи) последующих состояний субъекта развития по отношению к предыдущим. Она обуславливает: 1) саму возможность последовательной смены [снятия (нем. *Aufheben*), по выражению Г.В.Ф.Гегеля, 1974—1977] предыдущих состояний последующими; 2) отсутствие строго детерминизма — однозначного предопределения будущего прошлым (Николис, Пригожий, 1979, 2003; Эйген, Винклер, 1979; Эбелинг и др., 2001; Пригожин, 2002; Гленсдорф, Пригожий, 2003; Пригожий, Стенгерс, 2003; Эбелинг, 2004)

Преемственность и новизна логически альтернативные, но при этом строго дополнительные понятия. Каждая из них неявно (имплицитно) предполагает противоположное. Преемственность предполагает обновление. В противном случае субъект развития останется неизменным. В этом случае принято говорить о *сохранении*, состояния, а не «абсолютной преемственности». Новизна предполагает преемственность. Если вновь возникшее ни с чем преемственно не связано в прошлом, то это означает: 1) что оно возникло из ничего (Аристотель, 1981), что противоречит, с одной стороны, законам сохранения, по крайней мере, закону сохранения массы-энергии (Оствальд, 1903; Том-сон, 1970; Шмутцер, 1974; Вигнер, 2002; Фейнман, 2004) и, с другой — наличию массово-энергетического субстрата (носителя) для любого информационно-структурного объекта (Ляпунов, 1980); 2) остается неясным что, собственно, было обновлено, в чем, каком именно объекте возникло новообразование. Преемственно не связанные объекты могут отличаться, но вряд ли грамотно называть это отличие новизною. Наконец, 3) оценить новизну «абсолютно нового», ни с чем преемственно не связанного в прошлом, невозможно ввиду отсутствия объекта для сравнения.

Чем сильнее преемственность, 1) тем слабее каждое последующее состояние будет отличаться от предыдущего; 2) тем более градуальным будет данный процесс развития; 3) тем выше, в соответствие с принципом П. Кюри (1966; Кюри и др., 1968; Шмутцер, 1974; Копчик, 1983, с. 336; Вигнер, 2002), будет симметрия между структурами причин и следствий. Но полной такая симметрия может быть лишь в случае неизменности, сохранения состояния.

Таким образом, **принцип градуализма** отражает преемственную связь состояний в процессе развития.

Чем больше новизна, 1) тем менее однозначна и жестка связь каждого предыдущего состояния с последующим, 2) тем более прерывистым (дискретным, нелинейным) может быть данный процесс развития, 3) тем более разнообразен (неоднозначен, если угодно «случаен») выбор структур альтернативных (несовместимых) следствий при данной структуре причин. Но одновременно рост новизны 4) понижает преемственность и увеличивает риск ее прерывания, а следовательно, 5) риск прерывания данного процесса развития и разрушения (гибели) субъекта его осуществления.

Таким образом, никакое развитие не может быть абсолютно градуальным и равномерным. Эта закономерность сформулирована в **принципе перемежающегося равновесия** (Гулд, 1987; Татаринев, 1987). Его можно сформулировать так:

1. *На низшей уровне филогенез складывается из длительных периодов стабилизации адаптивных норм* (в понимании И.И. Шмальгаузена, 1940, 1968) популяции или вида и *кратких периодов их дестабилизации и смены* (Раутиан, 1988; Шишкин, 1988);

2. *На более высоком уровне филогенез складывается из длительных направленных и относительно устойчивых трендов прогрессивной специализации* (по терминологии

гии Ш. Депере, 1921) и кратких периодов дестабилизации, сопровождающих смену направления прогрессивной специализации.

Смена состояний в процессе прогрессивной специализации осуществляется в порядке смены адаптивных норм, а для смены направления специализации необходима более глубокая дестабилизация, чем для смены адаптивной нормы в пределах установившегося тренда прогрессивной специализации.

В соответствии с **принципом П. Кюри**, новизна вызывает *диссимметризацию структуры причин по отношению к структурам возможных альтернативных следствий*. Чем сильнее диссимметризация, тем слабее преемственная связь между причиной и следствием. В пределе преемственная, а следовательно и причинная, связь состояний окажется прерванной. Вместе с ней, по определению, прекратит свое существование данный процесс развития и субъект его осуществления.

Собственное (внутреннее) время, вслед за С.В. Мейеном (1983, 1984), можно определить как *последовательность сменяющих друг друга состояний субъекта развития*. Иными словами, наличие собственного внутреннего времени данного объекта есть эпифеномен его развития.

Субъектами всех процессов развития в Природе являются структуры. *Структура — это внутреннее строение, определенная более или менее устойчивая закономерная пространственно-временная организация (Березин, Крестов, 1999) элементов (аспектов и/ или частей) объекта-системы (Урманцев, 1988а,б) обеспечивающая его целостность и себестождественность, несмотря на смену состояний, провоцируемую определенными внешними воздействиями и/или внутренними возмущениями (Кондаков, 1975, с. 572; Советский., 1980, с. 1291; Философский., 1983, с. 657), называемыми малыми*. Сильными называют воздействия или возмущения, вызывающие прерывание преемственности, разрушение и гибель структуры, по крайней мере, в прежнем ее понимании.

Структуры устойчивы и поэтому лишены фундаментальных законов сохранения. Устойчивость, подобно преемственности и новизне, неявно предполагает свою противоположность — возможность разрушения (несохранения). То, что не подлежит уничтожению принято называть не «абсолютно устойчивым», а сохраняющимся, подчиняющимся закону сохранения. С другой стороны, *вновь, очевидно, может возникать только то, что не сохраняется в силу закона*. Поэтому структуры могут быть: 1) акцепторами (восприимчиками) новообразований в меру отсутствия законов сохранения и одновременно 2) материальными носителями памяти в меру устойчивости.

Устойчивость — атрибут структуры — можно определить как *способность системы пассивно сохранять (жесткость системы, или статическая устойчивость) и/или активно восстанавливать (динамическая, или регуляторная устойчивость) свои существенные параметры в случае малых (не слишком сильных) нарушений*. Иными словами, это способность противостоять малым внешним воздействиям и/или внутренним возмущениям, *нарушающим (но не разрушающим): 1) структуру системы, и/или 2) установившийся режим ее работы (функционирования), и/или 3) отклоняющим траекторию ее движения и/или развития от ранее избранной (заданной)*. Устойчивость придает структурам развивающихся систем свойства преемственности, динамичности, направленности, постепенности (градуальности) и порогового реагирования (перемежающегося равновесия).

Динамическими называют системы, *не способные к мгновенной смене одного состояния другим, а совершающие это в результате того или иного переходного процесса* (Лернер, 1967). Наличие более или менее постепенного переходного процесса (динамичность) придает развивающейся системе свойство инерции и известной градуальности преобразований.

Инерция в общем случае понимается как *отставание (запаздывание) следствия от вызывающей (производящей) его причины*. В биологии особенно важен **гистерезис** — особый случай инерции, при котором величина запаздывания следствия практически не зависит (точнее, этой зависимостью можно пренебречь) от скорости процесса. Системы

с гистерезисом наделены памятью (Красносельский, Покровский, 1983; Физический..., 1983, с. 127-129), которая обеспечивает долгосрочную преемственность состояний субъекта развития.

Подобие явлений памяти и наследственности, обучения и адаптивной эволюции первым продемонстрировал А. Хайатт (Hyatt, 1894, 1897) в своей теории мнимогенезиса.

Запаздывание следствия от вызывающей его причины в общем случае является необходимым условием действия принципа причинности (Киржниц, 1983, с. 587). Последовательная смена состояний динамической системы (например, смена адаптивных норм) в результате переходного процесса, обусловленная инерционностью, с необходимостью наделяют ее **собственным внутренним временем**. Иными словами, *все и только динамические системы подчиняются принципу причинности, а инерционность и наличие собственного внутреннего времени являются ее атрибутами*.

Таким образом, Л.Г.Ф. Додерлайн, автор инерционной трактовки филогенеза (Doderlein, 1888), и его последователи (Semper, 1912; Соболев, 1924; Abel, 1928a,б, 1929; Ehrenberg, 1932) были в принципе правы (хотя, безусловно, не все их высказывания на эту тему представляются одинаково удачными; Давиташвили, 1948). «**Додерлайновский закон инерции**» — «das Doderleinische Tragheitsgesetz», как его назвал Э. Штример (Stromer, 1912, S. 304), представляет собой простую констатацию того факта, что *процесс филогенеза может быть реконструирован лишь постольку, поскольку его предшествующие (более древние) стадии развития преемственно (а, следовательно, инерционно и причинно) связаны с последующими (более поздними)*.

О.Абель (Abel, 1928a,б, 1929) довел эти представления до уровня широкого общебиологического обобщения под названием «закона инерции органического развития», или «биологического закона инерции». Его можно назвать законом Додерлайна-Абеля. Этот закон оказывается логическим следствием *инерционной интерпретации наследственности*, (частного случая преемственности), независимо предложенной К.В. фон Нэгели (1866; von Nageli, 1884) и К.А. Тимирязевым (1939a,б). Оба эти важнейшие и в принципе правильные обобщения (иное, как мы видели, противоречило бы принципу причинности) в наше время практически забыты (Давиташвили, 1948). Ниже даны важнейшие частные проявления биологического закона инерции, которые в принципе были ясны уже Абелью:

1. *Закон необратимости эволюции*, или закон Л. Долло (Dollo, 1893; Долло, 1974), прежде всего в форме *филогенетического обновления в условиях неуничтожимости* всего *прошлого*, по выражению Долло (Dollo, 1905), по крайней мере на любых конечных интервалах геологического времени (Раутиан, 1988). В переводе на язык закона Кюри это сочетание означает непрерывное нарушение симметрии между структурами причин и следствий, а, следовательно, необратимость. Иное возможно только в случае лапла-совского детерминизма («дайте мне координаты и импульсы всех частиц во Вселенной и я реконструирую ее прошлое и предскажу будущее на вечные времена»), когда прошлое однозначно предопределяет будущее, а причину и следствие можно поменять местами.

2. *Закон ортогенеза* (закон В. Гааке —Т.Г.Г. Эймера; Eimer, 1897, Гааке, 1900): *инерционная устойчивость трендов* однажды избранного направления *филогенетического развития* (Lull, 1936).

Другой аспект направленности филогенеза Ш. Депере назвал «*законом прогрессивной специализации*» (Dereget, 1907; Депере, 1921). Тренды филогенетического развития устойчивы и направлены, но не абсолютно (как это должно быть в случае устойчивости). Поэтому они не исключают дивергенции. Закон Депере лишь указывает на то, что чем более радикальной (менее инерционной) является смена направления прогрессивной специализации, тем реже она встречается в процессе филогенеза. Последнее, очевидно, обусловлено тем, что каждый крутой поворот в ходе филогенеза требует более глубокой дестабилизации структуры субъекта развития и забвения (потери) внушительной части адаптивного опыта, приобретенного в восходящем ряду поколений предков. Иными сло-

вами, инерционное продолжение филогенеза в ранее избранном направлении всегда менее «вымираниеопасный» путь развития, чем смена этого направления. В пределе закон Депере говорит о преимуществе персистенции (сохранения) перед любыми сменами уже достигнутого в ходе филогенеза состояния.

Естественно возникает вопрос: почему же в таком случае эволюция так широко распространена в органическом мире? Ответом на него служит закон «черной королевы». Л. Ван Валена (Van Valen, 1976a,b, 1977): «чтобы стоять на месте надо быстро бежать». Этому афоризму из «Алисы в стране чудес» Л. Кэрролла в нашем Отечестве соответствует поговорка: «кто не успел, тот опоздал». В самом деле, *необходимость постоянного совершенствования своих адаптации даже для сохранения достигнутого уровня приспособленности вызвана прежде всего аналогичными процессами в филогенезе партнеров по общей арене жизни, обживанию общей среды обитания общей для них экосистемой* (Расницын, 2005). Это, безусловно, не означает, что в природе нет таких уголков, где можно было бы «почивать на лаврах». Об этом свидетельствуют в общем не такие уж редкие примеры персистирования и «живых ископаемых». Такие крайние формы филогенетической инерции Дж.Г. Симпсон назвал брадителией (Симпсон, 1948; Simpson, 1953). Персистирующие формы известны в любые эпохи геологической истории жизни, а «живые ископаемые» известны, начиная с любой геологической эпохи. Такие «живые ископаемые» — бактерии — открывают собой палеонтологическую летопись. Это свидетельствует о том, что *потенциальная регуляторная устойчивость организмов в историческом развитии* (по выражению И.И. Шмальгаузена, 1968-1983), включая механизм стабилизирующего отбора в качестве последней инстанции (Мейен, 1975; Берг, 1977; Любищев, 1982), *так высока, что они способны сохранять свои существенные свойства в очень узких пределах на протяжении любых палеонтологически доступных отрезках геологического времени.*

Следовательно, эволюция происходит не по причине недостаточной устойчивости - «дрейфа», по выражению У.Р. Матураны, Ф.Х. Варелы (2001) и Ф.Капры (2003), *структуры организмов во времени* (как это представлял себе, например Л.Ш. Давиташвили, 1948), *а вопреки их устойчивости* (Раутиан, 1993). В.И. Вернадский (1965, 1994) учил, что *развитие жизни является главной причиной изменения лика Земли*, по выражению Э. Зюсса (Suess, 1912), *в процессе эволюции биосферы*. Поэтому организмы вынуждены постоянно заново осваивать обновленную ими же среду обитания. Иными словами, эволюция жизни как целого в существенных чертах представляет собой *саморазвивающийся и самонастраивающийся* процесс. Не удивительно, что при этом среди множества разнообразных организмов всегда находятся такие, которые на протяжении длительных (даже по геологическим меркам) интервалов времени находят местообитания (точнее экологические ниши и адаптивные зоны), мало изменившиеся со времени их формирования в процессе филогенеза данной группы организмов.

Тем не менее, многие персистирующие группы и «живые ископаемые», по крайней мере среди эвкариот, несут несомненные черты биологического регресса (по терминологии А.Н. Северцова, 1939, 1967): невысокое таксономическое разнообразие, разорванные ареалы, узкие реализованные экологические ниши и адаптивные зоны. Все это, как правило, наблюдается в сочетании с чертами *сверхспециализации*, т.е. высокой обремененности *инадаптивным грузом*, ограничивающим перспективы дальнейшей эволюции в одном, нескольких или любых направлениях. Распространенность явлений как инадаптивной (Ковалевский, 1956, 1960), так и прогрессивной специализации несомненно свидетельствуют о том, что уйти от «преследования» «черной королевы» Л. Ван Валена удается не так часто.

3. Персистирование, впервые отмеченное Т.Г. Гексли (1927), также должно быть указано в ряду инерционных эффектов филогенеза.

4. Параллельная эволюция (правило У.Б. Скотта: Scott, 1896, 1962) **направлений прогрессивной специализации близкородственных**, (происходящих от общих предков) **групп организмов**, как правило являющихся продуктом одной фазы адаптивной радиации

(Osborn, 1902a,b, 1912, 1929,1934; Северцов, 1945;Шмальгаузен, 1947, 1968,1969, 1983). Параллельная эволюция сопровождается возникновением обычно множественных вторичных гомологии — *гомоплазий*, по терминологии Э. Рэй Ланкэстера (Ray Lancaster, 1870; Дарвин, 1939), отсутствовавших у общих предков и унаследованных от них лишь косвенно. Тенденцию параллельного и (в этом, но только в этом смысле) независимого приобретения вторичных гомологии как инерционного следствия комплекса первичных гомологии (гомогений по терминологии того же Э. Рэй Ланкэстера), непосредственно унаследованных каждой их родственных филогенетических линий от общих для них предков, Г.Ф. Осборн назвал «предиспозицией». (Osborn, 1897) или *латентной (потенциальной) гомологией*. (Osborn, 1902b). Множественные вторичные гомологии (гомоплазий) образуют систему *гомологических и гетерологических рядов Э.Д. Копа*. (Cope, 1868, 1896), а филогенетический процесс, сопровождающийся их формированием, Осборн назвал аристокенезом., который он справедливо рассматривал как процесс *направленного ограниченного и параллельного творчества* (Osborn, 1934).

Приобретение вторичных гомологии (гомоплазий), особенно множественных, демонстрирует: 1) наличие общей направленности филогенеза в родственных группах организмов и 2) высокую целостность организма [взаимозависимость элементов его структуры: корреляцию, или коннексию по терминологии соответственно Ж. Кювье (1937) и Э. Жоф-фруа Сент-Илера (1970)] не только в индивидуальном, но и в историческом развитии (по выражению И.И. Шмальгаузена, 1968-1983), т.е. в нисходящем ряду поколений (по выражению Р.Л. Берг, 1993). То и другое выражается в инерции непосредственно унаследованного сходства, отражающейся не только в сохранении гомогений, но и порождении в процессе дальнейшего филогенеза вторичных гомологии (гомоплазий), лишь косвенно унаследованных от общих предков через посредство комплекса негомологических им структур.

Всякое новообразование возникает постольку, поскольку данная структура причин однозначно не предопределяет структуру вызванного (порожденного) ею следствия. В этом случае данная причина может породить несколько альтернативных следствий (Бун-ге, 1962,2003). Это позволило Л. Бриллюэну (1960,1966) утверждать, что всякая новизна *возникает в результате выбора из нескольких альтернатив*. На языке принципа П. Кюри (1966) структура любого следствия нова в меру нарушения ее симметрии по отношению к структуре вызвавшей ее причины. А нарушение симметрии, в свою очередь, заключается в отсутствии однозначной детерминации (предиспозиции, по выражению Осборна) следствия вызвавшей его причиной (Кюри и др., 1968; Копциг, 1983, с. 336). С такими предложениями несомненно согласился бы Дж.Ст. Милль (1914), называвший неоднозначную («неодносудственную») внутреннюю причинную связь *гетеропатической* (таковой будет преемственность), и должен был бы согласиться и Св.Фома Аквинский, если бы допускал неоднозначность причинно-следственных связей.

Творчество — *процесс возникновения (созидания), ассимиляции* (удержания) и *накопления нового* (Завадский, 1973) — представляет собой непосредственную движущую силу («механизм» осуществления) всякого развития (Батюшков, 1901, цит.по: Пономарев, 1973; Бергсон, 2001; Налимов, 2002). Используя представление Л.Бриллюэна о новизне, Г.Кастлеру (1967) удалось дать более операциональное определение творчества для целей моделирования. Оно гласит: *творчество есть процесс запоминания случайного выбора*. Слово «случайный» в данном контексте означает только то, что выбор однозначно не предопределен (однозначная детерминация не оставила бы места для выбора; Зальцберг, 1966; Яглом, Яглом, 1973; Лабас, Крылов, 1983). Такое понимание слова «случайность» (как альтернатива необходимости) предусмотрена в самой полной коллекции смыслов этого слова, собранной Ю.В. Чайковским (1990, 2004). Для тех, кто озабочен неоднозначностью и контекстуальной зависимостью смысла, вкладываемого в слово «случайный», можно предложить более нейтральную и при этом вполне эквивалентную перефразировку: *творчество есть процесс запоминания совершенного выбора с последующим воспроизведением его результатов*.

Запомнить — значит приобрести новое, более или менее устойчивое свойство структуры. Для того, чтобы осуществилась рецепция, по выражению М.В. Волькенштейна (1988; Чернавский, 2004), новообразования, необходимо нарушить устойчивость прежнего состояния. Чтобы запомнить, необходимо вернуть обновленную структуру в устойчивое состояние. Следовательно, *запоминание есть необратимое (устойчивое) преобразование структуры в результате обратимого понижения ее устойчивости.*

Представление о необходимой пульсации устойчивости в процессе развития является теоретическим основанием необходимости сформулированных на палеонтологическом материале **закона неравномерности развития флор и фаун земного шара** (Толмачев, 1973) и уже упоминавшегося **закона перемежающегося равновесия**. Последний является развитием представлений о «перечеканке форм» (Suess, 1863; Соболев, 1924; Берг, 1977), мутациях В. Ваагена (Waagen, 1869) и ректиградациях Г.Ф. Осборна (Osborn, 1907, 1912, 1929). Аналогом **закона «перемежающегося равновесия»**, но в индивидуальном развитии, является **«теория критических периодов развития в онтогенезе»** (Светлов, 1960, 1979).

Адаптацию в статическом понимании, как достигнутый результат совершившегося развития, можно определить как *ансамбль свойств целого* (обычно организма или иной биологической системы, но иногда употребляется и применительно к сложным, обычно саморегулирующимся и самоорганизующимся устройствам), *обеспечивающих ее устойчивое существование и воспроизведение*, т.е. более или менее длительное сохранение ансамбля существенных параметров этого целого.

В динамическом смысле, адаптацию можно определить как *процесс происхождения (приобретения) адаптации* в первом значении (Палеонтология., 1994, с. 15). Это может быть исторически (филогенетически) сложившаяся адаптация, получающая свое воплощение (актуализацию) в процессе обратимой функциональной реакции или необратимого морфогенетического процесса в ходе онтогенеза [Шмальгаузен (1968, 1969, 1982) называл эти процессы соответственно аккомодации и адаптивные модификации], или формирующаяся вновь адаптация в результате индивидуального обучения или эволюции (Hyatt, 1894, 1897) на базе исторически сложившейся организации, унаследованной от родителей.

Адаптация, как и любая другая форма устойчивости, имеет естественный предел. Это лишь один из аспектов закона относительности всякого приспособления, формулированного Ч. Дарвином (1939). Пределы адаптивного реагирования ограничены порогами устойчивости. Преодоление этих порогов в результате достаточно сильного внешнего воздействия и/или внутреннего возмущения и связанное с этим падение уровня устойчивости носит более или менее скачкообразный характер. В форме принципа порогового реагирования этот закон был сформулирован У.Р. Эшби (2005) в 1956 г. Следовательно, *закон перемежающегося равновесия должен неукоснительно выполняться*, по крайней мере, *в силу устойчивости каждого из сменяемых в ходе филогенеза состояний*. По этой же причине движущая форма отбора не может преодолеть пределы адаптивного реагирования без дестабилизирующего эффекта, т.е. по крайней мере частичного разрушения прежней адаптивной нормы.

Адаптация есть свойство целого. Вычленение из целого более или менее самостоятельного элемента всегда условно и вызвано операциональными требованиями. *Организмы — самые сложные объекты во Вселенной*, данные нам в опыте. Поэтому изучать их во всем разнообразии их адаптивных свойств невозможно. Мы так привыкли изучать организм по частям, что нередко ошибочно придаем этому вынужденному эпистемологическому ограничению онтологический статус. Например, из того факта, что существование организма немислимо без необходимого запаса приспособленности, сиречь — устойчивости, мы делаем вывод о необходимой приспособительной ценности каждой его части. При этом забывают, что любое расчленение организма на части более или менее произвольно и допустимо лишь из операциональных соображений. Конечно, в приспособленном организме всегда можно выделить такую часть, которая, как таковая,

будет лишена самостоятельной адаптивной ценности. Именно поэтому задача выделения целостного функционального аппарата отнюдь не является тривиальной. Больше того, в разных режимах работы из одних и тех же структурных элементов могут путем самосборки (Уголев, 1985, 1987; Ивашкин и др., 1990) строиться разные функциональные системы (Анохин, 1975, 1978, 1980). С.В. Мейен (1984) неоднократно говорил о необходимости эксплицитной формулировки *принципов адаптивных интерпретаций*. Вот три из них:

1. Все биологические системы существуют вдали от состояния термодинамического равновесия со средой. Поэтому их сколько-нибудь продолжительное существование возможно лишь при наличии необходимого запаса приспособленности.

2. Однако из предыдущего вовсе не следует, что каждый произвольно выделенный элемент биосистемы должен обладать собственной адаптивной ценностью.

3. Никакой реальной биосистеме, а тем более ее части, невозможно дать исчерпывающей адаптивной интерпретации. Это в сущности лишь следствие *хорошо известного запрета на исчерпывающее постижение любой реальности*. В рамках естествознания его можно считать результатом эмпирического обобщения.

Закон адаптивной направленности филогенеза, или закон Ч. Дарвина (1939) и А. Уоллеса (1878, 1898). Выше, рассматривая закон ортогенеза, было сказано, что всякое развитие направленно, по крайней мере по причине преемственности. К нему можно добавить не менее универсальную адаптивную причину. Действительно, все направленные процессы в Природе осуществляются от менее устойчивых состояний к более устойчивым (Шишкин, 1988а, б). Противоположное — движение в сторону меньшей устойчивости, по определению, будет вести к понижению направленности и разрушению структуры субъекта этого движения. Сказанное в сущности есть следствие второго начала термодинамики для замкнутых систем и следствием принципа И.Р. Пригожина для неравновесных диссипативных структур, удаленных от состояния термодинамического равновесия и существующих за счет потребления энергии и вещества из внешних источников. Он гласит: для неравновесных диссипативных структур устойчивыми являются состояния с минимумом производства энтропии (Николис, Пригожий, 1979, 1990; Пригожин, 2002; Пригожий, Кандепуди, 2002; Гленсдорф, Пригожий, 2003; Пригожий, Стенгерс, 2003; Эбелинг, 2004).

Адаптация, как было показано выше, является еще одним универсальным проявлением устойчивости, наряду с преемственностью. Поэтому всякий более или менее направленный и в этом смысле устойчивый тренд филогенеза должен быть непременно направленным (по крайней мере в среднем) в сторону большей приспособленности. В противном случае он непременно будет лишен свойств направленности и преемственности. Известным приближением к последнему случаю будет брадителическая (блуждающая) эволюция в понимании Симпсона (1948; Simpson, 1953).

Структура «боится» новизны. Каждое данное состояние развивающейся системы 1) преемственно связано с предшествующими и последующими постольку, поскольку элементы структуры сменяемого (снимаемого, по Гегелю) состояния сохраняются в структуре сменяющего (снимающего), и в то же время 2) ново постольку, поскольку структура сменяющего состояния изменяется по сравнению со структурой сменяемого.

Как отмечалось выше, любое усиление преемственности снижает (по крайней мере, среднюю) новизну производимого выбора, а увеличение новизны выбора снижает уровень его преемственности (Зальцберг, 1966; Яглом, Яглом, 1973). *Сростом количества однократно или кратковременно получаемой новизны, связанной с более или менее радикальным преобразованием структуры (резкой сменой адаптивной нормы или направления прогрессивной специализации) развивающейся системы, растёт вероятность необратимой потери устойчивости, нарушения преемственности, утраты определенности свойств и гибели развивающейся системы, а вместе с ней и прекращения свойственного ей процесса развития.* Иными словами, *большие порции новизны структура может получать «в рассрочку, но не оптом»* (Волькенштейн, 1988).

Запрет на большие порции кратковременно получаемой новизны справедлив для любых систем. *Но чем выше вродеиш организации системы*, чем дальше от состояния термодинамического равновесия с внешней средой она находится, чем более мощные механизмы поддержания устойчивости (адаптации) необходимы для ее существования, *тем более вероятно*, при прочих равных условиях, что *даже не очень большая порция новизны вызовет необратимую утрату ее устойчивости*. Именно отсюда, в частности, вытекают те общеизвестные адаптивные преимущества, которыми обладают бактерии в сравнении с человеком.

Запрет на большие порции кратковременно получаемой новизны является теоретическим основанием принципа постепенности (градуальности) индивидуального и исторического развития (Дарвин, 1939; Ламарк, 1955) и качественно ограничивает масштабы допустимого *макрогенеза*, в частности пульсации устойчивости, предписываемой законам «*перемежающегося равновесия*». Иными словами, *принцип градуализма является внешним выражением преемственной связи между постепенно изменяющимися состояниями процесса развития*. Принцип же порогового реагирования и вытекающий из него закон «*перемежающегося равновесия*», в свою очередь, являются косвенным свидетельством устойчивости каждого из сменяемых в ходе развития состояний, что, понятно, является необходимым условием как самого их существования, так и преемственности между состояниями, сменяемыми в ходе развития.

О важности принципа градуализма косвенно свидетельствует и тот факт, что он является необходимым элементом **принципа актуализма** (Ляйелл, 1866; Гулд, 1986), который, в свою очередь, оказывается необходимой презумпцией (в понимании А.П. Расницына, 2005) любой исторической реконструкцией (Палеонтология., 1994, с. 19-20,380). Противоположное допущение делает историческую реконструкцию невозможной.

На первый взгляд представляется, что принцип градуализма постоянно нарушается. Достаточно, например, вспомнить о метаморфозе (особенно некробиотическом; Токин, 1987) и наличии критических периодов развития в онтогенезе (Светлов, 1960, 1979). Дальше часто следует такое рассуждение (Рэфф, Кофман, 1986; Гильберт, 1995): если в индивидуальном развитии возможны такие резкие скачкообразные изменения, то что же следует ожидать от развития исторического?...

Индивидуальное развитие является продуктом развития исторического (Иванов, 1937; Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1968-1983). Насколько можно судить, по имеющимся филогенетическим реконструкциям, *чем резче фенотипический эффект макромутации, тем реже она используется в процессах филогенеза* (Osborn, 1912, 1917, 1934; Шишкин, 1988; Берг, 1993). Все резкие изменения в ходе нормального онтогенеза имеют длительную историческую (филогенетическую) подготовку. Например, органы имаго насекомых с полным превращением закладываются в виде эмагинальных дисков еще на стадии яйца или (реже) на стадии ранней личинки (Захваткин, 1975). А.Л. Тихомирова (1991), используя в эксперименте аналоги ювенильных гормонов растительного происхождения, вызывала искусственную ретардацию (замедление темпа морфогенеза) ряда органов. При этом появлялись морфологически выраженные промежуточные стадии развития этих органов, которые в ходе нормального морфогенеза выглядят как скачкообразные. Наконец, все верифицированные (не голословные) реконструкции происхождения метаморфоза или быстрого исчезновения личиночных приспособлений (афанизии, по терминологии А.Н. Северцова, 1939) при переходе к дефинитивному состоянию предполагают исходно наличие более или менее градуального онтогенеза с последующим сокращением или выпадением промежуточных стадий (акцелерация) и нарастания степени прерывистости преобразования в процессе филогенетической рационализации онтогенетической реализации признаков (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1968-1982; Захваткин, 1975). В результате можно сделать два вывода:

1. *В процессе онтогенеза допустимы гораздо более резкие скачкообразные преобразования* (в силу их длительной исторической подготовки), чем в филогенезе.

2. *Всякое развитие градуально в меру преемственной связи его состояний и одновременно прерывисто в меру устойчивости каждого состояния, сменяемого в ходе развития.* Оба эти логически альтернативные требования, по определению, равно необходимы: первое для осуществления развития, а второе — для существования каждого из его состояний. Это неожиданное лишь на первый взгляд обобщение естественно назвать **законом прерывистой непрерывности эволюции.**

Именно в силу требования этого закона в форме запрета на получение больших порций новизны кратковременно с необходимостью должен действовать **принцип адаптивного компромисса**, сформулированный А.П. Расницыным (2005). Его можно определить так:

Процесс адаптации, носящий характер прогрессивной оптимизации целого, наталкивается на следующее ограничение: оптимизация любой развивающейся системы по каждому отдельному параметру осуществляется в ущерб ее оптимальности по всем другим параметрам в меру их взаимной сопряженности с данным. Следовательно, оптимизация любой реальной системы возможна лишь в порядке нахождения компромисса между противоречивыми требованиями оптимизации различных ее параметров и целым.

В самом деле, если два параметра не предъявляют к своему целому хоть в чем-то различные требования, значит эти параметры не различаются, по крайней мере, в рамках данного целого. Если же эти требования различны, то прогрессивная оптимизация каждого из этих параметров рано или поздно обнаружит их противоречивость. По существу принцип адаптивного компромисса является следствием теорем, доказываемых в теории оптимизации (Эшби, 1962, 2005; Новосельцев, 1978, 1989).

Принцип адаптивного компромисса порождает множество важных следствий. Самые общие из них кратко рассмотрены ниже:

1. Запрет на развитие «абсолютно целого» (Кьювье, 1937). В таком целом можно изменить, либо сразу все, либо ничего. Как писал Кьювье, достаточно в организме изменить даже самую малую деталь, как гармония (приспособленность) целого будет утрачена. В качестве предельного такое утверждение оказывается справедливым. В реальности Кьювье несколько переоценивал уровень гармоничности организма и недооценивал его внутренней противоречивости. Не случайно закон относительности всякого приспособления был окончательно сформулирован только Ч. Дарвином (Плате, 1928; Дарвин, 1939; Парамонов, 1945; Берман и др., 1967; Шмальгаузен, 1969).

2. Запрет на большие порции кратковременно получаемой новизны [принцип градуализма Ламарка (1955) и Дарвина (1939)] обсуждался выше.

3. Запрет на изменение хорошо сбалансированной (гармоничной) системы без понижения ее оптимальности (принцип дестабилизации, сформулированный В.В. Жери-хиным в устном докладе; Расницын, 1966). Этот запрет является частным случаем принципа порогового реагирования (Эшби, 1962, 2005), необходимым следствием запрета на развитие «абсолютно целого» и принципа перемежающегося равновесия.

4. Запрет на комплексную параллельную оптимизацию (адаптацию) целого по многим параметрам одновременно (закон прогрессивной специализации Депере, 1921).

В самом деле, одновременная оптимизация многих параметров целого равносильна получению им большой порции новизны кратковременно, а это противоречит требованию преемственности и принципу градуализма. Односторонняя же оптимизация по немногим параметрам, по определению, есть специализация.

Комплексную оптимизацию можно осуществлять лишь путем последовательной (не одновременной) специализации каждый раз немногих (экзосоматических) функциональных систем основного звена развития. При этом главные достижения каждой предыдущей специализации — адаптации общего значения, (по терминологии Шмальгаузена, 1968, 1969, 1983) — должны сохраняться и накапливаться, а не уничтожаться в ходе осуществления последующих процессов прогрессивной специализации, сменяющих данные.

Комплексная оптимизация целого — важнейший атрибут морфофизиологического прогресса ароморфоза (Северцов, 1939, 1967; Шмальгаузен, 1968, 1969, 1983; Иорданский, 1990, 1994). Поэтому:

4.1. Ароморфозы [в понимании Северцова (1939,1967) и Шмальгаузена (1968,1969, 1983) как комплексные филогенетические преобразования хоть и не часто, но регулярно происходят в процессе филогенеза.

4.2. Арогенезов же (в понимании А.Л. Тахтаджяна, 1951, 1966), как специфических форм эволюции, ведущих к ароморфозам, нет и быть не может. Ароморфоз, как и все прочие позитивные филогенетические преобразования, достигается как итог накопления адаптации общего значения в процессе последовательной (не параллельной, не одновременной) смены преемственно связанных процессов прогрессивной специализации.

4.3. Ароморфоз — длительный процесс даже в геологическом масштабе времени. Он сопоставим по продолжительности с временем существования группы (таксона), возникающей в результате его осуществления, как об этом писал Л.П. Татаринов (1976,1987), а не относительно краткое филогенетическое событие, как это иногда себе представляли (Матвеев, 1967; Иорданский, 1977).

4.5. Ароморфоз — качественное по своим последствиям филогенетическое преобразование, не сопровождающееся качественно специфическими формами эволюции.

5. Закон основного звена развития, сформулированный В.Е. Руженцевым (1953, 1960). Его можно сформулировать так:

5.1. *Непосредственно оптимизируемых* (экзосоматических, по терминологии А.Н. Северцова, 1939) *функциональных систем, составляющих основное звено развития, в пределах каждого данного направления прогрессивной специализации всегда немного.* (Противоположное означало бы получение большой порции новизны краткосрочно).

5.2. *Все прочие, всегда многочисленные* (эндосоматические по Северцову) *функциональные системы развиваются в координационном порядке* (Шмальгаузен, 1939, 1968-1983).

5.3. *Проталлаксы* (по Северцову) — филогенетические преобразования всегда немногих экзосоматических функциональных систем основного звена развития — обеспечивают прогрессивную специализацию (адаптацию) целого в определенном направлении и образуют авангард этого процесса.

5А. *Дейталлаксы* (по Северцову) — филогенетические преобразования всегда многочисленных эндосоматических функциональных систем обеспечивают поддержание и восстановление целостности (гармонии) организма в условиях направленного и необратимого преобразования экзосоматических функциональных систем основного звена развития.

6. *Утрата (или резкое ослабление) адаптивного значения какой-либо функциональной системы ведет к редукции обеспечивающей ее структуры не столько в силу бесконтрольного накопления разрушающих ее мутаций (как это обычно представляют), сколько в силу активного ее разрушения процессами оптимизации других структур и функций целого, сохранивших свое адаптивное значение.* Это предложение, представляющее собой **принцип адаптивной редукции** Ч.Р. Дарвина (1939), в редакции И.И.Шмальгаузена (1968-1983) и А.С. Серебровского (1973), также является необходимым следствием закона прогрессивной специализации.

Выводы

1. Даже самые первые качественные шаги по созданию общей естественнонаучной теории развития дают хорошее согласие с законами филогенеза, сформулированными на выборочных примерах палеонтологической летописи.

2. Выявляя границы применимости каждого из законов развития, теория обнаружила, при каких условиях оказываются совместимыми даже противоположные по смыслу законы. Выяснилось, что нет необходимости противопоставлять законы градуализма и перемежающегося равновесия. Каждый из них описывает лишь разные, но равно необходимые и строго дополнительные свойства развития вообще и филогенеза в частности.

Оказалось, что запрет на параллельную (одновременную) оптимизацию многих параметров целого можно обойти, если осуществлять комплексную оптимизацию последовательно, а не параллельно.

3. Рассмотренные выше палеонтологические обобщения при правильной их оценке оказались не только надежными качественными законами филогенеза, но одновременно и законами всякого развития вообще. Учитывая распространенность явлений развития в Природе, дальнейшая работа в этом направлении выходит за пределы не только палеонтологических и биологических задач, но представляет интерес для естественных наук, встречающихся в своей исследовательской практике с теми или иными формами развития.

Работа поддержана грантами РФФИ 04-05-64-805; НШ-6228.2006.4.

Литература

Анохин П.К. 1975. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина. 447 с.

Анохин П.К. 1978. Философские аспекты теории функциональной системы. Избр. труды. М.: Наука. 400с.

Анохин П.К. 1980. Узловые вопросы теории функциональной системы. М.: Наука. 197 с.

Белоусов Л.В. 2005. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ. Наука. 368 с.

Бергсон А. 2001. Творческая эволюция. М.: ГЕРРА-Книжный клуб. 384 с.

Березин Б.Д., Крестов Г.А. 1999. Основные законы химии. М.: Наука, с. 95 с.

Берг Л.С. 1977. Труды по теории эволюции. 1922-1930. Л.: Наука. 387 с.

Берг Р.Л. 1993. Генетика и эволюция. Избр. труды. Новосибирск: Наука. 284 с.

Бриллюэн Л. 1960. Наука и теория информации. М.: Физматгиз. 392 с.

Бриллюэн Л. 1966. Научная неопределенность и информация. М.: Мир. 271 с.

Берман З.И., Завадский К.М., Зеликман А.Л. и др. 1967. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука. 489 с.

Васильев В.Н. 1946. Закономерности процесса смен растительности // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. II. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 365.

Вернадский В.И. 1965. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука. 374 с.

Вернадский В.И. 1994. Живое вещество и биосфера. М.: Наука. 672 с.

Вигнер Э.П. 2002. Инвариантность и законы сохранения. Этюды о симметрии. М.: Едиториал УРСС. 320 с.

Волькенштейн М.В. 1988. Биофизика. М.: Наука. 592 с.

Гааке В. 1900. Происхождение животного мира. СПб: Просвещение. 634 с.

Гегель Г.В.Ф. 1974, 1975, 1977. Энциклопедия философских наук. М.: Мысль. Т. 1. 452 с.; Т. 2. 695 с.; Т. 3. 471 с.

Гексли Т.Г. 1927. О причинах явлений в органическом мире. Шесть лекций, читанных рабочим. М.;Л.:ГИЗ. 165с.

Гленсдорф П., Пригожий И. 2003. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуации. М.: Едиториал УРСС. 280 с.

Гильберт С. 1993, 1994, 1995. Биология развития. М.: Мир. Т. 1. 228 с. Т. 2. 235 с. Т. 3. 352 с.

Гулд С.Д. 1986. В защиту концепции прерывистого развития // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир.

Давиташвили Л.Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.;Л.: Изд-во АН СССР. 1948. 575с.

Дарвин Ч.Р. 1939. Соч. Т. 3. М.;Л.: Изд-во АН СССР. С. 254-678.

Депере Ш. 1921. Превращение животного мира. Пг.: Изд. М. и С.Сабашниковых. 271 с.

Долло Л. 1974. Законы эволюции // Габуня Л.К. Луи Долло (1857-1931). М.: Наука. С. 230-231.

- Дриш Г. 1915. Витализм, его история и система. М.: Наука. 279 С.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во научн. изд. КМК. VI+542 с.
- Жоффруа Сент-Илер Э. 1970. Избранные труды. М.: Наука. 706 с.
- Завадский К.М. 1973. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859-1920-е годы). Л.: Наука. 423 с.
- Зальцберг Б. 1966. Что такое информация? // Концепция информации и биологические системы. М.: Мир. С. 13-31.
- Захваткин Ю.А. 1975. Эмбриология насекомых. М.: Высшая школа. 328 с.
- Ивашкин В.Т., Минасян Г. А., Уголев А.М. 1990. Теория функциональных блоков и проблемы клинической медицины. Л.: Наука. 303 с.
- Иорданский Н.Н. 1977. Неравномерность темпов макроэволюции и ключевые ароморфозы // Природа. № 6 (742). С. 36-46.
- Иорданский Н.Н. 1990. Эволюция комплексных адаптации. Челюстной аппарат амфибий и рептилий. М.: Наука. 1990. 310 с.
- Иорданский Н.Н. 1994. Макроэволюция. М.: Наука. 112с.
- Капра Ф. 2003. Паутина жизни. Новое научное понимание живых систем. Киев; М.: София. 336 с.
- Кастлер Г. 1967. Возникновение биологической организации. М.: Мир. 90 с.
- Киржниц Д.А. 1983. Причинности принцип // Физический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 587-588.
- Ковалевский В.О. 1956, 1960. Собрание научных трудов. М.: Изд-во АН СССР. Т. 2. 300 с. Т. 3. 351 с.
- Кондаков Н.И. 1975. Логический словарь-справочник. М.: Наука. 720 с.
- Красносельский М.А., Покровский А.В. 1983. Системы с гистерезисом. М.: Наука. 271 с.
- Кювье Ж. 1937. Рассуждения о переворотах на поверхности Земного шара. М.;Л.: ОГИЗ-Биомед-гиз. 368 с.
- Кюри М., Жолио-Кюри И., Жолио-Кюри Ф. 1968. Мария Кюри. Пьер Кюри. М.: Наука. 176 с.
- Кюри П. 1966. Избранные труды. М.: Наука. 1966. 541 с.
- Лабас Ю.А., Крылов А.М. 1983. Случайный поиск — стратегия жизни // Проблемы анализа биологических систем. М.: Изд-во МГУ. С. 63-78.
- Ламарк Ж.-Б. 1955. Избранные произведения. Т. I. М.: Изд-во АН СССР. 968 с.
- Лернер А.Я. 1967. Начала кибернетики. М.: Наука. 400 с.
- Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. Сб. статей. М.: Наука. 278 с.
- Ляйэлл Ч. 1866. Основные начала геологии или новейшие изменения Земли и ее обитателей. М.: А.И.Глазунов. Т. 1. 399 с. Т. 2. 462 с.
- Ляпунов А. А. 1980. О соотношении понятий материя, энергия и информация. // Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. М.: Наука. С. 320-322.
- Матвеев Б.С. 1967. Значение воззрений А.Н.Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии. // Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. М.: Изд-во МГУ. С. 140-172.
- Матурана У.Р., Варела Ф.Х. 2001. Древо познания. Биологические корни человеческого познания. М.: Прогресс-Традиция. 224 с.
- Медников Б.М. 2005. Избранные труды. М.: Т-во научн. изд. КМК. 452 с.
- Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. М.: Изд-во ВИНТИ. С. 66-117.
- Мейен С.В. 1983. Понятие времени и типология объектов // Диалектика в науке о природе и человеке. М.: Наука. С. 311-317.

- Мейен С.В. 1984. Принципы исторических реконструкций в биологии. // Системность и эволюция. М.: Наука. С. 7-32.
- Николис Г., Пригожий И. 1979. Самоорганизация в неравновесных системах. М.: Мир. 512с.
- Николис Г., Пригожий И. 2003. Познание сложного. Введение. М.: Едиториал УРСС. 344 с.
- Новосельцев В.Н. 1978. Теория управления и биосистемы. М.: Наука. 319 с.
- Новосельцев В.Н. 1989. Организм в мире техники. Кибернетический аспект. М.: Наука. Гл. ред. физ.-мат. лит. 240 с.
- Нэгели К. 1866. Происхождение естественно-исторического вида и понятие о нем. М.: Лазаревск. ин-т. 71 с.
- Оствальд В. 1903. Философия природы. СПб.: Брокгауз-Ефрон. 326 с.
- Павлинов И.Я. 2005. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: Т-во научн. изд. КМК. 391 с.
- Палеонтология и палеоэкология. Словарь. 1995. М.: Недра. 494 с.
- Плате Л. 1928. Эволюционная теория. М.;Л.: ГИЗ. 223 с.
- Пономарев Я.А. 1976. Психология творчества. М.: Наука. 303 с.
- Попов И.Ю. 2005. Ортогенез против дарвинизма. СПб.: Изд-во СПбУ. 207 с.
- Поппер К. 1983. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс. 605 с.
- Поппер К.Р. 2004а. Предположения и опровержения. М.: АСТ. 638 с.
- Поппер К.Р. 2004б. Логика научного исследования. М.: Республика. 2004. 447 с.
- Пригожий И. 2002. От существующего к возникающему. М.: УРСС. 288 с.
- Пригожий И., Кандепуди Д. 2002. Современная термодинамика. От тепловых двигателей до дис-сипативных структур. М.: Мир. 461 с.
- Пригожий И., Стенгерс И. 2003. Порядок из хаоса. М.: УРСС. 312с.
- Равикович А.И. 1976. Чарлз Лайель. 1797-1875. М.: Наука. 200 с.
- Расницын А.П. 2005. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: Т-во научн. изд. КМК. IV+347 с.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 76-118.
- Раутиан А.С. 1993. О природе генотипа и наследственности // Журн. общ. биол. Т. 54. № 2. С. 131-167
- Руженцев В.Е. 1953. Основные вопросы палеозоологической систематики в свете мичуринской биологии // Мат. Палеонтол. совещ. по палеозою. 14-17 мая 1951 г. М.: Изд-во АН СССР. С. 5-36.
- Руженцев В.Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских амmonoидей // Труды ПИН АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. Т. 83. 231 с.
- Рузавин Г.И. 1983. Гипотетико-дедуктивный метод // Философский энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 116-117.
- Рэфф Р., Кофман Т. 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир. 402 с.
- Светлов П.Г. 1960. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии и общей физиологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 263-285.
- Светлов П.Г. 1979. Физиология (механика) развития. Л.: Наука. Т. 1. 279 с. Т. 2. 262 с.
- Северцов А.Н. 1945. Собр. соч. Т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 530 с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Северцов А.Н. 1967. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. М.: Изд-во МГУ. 202 с.
- Серебровский А.С. 1973. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука. 168 с.
- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во Иностран. лит. 358 с.

- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных / Труды ЗИН АН СССР. Л.: Наука. Т. 53. С. 30-46
- Соболев Д.Н. 1924. Начала исторической биогенетики. Симферополь: Госиздат Украины. 205 с.
- Советский энциклопедический словарь. 1980. М.: Сов. энциклоп. 1600 с.
- Спенсер Г. 1870. Основания биологии. Т. 1. СПб: Поляков. 370 с.
- Сукачев В.Н. 1942. Идея развития в фитоценологии // Сов. бот. № 1-3. С. 5-17.
- Сушкин П.П. 1915. Обратим ли процесс эволюции? // Новые идеи в биологии. Сб. 8. Общие вопросы эволюции I. Петроград: Образование. С. 1-39.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.
- Татаринов Л.П. 1985. Палеонтология и теория эволюции. Параллелизмы // Морфологические исследования животных. М.: Наука. С. 229-247.
- Татаринов Л.П. 1987а. Параллелизм и направленность эволюции. // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. 1987. С. 124-143.
- Татаринов Л.П. 1987б. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 251 с.
- Тахтаджян А.Л. 1951. Пути приспособительной эволюции растений // Бот. журн. Т. 36. № 3. С. 231-239.
- Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука. 611с.
- Тимирязев К.А. 1923. Творчество природы и творчество человека // Насущные задачи современного естествознания. М.-Петроград: Книга. С. 211-219.
- Тимирязев К.А. 1939а. Исторический метод в биологии. Десять лекций. //Соч. Т. 6. М.-Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз. С. 9-237.
- Тимирязев К.А. 1939б. Чарлз Дарвин и его учение. В 2-х частях // Соч. Т. 7. М.: ОГИЗ-Сельхозгиз. 674 с.
- Тихомирова А.Л. 1991. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука. 168 с.
- Толмачев А.И. 1973. Закон неравномерности развития флор и фаун Земного шара и его значение для анализа палеонтологических данных // 3 Науч. сессия сектора палео-биологии 24-27 сентября 1956 г. План работы и тезисы докладов. Тбилиси: Изд-во АН Груз. ССР. С. 14—20.
- Томсон Д. 1970. Дух науки. М.: Знание. 175 с.
- Уголев А.М. 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука. 544 с.
- Уголев А.М. 1987. Естественные технологии биологических систем. Л.: Наука. 317с.
- Уоддингтон К.Х. 1944. Канализация развития и наследование приобретенных признаков // Успехи совр. биол. Т. 18. Вып. 3. С. 393-396.
- Уоддингтон К.Х. 1964. Морфогенез и генетика. М.: Мир. 206 с.
- Уоддингтон К.Х. 1970. Основные биологические концепции. // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. М.: Мир. С. 11-38.
- Уоллес А.Р. 1898. Дарвинизм. Изложение теории естественного отбора и некоторых из ее приложений. М.: Т-во Сытина. XXXVIII+753 с.
- Уоллэс А.Р. 1878. Естественный подбор. СПб: Сушинский. XVI+487+V с.
- Фейнман Р. 2004. Характер физических законов. М.: ИЦ ЭНАС. 176 с.
- Физический энциклопедический словарь. 1983. М.: Сов. энциклоп. 928 с.
- Философский энциклопедический словарь. 1983. М.: Сов. энциклоп. 840 с.
- Чайковский Ю.В. 1990. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука. 272 с.
- Чайковский Ю.В. 2004. О природе случайности. М.: Изд. Центра системных исследований; Ин-т истории естествозн. и техники РАН. 278 с.
- Чернавский Д.С. 2004. Синергетика и информация. М.: УРСС. 388 с.

- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс. // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 142-169.
- Шмальгаузен И.И. 1939. Значение корреляций в эволюции животных. // Памяти А.Н.Северцова. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 175-230.
- Шмальгаузен И.И. 1940. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции. // Журн. общ. биол. Т. 1. № 4. С. 509-525.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.-Л.: Сов. наука. 1947. 540 с.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. М.: Наука. 451 с.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 493 с.
- Шмальгаузен И.И. 1982. Избранные труды. М.: Наука. 382 с.
- Шмальгаузен И.И. 1983. Избранные труды. М.: Наука. 1983. 360 с.
- Шмутцер Э. 1974. Симметрия и законы сохранения в физике. М.: Мир. 159 с.
- Шноль С.Э. 1991. Жизнь — процесс существования объектов биологической эволюции. // Философский анализ оснований биологии. Природа биологического познания. М.: Наука. С. 189-201.
- Шноль С.Э. 1998. Теория эволюции — основа современной теоретической биологии // Теория эволюции — наука или идеология? Труды XXV Люблинских чтений. М.-Абакан: Центр системных исследований. С. 84-88.
- Шноль С.Э. 2001. Герои, злодеи, конформисты российской наука. М.: КРОН-ПРЕСС. 875 с.
- Эбелинг В. 2004. Образование структур при необратимых процессах. М.; Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика». 256с.
- Эбелинг В., Энгель А., Файстель Р. 2001. Физика процессов эволюции. М.: Эдиториал УРСС. 328 с.
- Эйген М. 1973. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир. 216с.
- Эйген М. Винклер Р. 1979. Игра жизни. М.: Наука. 96 с.
- Эшби У.Р. 1962. Конструкция мозга. М.: Иност. лит-ра. 398 с.
- Эшби У.Р. 2005. Введение в кибернетику. М.: URSS; КомКнига. 432 с.
- Юдин Э.Г. 1983. Развитие // Философский энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 561-562.
- Яглом С.М., Яглом И.М. 1973. Вероятность и информация. М.: Наука. 511 с.
- Abel O. 1928z. Das biologische Tragheitsgesetz // Palaontol. Zeitschr. Bd. 9. S. 7-17.
- Abel O. 1928b. Das biologische Tragheitsgesetz // Biol. general. Bd. 4. S. 1-102.
- Abel O. 1929. Palaeobiologie und Stammesgeschichte. Jena: G.Fischer 424 S.
- Clements F.E. 1949. Dynamics of vegetation. New-York: Hafner. 296 p.
- Clements F.E. 1963. Plant succession and indicators. New York; London: Hafner. XVI+453 p.
- Clements F.E., Shelford V.E. 1939. Bio-ecology. N.Y.: Wiley & sons; L.: Chapman & Hall. 425 p.
- Cope E.D. 1868. On the Origin of Genera // Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia. V. 20. N 4. P. 242-305.
- Cope E.D. 1896. The primary factors of organic evolution. Chicago: Open Court Publ. Co. 1896. XVI+547 p.
- Deperet Ch. 1907. Les trasformacions du monde animal. Paris. 360 p.
- Doderlein L. 1888. Phylogenetische Beobachtungen // Biol. Centralbl. Bd. 7. S. 394-402.
- Dollo L. 1893. Les lois de l'evolution // Bull. Soc. Beige Geol., Paleontol. et hydrogeol. T. 7. P. 164-166.
- Dollo L. 1905. Les Dinosauriens adaptes a la vie quadrupede secondaire // Bull. soc. Beige Geol. Paleontol. et hydrol. T. 19. P. 441-48.

- Ehrenberg Z. 1932. Das biologische Grundgesetz in seiner Beziehung zum biologischen Tragheitsgesetz // *Biologia generalis*. Vol. 8. S. 547-566.
- Eimer T.G.G. 1897. Die Entstehung der Arten auf Grund von verebten erworbenen Eigenschaften nach den Gesetzen Organischen Wachsen. Teil. 2. Leipzig: W.Engelmann. VI+XVI+513 S.
- Hyatt A. 1894. Phylogeny of an aquired characteristic. // *Proc. Amer. Phil. Soc.* Vol. 32. No. 143. P. 349-647+XIV.
- Hyatt A. 1897. Cycle in the Life of the individual (ontogeny) and in evolution of its own group (phylog-eny) // *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.* Vol. 32. No 10. P. 207-224.
- Lull R.S. 1936. *Organic Evolution*. N.Y.: MacMillan. 1936. 743 p.
- Naegeli von C. 1884. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*. Munchen; Leipzig: Oldenbourg. XI+552 S.
- Osborn H.F. 1902a. The Law of Adaptive radiation // *Amer. Nat.* Vol. 34. No. 425. P. 353-363.
- Osborn H.F. 1902b. Homoplasy as a Law of Latent or Potential Homology. // *Amer. Nat.* Vol. 36. No.424. P. 259-271.
- Osborn H.F. 1912. *The Continuous Origin of Certain Unit Characters as Observed by a Paleontologist /Harvey Lectures. Ser. 1911-1912*. Philadelphia: Press of J.B.Lippincott Company. P. 153-204.
- Osborn H.F. 1929. The Titanotheres of Abcient Wyoming, Dakota, and Nebraska/U.S. *Geol. Surv. Mon.* 55. Vol. 1.953 p.; Vol. 2. 236 p.
- Osborn H.F. 1934. Aristogenesis, the Creative Principle in the Origin of Species // *Amer. Naturalist*. Vol. 68. No. 716. P. 193-235.
- Plate L. 1908. *Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch der Darwinismus*. Leipzig: Engelmann. VIII+493 S.
- Ray Lankaster E. 1870. On the use of the term homology in modern zoology, and the distinction between homogenetic and homoplastic agreement // *Ann. Mag. Nat. Hist.* 5th Ser. Vol. 6. P. 34-43.
- Rensch B. 1954. *Neuere Problem der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution*. Stuttgart: Enke. XII+436 S.
- Scott W.B. 1896. Paleontology as a morphological disciplines. // *Lecture Mar. Biol. Wood's Holl. Summer Session*. P. 43-51.
- Scott W.B. 1962. *A History of land Mammals in the Western Hemisphere*. N. Y: Hafner Publ. Co. 786 p.
- Semper M. 1912. Ueber Artenbildung durch pseudospontane Evolution // *Centralbl. Mineral., Geol.* 1912. S. 140-149.
- Simpson G.G. 1953. *The major features of evolution*. New York: Columbia Univ. XX+434 p.
- Stromer von Reichenbach E. 1912. *Lehrbuch der Palaozoologie. Bd. 2. Wirbeltiere*. Leipzig, Berlin: Teubner. IX+325 S.
- Suess Ed. 1912. *La Face de la Terre. T. I*. Paris: Lib. A.Colin. 835 p.
- Van Valen L. 1976a. Energy and Evolution // *Evol. Theory*. No. 1. P. 179-229.
- Van Valen L. 1976b. The Red Queen lives // *Nature*. Vol. 260. No. 5552. P. 575.
- Van Valen L. 1977. The Red Queen // *Amer. Nat.* Vol. 111. No. 980. P. 809-810.
- Waagen von W. 1869. Die Formebreiche des *Ammonites subradiatus* // *Palaeontol. Beitr. Benecke*. Bd. U.S. 179-259.

УДК 575.86

Летопись и кладограмма

А.П. Расницын

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: rasnaa@mail.ru

Тест скрытых интервалов может быть полезен как мера соответствия кладограммы и палеонтологической летописи. Применение его (на материале перепончатокрылых насекомых) к данным традиционной, кладистической и молекулярной филогенетики дает осмысленные результаты и заслуживает дальнейшего опробования.

Ключевые слова: филетика, молекулярная филогения, кладизм, палеонтологическая летопись, перепончатокрылые насекомые.

Кладограммы, построенные для одного и того же набора таксонов с помощью разных филогенетических методов и по несовпадающим наборам признаков, часто и порой существенно отличаются друг от друга, и решить, какая из них лучше (ближе к неизвестной нам истинной системе родства), нелегко. Обычно авторы исходят из теоретических достоинств и недостатков разных методов, но их оценка определяется прежде всего исходными теоретическими позициями, выбор которых дискусионен и на мой взгляд в значительной мере субъективен. Это в особенности справедливо по отношению к трем самым популярным нынешним методам филогенетики — традиционному (в рафинированном виде — филетическому), кладистическому и молекулярному (Расницын, 2002). Поэтому важно найти какой-то независимый критерий, который мог бы дать более объективную оценку результатам трех конкурирующих методов. Такой независимый критерий напрашивается сам собой — палеонтологическая летопись, и вопрос в том, как это сделать в количественном виде, какую выбрать метрику. Биологи нынче помешаны на цифре и качественному результату обычно не верят, поскольку считают его субъективным и не воспроизводимым. Такой количественный подход был недавно предложен (Rasnitsyn, 2000; русский перевод Расницын, 2005), но большого интереса пока не вызвал, по крайней мере в западной аудитории. В надежде на большую восприимчивость русскоязычных коллег к этой проблеме попытаюсь здесь продолжить анализ предлагаемого инструмента на новом материале.

В предыдущей публикации (Rasnitsyn, 2000) анализировались четыре кладистических и одна молекулярная кладограммы перепончатокрылых насекомых в сравнении с единственной традиционной (филетической). Палеонтология и филогения перепончатокрылых — предмет моих специальных исследований, а филетическая кладограмма отряда — в некотором смысле почти полувековой итог этой работы (Rasnitsyn, 2002). На сегодняшний день это, наверное, наиболее разработанная такая кладограмма перепончатокрылых. Поэтому и на этот раз она выступает как образец для сравнения, тем более

что в предыдущем анализе она обнаружила несомненные преимущества перед другими кладограммами в смысле соответствия палеонтологическим данным. Учитывая такой результат, я отобрал для дальнейшего сравнения преимущественно новейшие молекулярные и комбинированные кладограммы (объединяющие морфологические и молекулярные данные), которые сейчас приобретают особую популярность.

Палеонтологическая летопись перепончатокрылых насекомых (отряд *Vespa* = *Hymenoptera*) выбрана для тестирования по следующим причинам. Неполная, как и любая летопись, она достаточно богата, чтобы представлять 51 из 54 современных семейств (рис. 1; надсемейство *Chalcidoidea* рассматривается как целое из-за отсутствия кладограммы его семейств; недавно описанное семейство *Maamingidae* (Early et al., 2001), не представленное в палеонтологической летописи, в кладограмму не включено). Из этого числа 39 семейств зарегистрированы в летописи с мезозоя (времени основных филогенетических событий в истории отряда), 21 семейство известно как вымершие (преимущественно в течение мезозоя).

Рис. 1 воспроизводит указанную кладограмму (Rasnitsyn, 2000, рис. 1) с дополнениями и уточнениями, оговоренными в подписях к нему. На следующих рисунках (рис. 2, б, 3, б, 4, в, 5, в, 6, б) для сравнения с альтернативными кладограммами используются ее фрагменты, включающие только те таксоны, которые представлены в альтернативных кладограммах. На рис. 2 и 3 с такими фрагментами сопоставляются молекулярные кладограммы (Dowton, Austin 1994; Dowton et al. 1997), уже рассматривавшиеся в предыдущей работе (Rasnitsyn 2000, рис. 6). Повторное их рассмотрение связано с тем, что здесь эти кладограммы анализируются порознь (раньше использовалось их объединение), и кроме того, сравнение делается по новой, более четкой и наглядной схеме. На рис. 4 и 5 аналогичным образом показаны новейшие молекулярные и комбинированные кладограммы, т.е. объединяющие молекулярные и морфологические данные (рис. 4 по Dowton, Austin, 2001; рис. 5 по Schulmeister, 2003). Для сравнения приводится также рис. 6 с кладограммой 6, а (Vilhelmsen, 2001), которая в несколько измененном виде была использована для построения одной из комбинированных кладограмм (рис. 5, б).

Преобразуя кладограмму в филогенетическое дерево, мы устанавливаем длину его междоузлий соответственно минимальному палеонтологически подтвержденному интервалу существования соответствующей ветви дендрограммы. В некоторых случаях мы вынуждены предполагать, что ветвь возникла раньше, чем это следует из палеонтологических данных, например, когда одна из двух сестринских групп в летописи фиксируется раньше другой или когда потомок датирован раньше предка. Эти гипотетические периоды скрытого существования группы были обозначены как скрытые интервалы (*ghost ranges*; Norrel, 1992). Если для некоего набора таксонов предложено более одной кладограммы, последние обычно различаются своей конфигурацией, включая объем скрытых интервалов. Представляется очевидным, что чем меньше этот объем, тем лучше кладограмма и палеонтологическая летопись согласуются между собой, и это оправдывает попытку сравнения и оценки конкурирующих кладограмм.

Можно оценивать скрытые интервалы в миллионах лет — суммарно за все время существования анализируемой группы, либо в процентах от суммарной длительности ветвей дерева. Однако абсолютная длительность отрезков геохронологической шкалы остается предметом дискуссий и для неспециалиста полна ловушек и пробелов, так что ее корректное использование требует большого дополнительного объема работ. Если предлагаемый тест получит распространение, такое усложнение будет оправдано, а пока речь идет лишь о демонстрации работоспособности метода, достаточно более грубых оценок. Если и они окажутся информативными, появится смысл в их дальнейшем совершенствовании.



Рис. 1. Родственные связи перепончатокрылых насекомых и время существования их семейств (надсемейства в случае Chalcidoidea) (с изменениями, по Rasnitsyn, 2002). Толстые линии обозначают время существования, толстый пунктир — длинные скрытые интервалы существования семейств (ДСИ, подробнее см. в тексте), тонкие линии и стрелки — родственные связи. Периоды геохронологической шкалы: Т — триас, J — юра, К — мел, Р — палеоген, N — неоген, R —

современный (голоцен). Эпохи показаны подстрочными индексами: J_1 — ранний (нижний), J_2 — средний, J_3 — поздний (верхний) (в кайнозое P_1 — палеоцен, P_2 — эоцен, P_3 — олигоцен, N_1 — миоцен, N_2 — плиоцен). Надсемейства разграничены горизонтальными линиями. Для удобства представления связей *Diapriidae* помещены вне своего надсемейства *Proctotrupoidea* и помечены сломанной стрелкой. Время существования некоторых таксонов изменено (по сравнению с Rasnitsyn, 2000) по следующим основаниям: присутствие *Xyelotomidae* в тоаре (Nel et al., 2004); присутствие семейства *Daohugoidae* (Rasnitsyn, Zhang, 2004), происхождение *Paroryssidae* непосредственно от *Karatavitidae* и выделение последнего в особое надсемейство (Rasnitsyn et al., 2006), присутствие *Stephanidae* в туроне (Engel, Grimaldi, 2004), включение *Cretevaniidae* в *Evaniidae* (Basibuyuk et al., 2002), присутствие *Juragriidae* в туроне (Rasnitsyn, Brothers, 2006), присутствие *Pompilidae* в конце альба (Grimaldi et al., 2002).

Использованная здесь простейшая метрика представлена в двух вариантах: как число *длинных скрытых интервалов* (ДСИ) в совпадающих частях сравниваемых кладограмм и как *суммарная длина* ДСИ в эпохах геохронологической шкалы. Длинным будем считать интервал, равный или превышающий две эпохи (два уровня сетки на рис. 1–6). Такие интервалы показаны на рисунках толстой пунктирной линией. Легко видеть, что, например, на рис. 1 таких интервалов 9, а их суммарная длина 35.

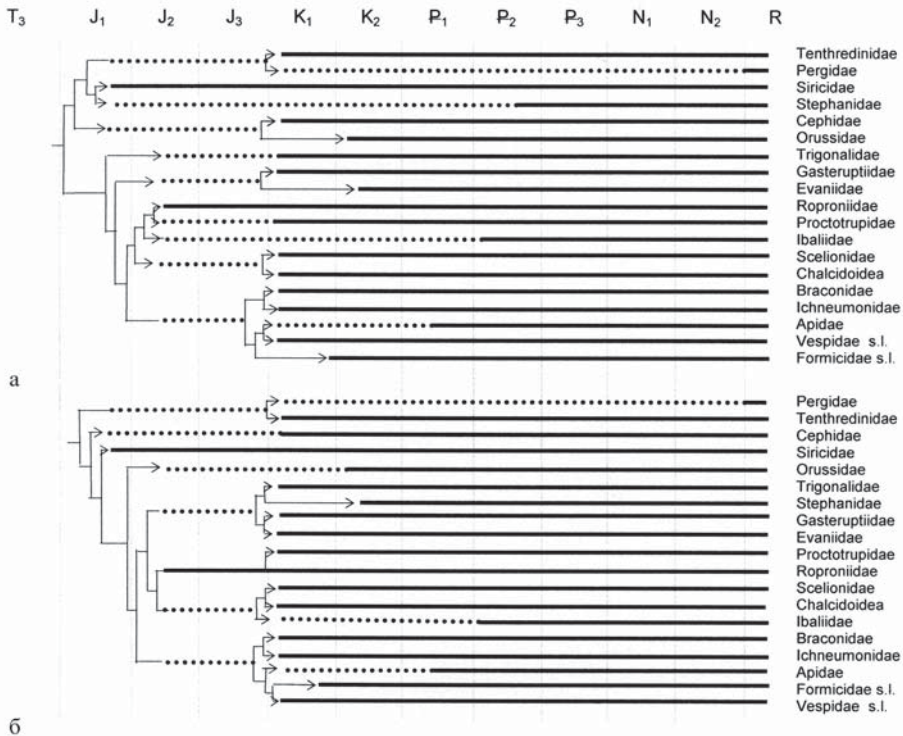


Рис. 2. Кладограммы перепончатокрылых: а — молекулярная (Dowton, Austin, 1994, fig. 3), оформленная аналогично рис. 1; б — соответствующий фрагмент рис. 1.

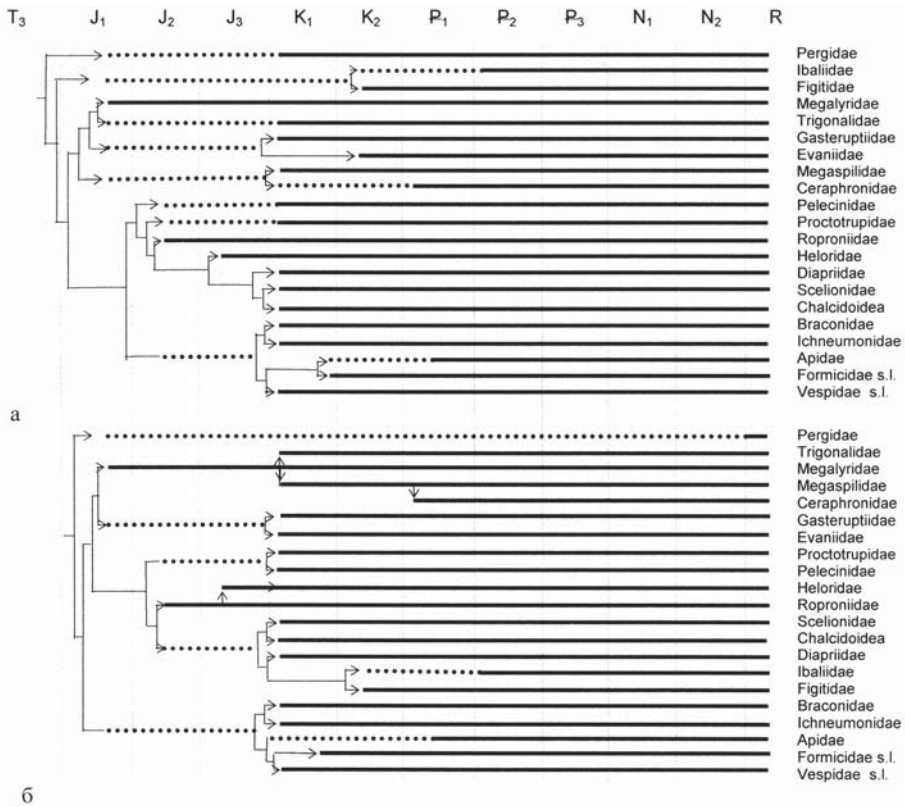


Рис. 3. Кладограммы перепончатокрылых: а — молекулярная (Dowton et al., 1997, fig. 2), оформленная аналогично рис. 1; б — соответствующий фрагмент рис. 1.

Результаты и обсуждение

Рис. 1–6 подтверждают значительные отличия между кладограммами по числу и длине длинных скрытых интервалов в соответствующих им дендрограммах, причем различия между кладограммами, построенными разными методами, оказываются довольно устойчивыми. Как уже отмечалось, наша кладограмма перепончатокрылых (рис. 1, 2, б, 3, б, 4, в, 5, в, 6, б) построена традиционным, филетическим способом («интуитивная кладограмма» по терминологии кладистов). Альтернативу ей составляют молекулярные (рис. 2, а–5, а), комбинированные (учитывающие как молекулярные, так и морфологические данные, рис. 4, б, 5, б) и морфологические (рис. 6, а) кладограммы, которые более или (многие молекулярные) менее последовательно используют кладистическую методологию, в том числе всегда — недопустимость предковых (парафилетических) таксонов.

Сравнение результирующих дендрограмм по числу и суммарной длине ДСИ устойчиво оказывается в пользу филетического подхода (табл. 1). Действительно, во всех случаях числитель, характеризующий число либо суммарную длину ДСИ молекулярной, морфологической или комбинированной кладограммы, заметно больше знаменателя, т.е. соответствующего значения для аналогичной филетической кладограммы. Исключения составляют две почти идентичные молекулярная и комбинированная кладограммы

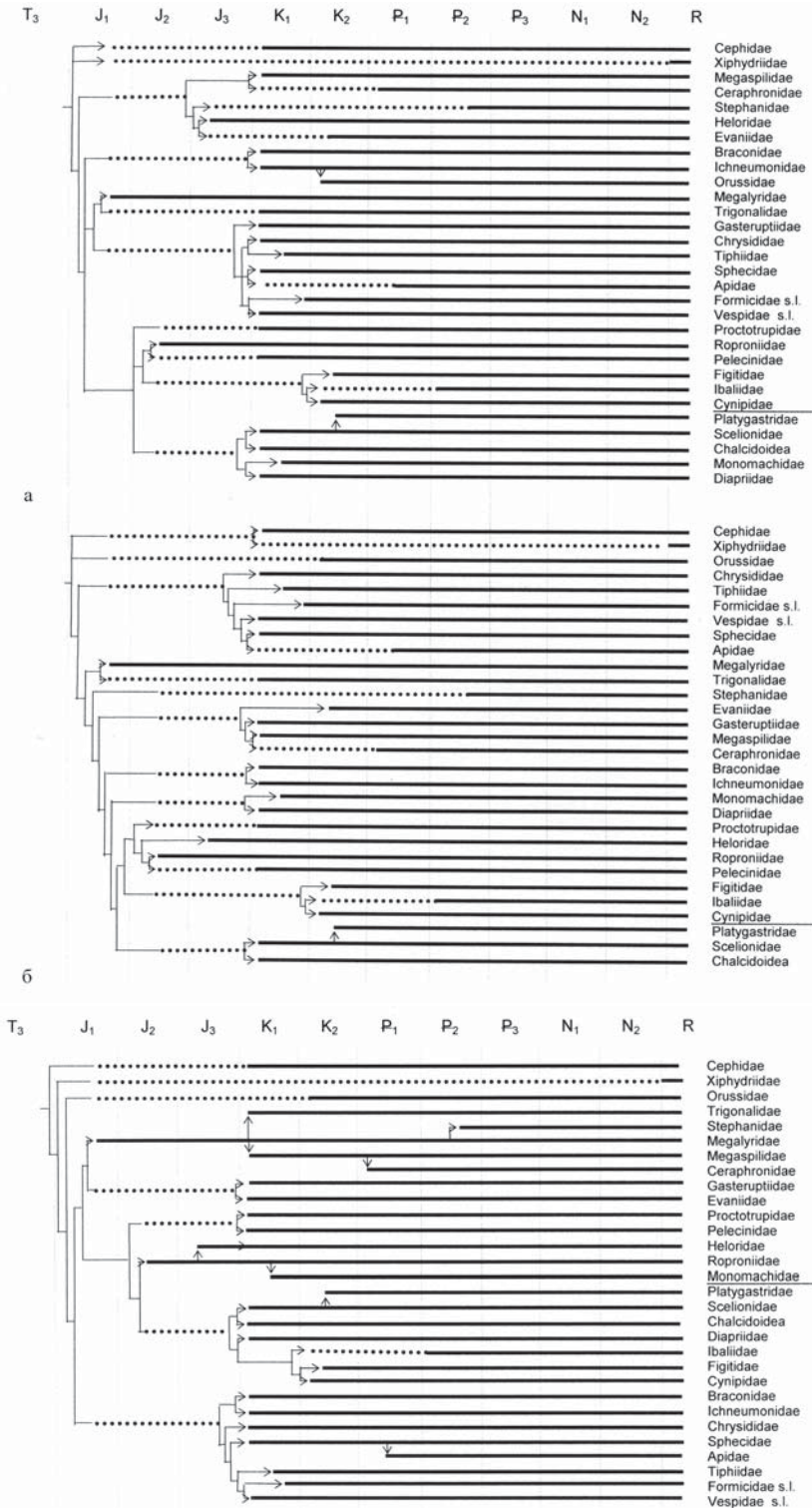


Рис. 4.

Рис. 4. Кладограммы перепончатокрылых: а — молекулярная (Dowton, Austin, 2001, fig. 2), оформленная аналогично рис. 1; б — комбинированная кладограмма (id., fig. 8); в — соответствующий фрагмент рис. 1.

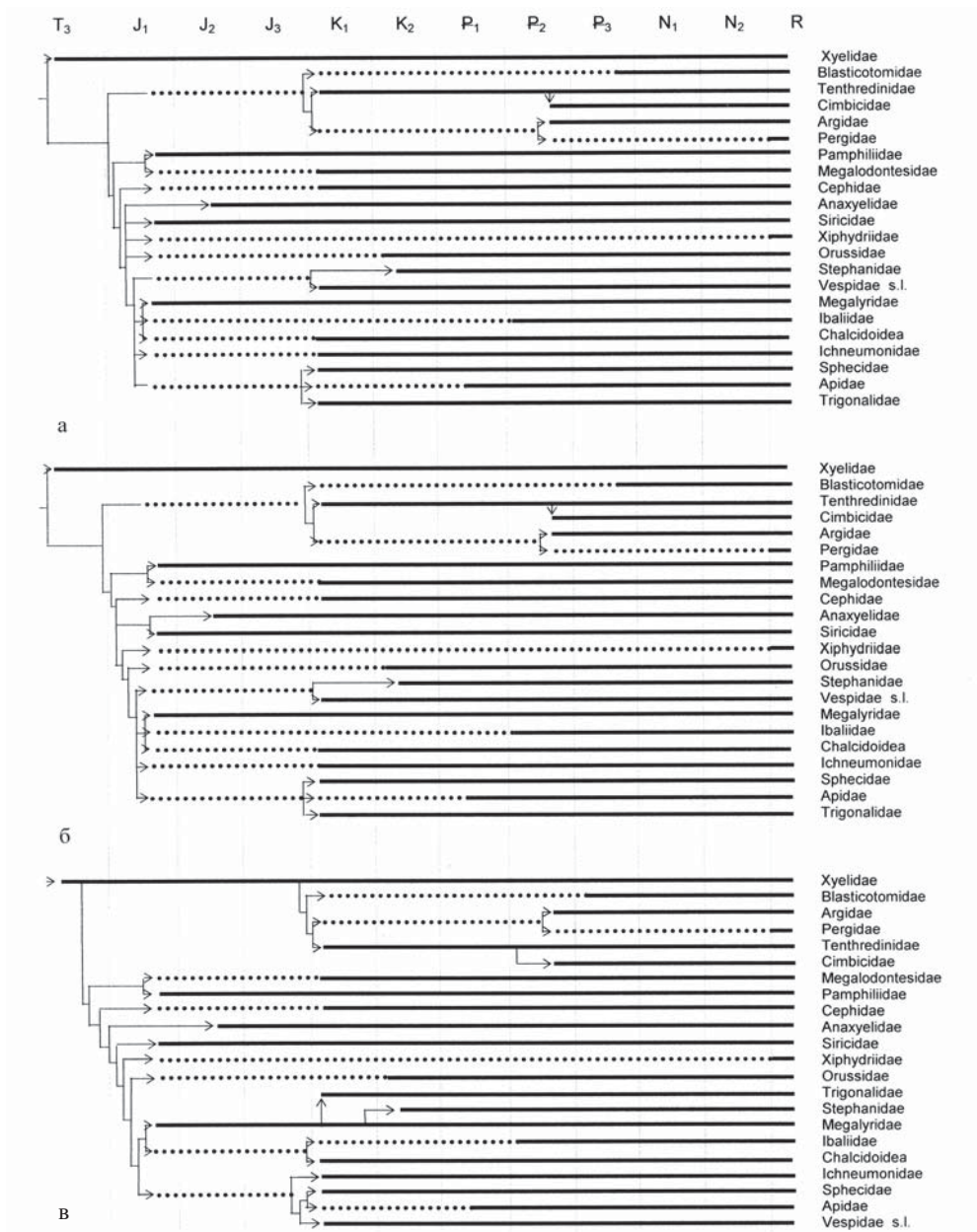


Рис. 5. Кладограммы перепончатокрылых: а — молекулярная (Schulmeister, 2003, fig. 1), оформленная аналогично рис. 1; б — комбинированная кладограмма (id., fig. 2); в — соответствующий фрагмент рис. 1.

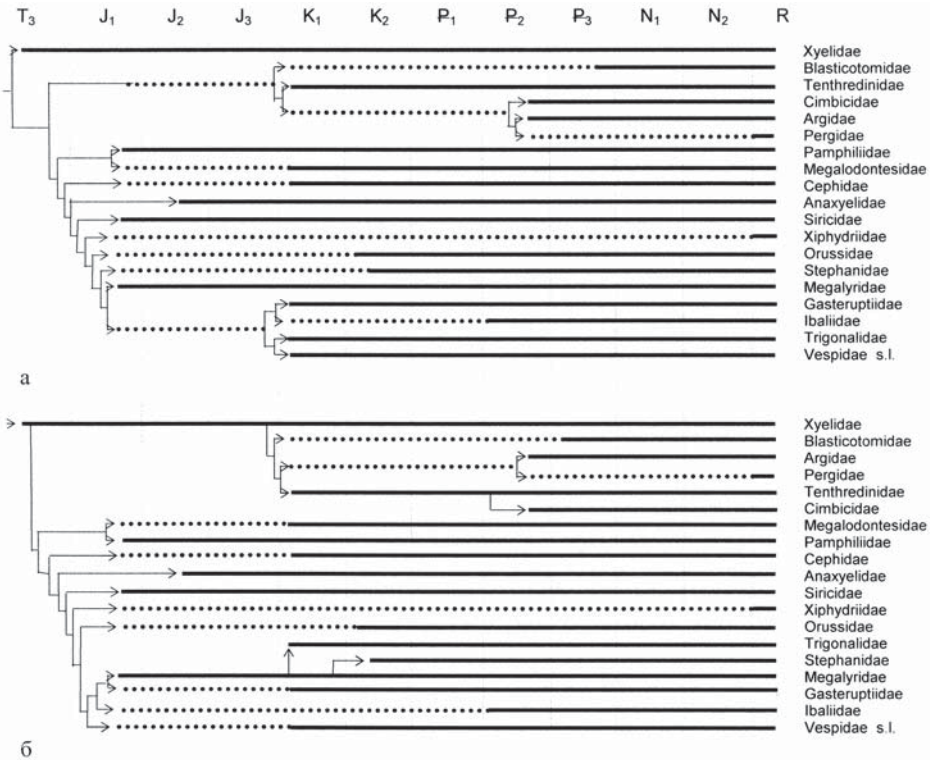


Рис. 6. Кладограммы перепончатокрылых: а — морфологическая (Vilhelmsen, 2001, fig. 11), оформленная аналогично рис. 1; б — соответствующий фрагмент рис. 1.

(рис. 5, а и 5, б), у которых суммарная длина ДСИ практически такая же, что и у филогенетической (рис. 5, в). Во всех остальных случаях наблюдается более или менее значительная разница в пользу филогенетических кладограмм.

Сравнение молекулярного метода с комбинированным и морфологическим не обнаруживает устойчивых различий, возможно, из-за более ограниченного материала для сравнения. Удастся сравнить лишь кладограммы, изображенные на рис. 4, 5 и отчасти 6. Кладограммы 4, а и 4, б практически одинаковы по нашим критериям (соответственно 15/16 и 39/43 для числа и суммарной длины ДСИ), а кладограммы 5, а и 5, б просто идентичны (14/14 и 45/45). Использовать для сравнения морфологическую кладограмму 6а, идентичную по составу большей части включенных таксонов, можно лишь удалив

Таблица 1. Сравнение кладограмм по числу и суммарной длине длинных скрытых интервалов (ДСИ)

Метод	молекулярный				комбинированный		морфологический
	2а/2б	3а/3б	4а/4в	5а/5в	4б/4в	5б/5в	
кладограммы (рис.)							6а/6б
число ДСИ	11/9	11/7	15/8	14/11	16/8	14/11	11/10
длина ДСИ	34/26	23/21	39/24	45/46	43/24	45/46	38/36

несовпадающие таксоны. Для простоты, чтобы ничего не менять в остающейся части дендрограммы, достаточно убрать всех высших перепончатокрылых (семейства, на рисунках расположенные ниже Orussidae), кроме Megalyridae. Тогда на рис. 5, а, 5, б и 6, а число ДСИ уменьшится соответственно до 8, 8 и 8, а их суммарная длина до 30, 30 и 30, т.е. оказывается молекулярный метод в этом плане ничего здесь не добавил к морфологическому. Таким образом, на нынешнем уровне развития молекулярного метода, как он до сих пор применялся к перепончатокрылым, все обнаруживаемые различия в результатах зависят, по-видимому, только от специфики филетического и кладистического подходов независимо от характера используемых признаков.

Заключение

Я отдаю себе отчет в том, что материал, которым я располагаю и пользуюсь, невелик и недостаточен для заключения о перспективах тех таксономических методов, о которых шла речь. Это всего лишь модельный материал, который все же позволяет заключить, что предложенный количественный (пока скорее полуколичественный) критерий сравнения кладограмм работоспособен и заслуживает опробования на более широком материале. Однако при дальнейшем его опробовании следует иметь в виду возможные перспективные области применения теста скрытых интервалов. Дело в том, что по своей сути он имеет самое прямое отношение к нынешней коллизии в области таксономии и филогенетики, к спорам о сравнительной оценке традиционного, кладистического и молекулярного методов филогенетики и систематики (Расницын, 2002). Кладистика и молекулярная филогенетика созданы для прямого, как заявляют их сторонники, суждения о генеалогической истории (последовательности дивергенций) органического мира. Существует и другой более или менее непосредственный способ изучения истории органического разнообразия — палеонтология. Конечно, палеонтологическая летопись неполна, но другой летописи у нас нет, и ее неполнота не является ни всеобъемлющей, ни недоступной пониманию и оценке (Zherikhin, 2002). Поэтому любой метод, претендующий на реконструкцию истории органического мира, должен давать результаты, сопоставимые с палеонтологической летописью. В разумных пределах корреляция с летописью может рассматриваться как критерий правдоподобности этих результатов, критерий эффективности того или иного метода в деле реконструкции соответствующего аспекта истории.

В частности, предлагаемый здесь тест или его более совершенные аналоги могут помочь в разрешении нынешней скандальной ситуации, когда молекулярные методы указывают на единство групп, которые по другим признакам не имеют ничего или почти ничего общего (знаменитые афротерии, объединение многоножек и хелицеровых и т. п.). Применение к этим случаям теста скрытых интервалов или чего-то подобного может прояснить вопрос, в действительности чрезвычайно важный. Ведь если афротерии и *Muriachela* монофилетичны, но не обладают существенным сходством по обычным признакам, значит, сходство может ничего не говорить об истории, и нынешнее общепринятое требование монофилетичности таксона может оказаться необоснованным, т.е. излишним. Если таксоны системы не обнаруживают никакого сходства, кроме сходства происхождения, кому нужна такая система (Расницын, 2002)? Другими словами, здесь затронут коренной вопрос современной философии таксономии, и предлагаемый тест может приблизить нас к его разрешению. В самом деле, палеонтология млекопитающих хорошо изучена, систематика и филогения — тем более, поэтому данные по числу и длине скрытых интервалов существования разных ветвей *Mammalia* в рамках разных филогенетических гипотез (афротерии vs. традиционная схема) должны быть существенно более надежны, чем в нашем случае, а результат их сравнения — более убедителен.

Я благодарен С.В. Рожнову за предложение участвовать в сборнике к юбилею А.Ю. Розанова. Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы. Подпрограмма II».

Литература

- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русск. энтомол. о-ва. Т. 73. СПб. 107 с.
- Расницын А.П. 2005. Сравнение кладограмм по их соответствию ископаемой летописи: метод скрытых интервалов // Избранные труды по эволюционной биологии. М.: КМК. С. 185–193.
- Basibuyuk H.H., Rasnitsyn A.P., Fitton M.G., Quicke D.L.J. 2002. The limits of the family Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) and a new genus from Lebanese amber // *Insect Syst Evol.* Vol. 33. P. 23–34.
- Dowton M., Austin A.D. 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: Apocritan relationships // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* Vol. 91. P. 9911–9915.
- Dowton M., Austin A.D. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita – evolutionary transitions among parasitic wasps // *Biol. J. Linnean Soc.* Vol. 74. P. 87–111.
- Dowton M., Austin A.D., Dillon N., Bartowsky E. 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: the Proctotrupomorpha and Evaniomorpha // *Syst. Ent.* Vol. 22. P. 245–255.
- Early J.W., Masner L., Naumann I.D., Austin A.D. 2001. Maamingidae, a new family of proctotrupoid wasp (Insecta: Hymenoptera) from New Zealand // *Invertebrate Taxonomy.* Vol. 15. P. 341–352.
- Engel M.S., Grimaldi D. A. 2004. The first Mesozoic stephanid wasp (Hymenoptera: Stephanidae) // *J. Paleontol.* Vol. 78. P. 1192–1197.
- Grimaldi D.A., Engel M.S., Nascimbene P.C. 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significans // *Amer. Mus. Novit.* No. 3361. P. 1–71.
- Nel A., Petrulevicius J.F., Henrotay M. 2004. New Early Jurassic sawflies from Luxembourg: the oldest record of Tenthredinoidea (Hymenoptera: «Symphyta») // *Acta palaeontol. pol.* Vol. 49. P. 283–288.
- Norrel M.A. 1992. Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny // M.J. Novacek, Q.D. Wheeler (eds.). *Extinction and phylogeny.* N. Y.: Columbia Univ. Press. P. 89–118.
- Rasnitsyn A.P. 2000. Testing cladograms by fossil record: the ghost range test // *Contributions to Zoology.* Vol. 69. P. 251–258.
- Rasnitsyn A.P. 2002. Superorder Vespidea Laicharting, 1781. Order Hymenoptera Linne, 1758 // A.P. Rasnitsyn, D.L.J. Quicke, eds. *History of insects.* Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ. P. 242–254.
- Rasnitsyn A.P., Ansoorge J., Zhang H. 2006, in press. Ancestry of the orussoid wasps, with description of three new genera and species of Karatavitidae (Hymenoptera = Vespida: Karatavitoidea stat. nov.) // *Insect Syst. Evol.* Vol. 36.
- Rasnitsyn A.P., Brothers D.J. 2006, in press. Extending ancestry: two new hymenopteran fossils from the mid-Cretaceous of southern Africa (Hymenoptera: ?Jurapriidae, Evaniidae) // *Afr. Invertebrates.* Vol. 47.
- Rasnitsyn A.P., Zhang H. 2004. A new family, Daohugoidae fam. n., of siricomorph hymenopteran (Hymenoptera = Vespida) from the Middle Jurassic of Daohugou in Inner Mongolia (China) // *Труды Русск. энтомол. о-ва.* Т. 75. № 1. С. 12–16.
- Schulmeister S. 2003. Simultaneous analysis of basal Hymenoptera (Insecta): introducing robust-choice sensitivity analysis // *Biol. J. Linnean Soc.* Vol. 79. P. 245–275.
- Vilhelmsen L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera. *Zoological Journal of the Linnean Society.* Vol. 131. P. 393–442.
- Zherikhin V.V. 2002. Pattern in insect burial and conservation // A.P. Rasnitsyn, D.L.J. Quicke, eds. *History of insects.* Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ. P. 17–63.

В.Н.Снытников

Астрокатализ как стартовый этап геобиологических процессов.

|Жизнь создает планеты?

УДК 523.4-52: 573.552

Институт катализа им. Г.К. Борескова СО РАН, Новосибирск
E-mail: snyt@catalysis.nsk.su

Есть основания предполагать, что абиогенный синтез пребиотического вещества как этап возникновения жизни на Земле имел место в протопланетном околозвездном диске. Развита концепция астрокатализа, который представляет собой комплекс методов и подходов научных исследований в катализе применительно к указанной проблеме, включая математическое моделирование. В вычислительных экспериментах на суперкомпьютерах обнаружено, что сгустки вещества для протопланет первично возникают как уединенные нелинейные волны при развитии гравитационной неустойчивости в двухфазной среде околозвездного диска. В сгустках осуществляются благоприятные условия для гетерогенного каталитического синтеза органических соединений. Обосновывается, что каталитические процессы формируют планеты. Определены физико-химические параметры среды, в которой возможно начинали развиваться химические процессы мира РНК.

Ключевые слова: абиогенный синтез, происхождение жизни, астрокатализ, происхождение планет, аккреционный диск, гравитационная неустойчивость

В естествознании к настоящему времени получен широкий круг сведений об эволюции окружающего мира. Вселенная родилась в результате Большого взрыва 13,7 млрд. лет назад вместе со своим временем, пространством и веществом. Она последовательно проходила этапы инфляции, отрыва вещества от излучения, темной эпохи, рождения галактик и звезд первого поколения, звездного нуклеосинтеза химических элементов, взрывов звезд и формирования в молекулярных облаках звезд следующих поколений вместе с планетными системами. Около Солнца на планете Земля, появившейся 4,56 млрд. лет назад, природные процессы привели к биологической органической жизни.

Одна из наиболее крупных проблем современной науки связана с происхождением жизни во Вселенной и в частности на Земле — когда, где и как? Принципиальные ответы на эти вопросы получены современным естествознанием. Когда? Не ранее появления первых звезд во Вселенной, так как кроме водорода и гелия не было химических элементов жизни — углерода, кислорода, азота. Где? Для земной жизни — в Солнечной системе впервые, но самые загадочные 600 млн. лет от начала ее формирования. В противном случае существовал бы механизм переноса огромных масс биологических соединений (для сухого биологического вещества на Земле не менее $2,5 \cdot 10^{18}$ г по углероду) от одной планеты к другой или от звезды к звезде, что весьма проблематично. Как? В непрерывном процессе самоорганизации материи от одного этапа к следующему, при ее эволюции.

Найденные ответы требуют от исследователей своей дальнейшей конкретизации. Для земной жизни необходимо сузить указанные временные и пространственные рамки, и вместе с тем проследить и детализировать стадии самоорганизации вещества, которые привели к возникновению жизни. Какие-то из этих стадий тщательно исследованы, к примеру, звездный синтез химических элементов с их космической распространенностью, другие стадии на сегодня только намечены. По-видимому, одним из таких наименее изученных этапов самоорганизации вещества является этап абиогенного синтеза первичных предбиологических соединений, приведший к «миру РНК» (Спирин, 2001).

Абиогенный синтез и самоорганизация

В исследованиях абиогенного синтеза первичного органического вещества на Земле, прежде всего следует ответить на вопрос, является ли эта проблема планетарной (гипотеза Опарина-Холдейна) или космической (гипотеза Аррениуса или «панспермии»). Для ответа могут быть привлечены данные об общих свойствах самоорганизации из различных, в том числе внешне не связанных между собой научных областей.

По физической терминологии самоорганизация происходит в открытой системе при изменении квазиравновесных внутренних или внешних параметров с потерей устойчивости. В неустойчивом состоянии флуктуации в системе усиливаются с появлением широкого спектра новых состояний. Среди этих состояний отбираются те, которые удовлетворяют изменившимся внешним и внутренним условиям и которые формируют новое макроскопическое состояние системы. В новом состоянии флуктуации приходят к своему термодинамическому значению для новых макроскопических параметров, определяемых внутренними процессами, а также обменом веществ и энергией с внешними системами. Самоорганизация может произойти с усложнением структуры исходной системы или с ее разрушением — биология и другие науки представляют тому множество различных примеров. Последовательность этапов самоорганизации составляет процесс эволюции открытых систем или развития в природе. Одна из первых теорий эволюции открытых систем была создана Дарвином.

Эффективность отдельного этапа самоорганизации, определяемая как отношение массы новой системы к массе исходного вещества, составляет несколько процентов. Так, для Большого взрыва отношение наблюдаемого вещества к общему количеству гравитирующей материи оценивается в 4%. Для процесса термоядерного синтеза отношение элементов массивнее гелия к наблюдаемому веществу составляет приблизительно 2% и так далее. При увеличении массы порожденной системы, изымающей энергию или массу из исходной системы выше значений в несколько процентов, происходит разрушение исходной системы. К примеру, в иерархических пищевых цепях действует закон 10% Линдемана предельного отношения хищников к жертвам.

В химических несамоорганизующихся процессах, в частности для целенаправленного синтеза аммиака, отношение целевого продукта ко всему потребленному сырью и использованному веществу при высокоразвитом производстве достигает 30%. Химические технологии тонкого органического синтеза по аналогичному показателю, как правило, не достигают и 1%, а часто имеют на порядки меньшие показатели. Поэтому возникает вопрос: сколько современный химик-технолог должен взять простейшего сырья и материалов, чтобы получить в заводских условиях находящиеся на поверхности Земли $2,5 \cdot 10^{18}$ г биополимеров состава биологического вещества $(\text{CH}_2\text{O})_{106}(\text{NH}_3)_{16}\text{H}_3\text{PO}_4$? Сколько стадий синтеза подобных биополимеров можно запланировать при существующей эффективности синтезов на этих стадиях? Подчеркнем, что «синтез» понимается как появление нового качества, как этап самоорганизации. Если предположить в качестве оценки всего 10 стадий с высокими 10% выходами продукта на каждой, то необходимое количество исходных веществ для синтеза органического вещества достигнет 10^{28} г — больше массы Земли, составляющей $6 \cdot 10^{27}$ г!

Из этой оценки следуют как минимум три вывода. Во-первых, число стадий самоорганизации на химическом этапе эволюции от простых химических соединений к "миру РНК" должно находиться в пределах нескольких единиц. Во-вторых, абиогенный синтез первичных органических соединений должен включать в себя на порядки большую массу простых соединений С, N, O, чем их имеется на поверхности Земли и в ее коре. В-третьих, для высокой производительности синтеза эволюция на первых химических этапах должна быть каталитической с включением твердой фазы. Для самого синтеза должен быть указан реактор подобно тому, как звезды представляют собой реакторы синтеза химических элементов. И поэтому вопрос об абиогенном синтезе первичного пребиотического вещества скорее всего может найти свое решение как астрофизическая или астрохимическая проблема.

Астрофизика, астрохимия и астрокатализ Протопланетный аккреционный диск

Оперировала ли природа столь большими, как 10^{28} г, массами «сырья» для органических синтезов? На этот вопрос следует ответить утвердительно. В едином процессе формирования Солнца вместе с его планетной системой участвовало исходных веществ порядка 10^{33} г, что оценивается по массе Солнца. Около 2% их веществ приходится на элементы тяжелее гелия, из которых наибольшая часть падает на С, N, O (табл. 1). Но на Земле недостает элементов С, N, O относительно их космической распространенности порядка 10 масс Земли, а водорода и гелия не хватает еще больше — около 100 масс Земли (Войткевич, 1990). Когда и как протоЗемля потеряла основное количество элементов «жизни» Н, С, N, O? Ясно, что этот вопрос тесно связан с вопросом о происхождении и ранней эволюции планет. Чтобы получить ответ, необходимо рассмотреть протозвездно- протопланетную стадию формирования Солнечной системы 4,56 млрд. лет назад, когда масса вещества в протопланетном диске была сравнима с массой Солнца.

По современным представлениям формирование протозвезды начинается в холодном молекулярном облаке состава космической распространенности элементов. Элементы тяжелее гелия входят в состав пыли. Это формирование происходит при развитии гравитационной джинсовской неустойчивости с гравитационным коллапсом вещества в ядро будущей протозвезды. Вокруг ядра протозвезды при падении пыли на экваториальную плоскость вместе с увлекаемым газом формируется протопланетный аккреционный диск, который вращается вокруг ядра (рис. 1). Через этот относительно тонкий газопылевой диск на ядро поступает вещество, которое увеличивает его массу. По достижению протозвездой примерно 0,1 массы Солнца в ее глубине начинаются термоядерные реакции, чему способствуют углерод и другие элементы. Лучистая энергия с поверхности протозвезды поступает в протопланетный диск и материнское молекулярное облако, повышая температуру окружающего вещества.

На стадии, когда масса протозвезды становится сравнимой с массой Солнца, усиливающееся излучение и звездный ветер сбрасывают окружающее вещество. После этого звезду можно увидеть в оптическом диапазоне. Через протопланетный диск на протозвезду может проходить масса вещества, сопоставимая с массой звезды. Время формирования звезды солнечной массы — порядка 1 млн. лет. Для звезд типа Солнца диаметр протопланетного диска оценивается в 100-200 AU. По ряду астрофизических моделей (Макалкин, 2003), температура газа на орбите Юпитера достигает 100-200 К, температура газа на орбите Земли — до 1000 К, а его давление — свыше 10^4 атм.

Таблица 1. Относительная космическая распространенность по числу атомов некоторых наиболее обильных элементов (Войткевич и др., 1990). Число атомов [Si] = 10^6

Элемент	Содержание	Элемент	Содержание
H	$2,66 \cdot 10^{10}$	Fe	$9,0 \cdot 10^5$
^4He	$1,80 \cdot 10^9$	S	$5,0 \cdot 10^5$
O	$1,84 \cdot 10^7$	Al	$8,5 \cdot 10^4$
C	$1,11 \cdot 10^7$	Ca	$6,25 \cdot 10^4$
N	$2,31 \cdot 10^6$	Ni	$4,78 \cdot 10^4$
Mg	$1,06 \cdot 10^6$	P	$5,7 \cdot 10^3$
Si	$1,00 \cdot 10^6$	K	$3,7 \cdot 10^3$

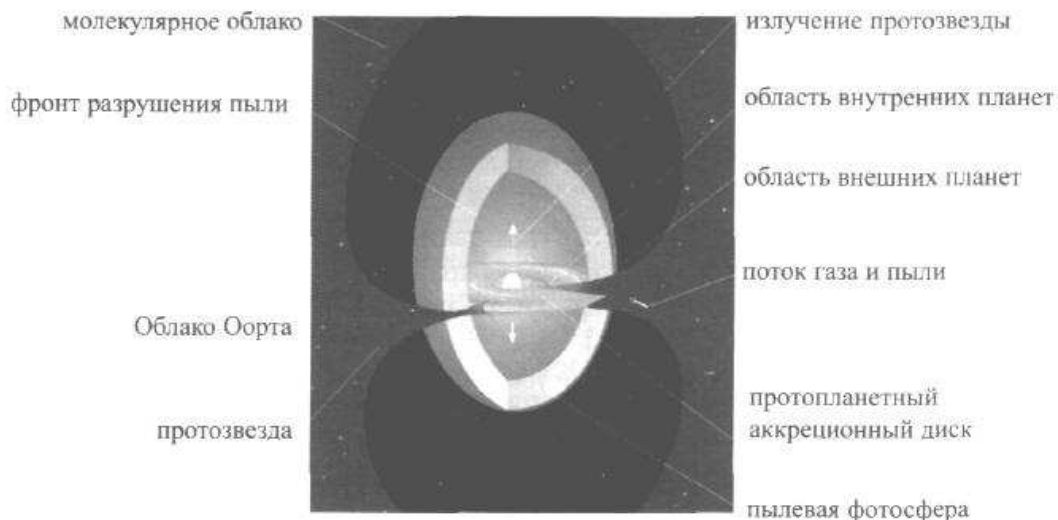


Рис. 1. Протозвезда — кокон с протопланетным аккреционным диском в молекулярном облаке.

Пылинки молекулярного облака имеют характерный диаметр 0,1 мкм и многослойное строение. Их внутреннее ядро размером порядка 10 нм состоит из тугоплавких неорганических соединений на основе соединений кремния, магния, железа (табл. 2), как следующих по распространенности элементов после азота, углерода, кислорода. Ядро покрыто сконденсированными органическими соединениями и гидридами азота, углерода, кислорода, в частности водой, в порядке их летучести. Двигаясь с периферии протопланетного диска к центру по спиральным траекториям, при повышении температуры пылинки последовательно теряют свои летучие компоненты, освобождая неорганическое ядро. При этом такие частицы и тяжелые органические соединения накапливаются в аккреционном диске за счет очень сильного центрифужного эффекта относительно водорода и гелия как газов-носителей. Значение центрифужного параметра составляет на орбите Земли величину $Z = (m_1 - m_2)V^2/kT \sim 2000$, где m_1 — масса пылинки, m_2 — масса молекулы водорода, V — скорость движения, T — температура газа. Кроме того, как нами было экспериментально показано (Хасин, Снытников, 2005) на материалах земного и метеоритного происхождения с железом и кремнием, более или менее воспроизводящих распространенность элементов в космосе, наночастицы обладают хорошей каталитической активностью в реакции синтеза Фишера-Тропша. Для этого синтеза железо на диоксиде кремния представляет собой классический промышленный катализатор. В этой реакции из водорода и монооксида углерода, следующего по распространенности в космосе газа после водорода и гелия (табл. 2), синтезируются углеводороды, в том числе и сложные с высокой температурой кипения. При появлении на поверхности частиц сложных углеводородов пылинки начинают легко слипаться между собой как комки пластилина. Такое слипание с нарастанием «снежного кома» приводит к увеличению размеров и появлению тел с диаметром 1-10 м. Начиная с этих размеров, тела переходят в режим движения вокруг протозвезды с редкими столкновениями между собой и космическими относительными скоростями, превышающих скорость звука в конденсированных телах. Столкновение тел в этих условиях будет приводить к их дроблению и разрушению.

Таблица 2. Ориентировочные составы газа и неорганической твердой фазы в протопланетном диске, исходя из космической распространенности элементов в Солнечной системе (Войткевич и др., 1990)

Газовые компоненты, % об.		Компоненты твердой фазы, % мае.			
H ₂	71-77	SiO ₂	33	CaO	2,
					32

He	21-27	FeO	22	Na ₂ O	72	0,
CO	10 ^{-4*}	MgO	23	Cr ₂ O ₃	49	0,
N ₂ , H ₂ O, H ₂ CO	~10 ^{-5*}	FeNi	8,9	P ₂ O ₃	38	0,
NH ₃ , CO ₂ , CH ₃ OH	~10 ^{-6*}	FeS	7	6,1	MnO	0,
						24
* По отношению к H ₂		Al ₂ O ₃	3	2,5	TiO ₂	11
Около 100		Около 100				

Формирование протопланет

Отсутствие столкновительного механизма укрупнения тел до сотен километров оказалось принципиальной трудностью развитых ранее сценариев происхождения планет (Сафронов, 1969). Для решения этой проблемы нами предложен другой возможный механизм, связанный с развитием гравитационной неустойчивости в двухфазной системе газ и твердые тела, диаметр которых порядка 1 м. Число таких тел в Солнечной системе может быть оценено, исходя из массы планет с поправкой на величину газовой компоненты газовых планет-гигантов. Обычная гравитационная джинсовская неустойчивость для газа в протопланетном диске не может развиваться из-за высоких температур. В рое тел,двигающихся с космической скоростью вокруг протозвезды, на первый взгляд неустойчивость также не может развиваться из-за высоких относительных скоростей. Но при движении ансамбля тел в газе, тормозящем и выравнивающим их относительные скорости, и при некотором критическом значении средней массы тела снова возникают условия для одновременного объединения тел в сгустки. Размеры сгустков определяются тепловой скоростью газа, средней массой тела и числом тел в единице объема. Формирующиеся сгустки сопоставимы по размерам с Солнцем. Давление основных газовых компонентов (водорода и гелия) под воздействием самосогласованного гравитационного поля увеличивается, что обеспечивает высокое абсолютное содержание в сгустках соединений кислорода, азота и углерода и нелетучих веществ.

Области развития гравитационных неустойчивостей предположительно и были местом зарождения крупных, многокилометровых первичных тел и протопланет. Вместе с тем, в этих сгустках с подвижной твердой фазой мог осуществляться каталитический abiогенный синтез органических соединений. Следы этих процессов следует искать в метеоритах и астероидах, на спутниках планет, там, где не было геологической эволюции. Так как время изменения содержания химических соединений в реакциях органического синтеза редко превышает часы или дни при нормальных условиях, то темпы химической эволюции на этой стадии были очень высокими — на уровне нескольких лет. Соответственно «мир РНК» предположительно существовал именно в этих условиях. Если же гипотеза (Розанов, 1996) о следах колоний микроорганизмов в метеоритах получит свое подтверждение, то и жизнь в Солнечной системе зародилась на этом временном этапе. Тогда последующие периоды могут рассматриваться как борьба живых существ за выживание в условиях катастрофических изменений внешних условий, в том числе и при формировании планет, за счет усложнения своей организации и создания сообщества организмов, биосферы, в условиях потерь подавляющей части первично синтезированного органического вещества.

Итак, стадия «астрокатализа» для первичного abiогенного синтеза основной массы органических соединений соответствует этапу формирования крупных тел в солнечной системе. Главный результат наших исследований по астрокатализу сводится к выводу, что abiогенный синтез первичных органических соединений проходил непосредст-

венно при формировании первичных тел и протопланет при развитии гравитационной коллективной неустойчивости с одновременным объединением множества малых тел (Снытников и др., 1996). Иначе говоря, каталитические процессы формируют планеты Солнечной системы.

Вычислительные эксперименты на суперкомпьютерах

Один из наиболее подходящих инструментов для изучения этапа астрокатализа - математическое моделирование с проведением вычислительных экспериментов на суперкомпьютерах. Для этого имеются развитые математические модели физико-химической динамики многофазных реагирующих сред с учетом гравитации в виде систем уравнений математической физики (Снытников и др., 2004). Математическая модель предполагаемого гравитационного механизма формирования протопланет при развитии неустойчивости включает в себя уравнение Власова-Лиувилля динамики малых тел, уравнения газовой динамики и уравнение Пуассона для самосогласованного гравитационного поля. Решение таких уравнений производится на сетке методом крупных частиц в ячейке для уравнения Власова, методом частиц для газодинамических уравнений и комбинированным методом или быстрым преобразованием Фурье для уравнения Пуассона. Сложность математической модели для вычислительных экспериментов состоит в ее нестационарности и пространственной трехмерности. Более того, для уравнения Власова должны быть получены нестационарные решения в шестимерном фазовом пространстве. В задачах на развитие неустойчивости отсутствует непрерывная зависимость решения по параметрам. Такие задачи относятся к некорректным, по Адамару, и требуют для своего развития особых подходов, ориентированных в первую очередь на выполнение фундаментальных физических законов сохранения. Тем не менее, основные начальные трудности были преодолены. Достоверность созданных прог для численного моделирования подтверждена комплексом перекрестных методов проверки получаемых численных решений, многолетней по длительности и трудоемкости.

Некоторые результаты расчетов представлены на рисунках, на которых приведены распределения логарифма плотности твердых тел в экваториальной плоскости вокруг протозвезды для (рис. 2) и вокруг новой образовавшейся структуры (рис. 3). Моменты времени, для которых приведены плотности вещества, соответствуют поздней стадии гравитационной неустойчивости, вышедшей на уровень нелинейного насыщения. На этой стадии в экваториальной плоскости диска на фоне средней плотности образовались разлетающиеся сгустки вещества из свободно двигающихся тел (рис. 2), которые связываются общим самосогласованным гравитационным полем.

Такие сгустки из твердых частиц в плотной атмосфере водорода и гелия представляют собой уединенные волны — солитоны, которые могут двигаться по ходу вращения и против него, к центру притяжения и от него на периферию. Эти волны формируются коллективным движением частиц. Частица захватывается в волну, находится в ней некоторое время и уходит. Другие частицы могут просто пролететь мимо или образовать систему колец, спутников вокруг сгустков, как на рис. 3.

В этих сгустках давление газа на какие-то промежутки времени и в зависимости от расстояния до протозвезды превышает десятки атмосфер. Высокое давление водорода и гелия означает умеренные температуры в волне, так как эти газы обладают высокой теплопроводностью. Большое количество гелия (свыше 20%) поставляет энергию для эндотермических реакций и снимает тепло экзотермических реакций. Волна действует как великолепный химический реактор, устроенный по типу промышленных реакторов с «псевдооживленным» катализатором. Это один из самых эффективных, но вместе с тем

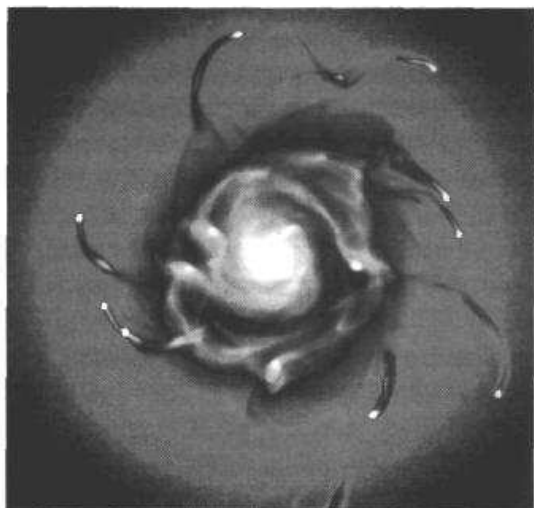


Рис. 2. Многочисленные сгустки вещества в околозвездном диске, сформировавшиеся при развитии гравитационной неустойчивости. Расчет на суперкомпьютере.

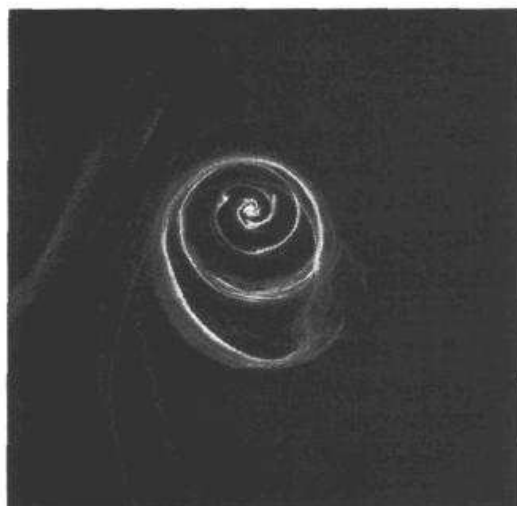


Рис. 3. Кольцеобразная структура из частиц твердой фазы вокруг сгустка вещества. Образование спутников около планет. Расчет на суперкомпьютере.

сложных в эксплуатации типов промышленных реакторов. Космический реактор по давлению и температуре реагентов был близок к условиям лабораторных каталитических реакторов. Поэтому химические реакции первичного синтеза органического вещества нужно изучать при их параметрах. По другим параметрам, связанным с теплообменом и воздействием излучения, в земных условиях нет устройств, близких к моделируемому космическому реактору.

Дальнейшая эволюция вещества в уединенной волне достаточно очевидна. При увеличении массы органических соединений волна способна схлопнуться в сгусток вещества. В ближней к Солнцу зоне сгусток движется, теряя водород, гелий и легкую органику под действием солнечного ветра и излучения. В дальней зоне Юпитер и холодные внешние планеты сохраняют эти газы. Затем сгусток превращается в планету, вступая в геологическую или при подходящих условиях в геобиологическую эволюцию. Основная масса органического вещества и метана из зоны первичного синтеза разрушается, попав на Солнце и развеиваясь в космосе. Однако тяжелые и сложные органические соединения при огромной своей концентрации могли сохраниться в дальнейших катаклизмах и стать основой для возникновения и питания биологического сообщества. Причем естественный отбор молекул с автокаталитическими свойствами, по предположению В.Н. Пармона (2002), начинается на стадии потерь и снижения количества «пищи». Важно, что отбор на химической стадии может происходить не только в обычных земных условиях, но и в космосе.

Еще один важный вопрос состоит в том, насколько предопределено образование планет. В изучаемой модели развития гравитационной неустойчивости самоорганизация вещества развивается детерминированно в одном направлении (Вшивков, 2003). Детерминированность здесь понимается как неизбежность возникновения волн плотности на нелинейной стадии развития неустойчивости. Но место возникновения уединенной волны плотности зависит от начальных, принятых в расчетах, функций распределения тел по скоростям. Поэтому в использованной модели координаты возникновения солитонов представляют собой случайные величины с некоторой вероятностью в зависимости от удаления от центрального тела. При возникновении волн плотности на орбите Венеры температура среды определит условие испарения воды и органических соединений. На орбитах Марса при низком давлении, невысоком гравитационном поле и относительно низких температурах осуществляются условия возгонки и потери органических веществ

и воды в окружающее пространство. По-видимому, на орбитах Земли при ее массе утрясается восстановительная атмосфера из водорода и гелия, но удерживаются вода и другие газы. В дальнейшем необходима детализация расчетной модели с учетом дополнительных физико-химических процессов, что связано с важностью определения возможной зоны распространения жизни в Солнечной системе. В частности, входит ли Марс в эту зону с возможностью проверки получаемого ответа автоматическими спутниками?

Реактор абиогенного синтеза предбиологических соединений

Таким образом, для абиогенного синтеза первичных органических соединений наиболее подходят условия в «космическом каталитическом реакторе» протопланетного диска со следующими характеристиками. Это реактор с псевдоожиженной кипящей твердой фазой и восстановительной водород-гелиевой атмосферой, в которой давление газа до или выше 10 атмосфер. Размеры «гранул» твердой фазы составляют порядка 1-10 м. Эта фаза представляет собой соединения, включающие в качестве основных SiO_2 - MgO - Fe . У нее каталитически активная огромная поверхность, на которой на определенных расстояниях от протозвезды конденсируются вода и другие соединения. Размеры реактора на разных временных этапах — от 10^7 км (0.1 AU) до десятков диаметров Солнца (0,01AU). Ввод энергии в зону реактора осуществлялся излучением протозвезды при нагреве поверхности протопланетного диска. Охлаждение зоны синтеза при экзотермических реакциях происходило посредством водорода и гелия. Время существования реактора синтеза химических соединений составляет порядка 10 лет. Конечное состояние по химическим соединениям - высокомолекулярные органические соединения, H_2O и другие гидриды элементов, возможно, «мир РНК». Конечное состояние по физическим условиям — многокилометровые тела в восстановительной атмосфере. Число таких структурных образований как реактор синтеза химических соединений определяется деталями развития гравитационной неустойчивости в двухфазной среде диска. На начальной стадии развития неустойчивости это число может составлять несколько единиц и более.

Место абиогенного синтеза пребиотических соединений на временной шкале основных этапов самоорганизации (эволюции), приведших к появлению жизни на Земле, представляется в следующем виде (табл. 3).

Таблица 3. Календарь основных этапов эволюции, приведших к появлению жизни на Земле

	Продолжительность, годы	Этап	Результат
4,56 млрд.	10 – 100 тыс. лет	Гравитационный коллапс в молекулярном облаке	Протозвезда – кокон с протопланетным аккреционным диском
	1 млн.	Протопланетный аккреционный диск. Формирование первичных тел. Формирование звезды.	Звезда и протопланеты, рой тел
		Отдельные стадии до 10 лет	
	60 млн.	Столкновительная релаксация в Солнечной системе, дегазация первичных тел, формирование Солнечной системы с планетами	Солнечная система с планетами
	500-600 млн.	Дегазация Земли, дифференциация вещества планеты, формирование коры, космическая бомбардировка	Земная кора
	3,9 млн.	Геобиологическая эволюция	Развитие жизни

Для получения дальнейших данных по астрокатализу необходимы: 1) характеристики околозвездных дисков, которые могут быть получены посредством наблюдательных астрофизических методов, 2) сравнительная планетология, изучение Солнечной системы, в том числе активным зондированием космическими аппаратами, 3) лабораторное экспериментальное моделирование процессов, связанных с авто- и каталитическим синтезом предбиологических соединений, 4) исследование реакций синтеза нуклеотидов и других соединений для «мира РНК» в условиях «астрокатализа» (высокие давления, умеренные температуры, восстановительная водородно-гелиевая атмосфера, тепловое излучение, реактор кипящего слоя), 5) математическое моделирование физико-химических процессов в околозвездных дисках и формирования протоЗемли и 6) другие направления, исследования и результаты.

Таким образом, проблема абиогенного синтеза первичного пребиотического вещества на поверхности Земли может эффективно решаться с применением методологии и подходов катализа. Каталитические исследования предполагают изучение в лабораторных условиях химических реакций, в том числе на установках *in situ* с привлечением физических методов, синтез и исследование катализаторов, создание и изучение различных типов каталитических реакторов с их массо- и теплообменом, разработка и изучение всего технологического процесса синтеза, включая процессы дезактивации и регенерации катализатора. Каждый из этих этапов связан с другими, причем часто эти связи носят нелинейный характер. Поэтому широко используются методы математического моделирования. Комплекс подходов и методология исследований для изучения химического этапа эволюции вещества в протопланетном диске могут рассматриваться как область астрокатализа. Кроме того, в настоящей работе сделана попытка обосновать утверждение, по которому первичные органические соединения синтезируются в доп-ланетной околозвезд-

ной среде, а планеты формируются в местах каталитического синтеза органических соединений.

Исследования в этом направлении были поддержаны академиками Н.Л. Добрецовым, Г.А. Заварзиным и В.Н. Пармоном по программе Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» (№18-2), грантом Минобрнауки РНТ.2.1.1.1969 и НШ-6526.2006.3.

В заключение автор выражает искреннюю благодарность члену- корреспонденту РАН А.Ю. Розанову за многочисленные и исключительно полезные обсуждения, а также за поддержку, оказанную автору и коллективу сотрудников, которые совместно работают по рассмотренной проблеме в институтах СО РАН.

Литература

Войткевич Г.В., Кокин А.В., Мирошников А.Е., Прохоров В.Г. 1990. Справочник по геохимии. М.: Недра. 480 с.

Вшивков В.А., Никитин С.А., Снытников В.Н. 2003. Исследование неустойчивостей бесстолкновительных систем по стохастическим траекториям//Письма в ЖЭТФ. Т. 78. № 6. С. 810-815.

Макалкин А.Б. 2003. Проблемы эволюции протопланетных дисков / Современные проблемы механики и физики космоса. М.: Физматлит. С. 402-446.

Пармон В.Н. 2002. Пребиотическая фаза зарождения жизни // Вест. РАН. Т. 72. № 11. С. 976-983.

Розанов А.Ю. 1996. Цианобактерии и, возможно, низшие грибы в метеоритах // Соросовский образовательный журнал. № 11. С. 61-65.

Сафронов В.С. 1969. Эволюция допланетного облака и образование Земли и планет. М.: Наука. 244с.

Снытников В.Н. Вшивков В.А., Кукшева Э.А. и др. 2004. Трехмерное численное моделирование нестационарной гравитирующей системы многих тел с газом // Письма в астрономический журнал. Т. 30. № 2. С. 146-160.

Спирин А.С. 2001. Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни//Вести. РАН. Т. 71. №4. С. 320-328.

Хасин А.А., Снытников В.Н. 2005. Особенности состава продуктов синтеза Фишера-Тропша на материале метеорита Царев // Труды Межд. семинара «Происхождение и эволюция биосферы», 26-29 июня 2005 г. Новосибирск: Институт катализа им. Г.К. Борескова СО РАН. С. 158-159.

Snytnikov V.N., Vshivkov V.A., Parmon V.N. 1996a. Solar nebula as a global reactor for synthesis of prebiotic molecules // 11th Intern. Congr. on the origin of life. Orleans. P. 65.

Snytnikov V.N., Vshivkov V. A., Parmon V.N. 1996b. Mathematical modeling of non-stationary physico-chemical processes in natural protoplanetary catalytic reactor // 13 Intern. Congr. on chemical reactors. P. 2. Novosibirsk. Abstr. P. 226-227.

Н.А.Колчанов, В.В.Суслов

Кодирование и эволюция сложности биологической организации

УДК 577.2.08

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск

E-mail: kol@bionet.nsc.ru

Рост сложности организмов — глобальный тренд эволюции. Кодирование сложности по современным молекулярно-генетическим данным выглядит как сложный процесс интерференции различных кодов. Качественно более высокая сложность эвкариот по сравнению с прокариотами отражается в особенностях организации их геномов и механизмах реализации генетических программ. Рассмотрены механизмы, обеспечивающие и ограничивающие усложнение организмов (прежде всего эвкариот) в процессе эволюции.

Ключевые слова Эволюция, геном, генные сети, кодирование, эвкариоты, прокариоты, морфогенез

Природа богата на разнообразие, но скупа на новации.

Ч. Дарвин

Биологическая сложность: измерение и кодирование

Реализация геномных проектов и использование новых методов реконструкции транс-криптомов и метаболомов организмов заставили по-новому взглянуть на старую проблему оценки биологической сложности и связанную с ней проблему прогрессивной эволюции. Так как признаки фенотипа закодированы в геномах, ожидалось, что в разных таксонах геномы будут сильно различаться по числу генов. Расшифровка же геномов выявила что (1) сложность прокариот в целом коррелирует с размерами геномов и числом генов, (2) наблюдаются рост размера геномов и числа генов при переходе от прокариот к эвкариотам и от одноклеточных к многоклеточным; (3) у эвкариот отсутствует связь между биологической сложностью, размерами геномов и числом генов. Последний результат был обескураживающим. Например, *Drosophila melanogaster* содержит всего 13600 генов, а более простой круглый червь *Caenorhabditis elegans* — 19000 генов. Удивительно, что человек и рыба фугу имеют примерно равное количество генов -30000-40000 (Carroll, 2001; Taft, Mattick, 2003). С другой стороны, оказалось, что базовые процессы жизнедеятельности кодируются сравнительно небольшим числом генов, пул которых, вероятно сформировался на заре эволюции при участии горизонтального переноса (Шестаков, 2003а, б) и с тех пор отличается значительным сходством и эволюционной стабильностью у эвкариот и архей, с одной стороны (Суслов и др., 2004, Марков, Куликов, 2005), и у эвбактерий — с другой (KEGG). Остальной геном представляет собой в лучшем случае регуляторную надстройку, в худшем — некодирующую ДНК. Наконец, согласно палеонтологической летописи, организмы с новым типом организации зачастую возникали сравнительно быстро, порой взрывообразно, после чего наступал долгий палеонтологический стазис, когда темпы морфологической эволюции были низки (Симпсон, 1948; Eldrege, Gould, 1972; Красилов, 1986; Грант, 1991; Марков, 2001), несмотря на то, что эволюция отдельных генов, по данным молекулярной филогении, не прекращалась (Jong, 1998; Bromham et al., 1999). Более того, для ряда групп палеонтологами выявлено соответствие между формированием таксонов определенного уровня иерархии и геологическим периодом. Так, -550 млн. лет назад на границе протерозоя и кембрия в течение около 30 млн. лет появляются практически все известные нам планы строения билатеральных животных (Bilateria). Иными словами, все типы билатерий сформировались

в ходе «кембрийского взрыва»^{1b}) (Соколов, Федонкин, 1988; Morriss, 2000) Интересно, что в кембрии появляются не только планы строения, «дожившие» до наших дней (хордовые, моллюски, иглокожие, членистоногие и т.п.), но и много «вымерших» планов строения (Малаховская, Иванцов, 2003). Образование основных классов водных билатерий завершилось в ордовике (Kanygin, 2001; Рожнов, 2005), наземных — в триасе (Михайлова и др., 1989). У наземных растений также были краткие (длительностью не более 25 млн. лет) «эволюционные взрывы»: (на границе силура и девона, -410 млн. лет назад у примитивных сосудистых, -120 млн. лет назад — у цветковых (Тахтаджян, 1961; Kenrick, Crane, 2000).

Чем же вызван рост сложности организмов, отмечаемый палеонтологией, и почему столь различны его результаты у эв- и прокариот? Где заключен потенциал усложнения генетической программы, реализуемой геномом? Как происходит в эволюции усложнение или кардинальная перестройка таких программ без их разрушения. И, наконец, почему программы, демонстрировавшие миллионы лет и поколений поразительную устойчивость, вдруг перестраиваются за считанные тысячелетия и сотни поколений?

Следует сразу отметить, что единого интегрального определения биологической сложности до сих пор нет. Классические определения сложности в основном ориентированы на описание символьных последовательностей (Колмогоров, 1965; Lempel, Ziv, 1976; Rissanen, 1986), а многочисленные попытки описать структурную и динамическую сложность биосистем отличает разнообразие подходов, что делает их трудносравнимыми (Бер-дников, 1990; McShea, 2001). Тем не менее, можно сказать, что любой фенотипический признак — результат работы определенной генной сети, то есть группы координированно функционирующих генов, состоящих из центрального регулятора (ЦР), белковой (транскрипционный фактор, s-фактор) (Kolchanov et al., 2002a, b), нуклеиновой (миРНК, киРНК у эвкариот (Finnegan, Matzke, 2003; Bartel, 2004), малые РНК у прокариот (Zhang et al., 2003)) и редко — для некоторых плазмид (Gerdes, 1996; Ameisen, 2002, Franch) — белково-нуклеиновой природы; группы генов (кассеты), содержащих в своих регуляторных районах сайты связывания ЦР, чем и обеспечивается координация экспрессии генов кассеты; путей передачи сигналов от внешней среды через рецептор к ЦР (Kolchanov et al., 2002a, b). Значит, длина регуляторных районов генов и их насыщенность сайтами связывания должны коррелировать со сложностью генных сетей, указывая на число регуляторных связей, замкнутых на ген. Регуляторные районы генов эвкариот, по сравнению с прокариотами, очень велики (рис. 1). Так, регуляторный район гена тирозин-аминотрансферазы имеет размер 10000 пар нуклеотидов и содержит более 40 сайтов. Размер регуляторного района гена у эвкариот может быть на порядок больше размера его кодирующей части (Колчанов и др., 2000; Kolchanov et al., 2002c). Представим, что регуляторный район гена содержит N сайтов связывания регуляторных белков. Каждый сайт может быть свободным или связанным с регуляторным белком. Тогда количество состояний регуляторного района равно 2^N . При $N=20$ — около миллиона состояний! Для чего необходима такая емкость регуляторного кода? Очевидно, чтобы в многоклеточном организме один и тот же ген в зависимости от стадии клеточного цикла, типа клетки, ткани, органа, стадии развития организма мог иметь разные паттерны экспрессии (Колчанов и др., 2003). С огромной емкостью регуляторного кода согласуется незначительная (6—15% от протеома), доля белков-регуляторов транскрипции у разных эвкариот (Hermoso et al., 2004, The Gene..., 2004). Такой комбинаторный принцип кодирования генетической информации у эвкариот — ароморфоз, позволивший фактически безгранично наращивать сложность генетических программ без существенного роста размеров геномов.

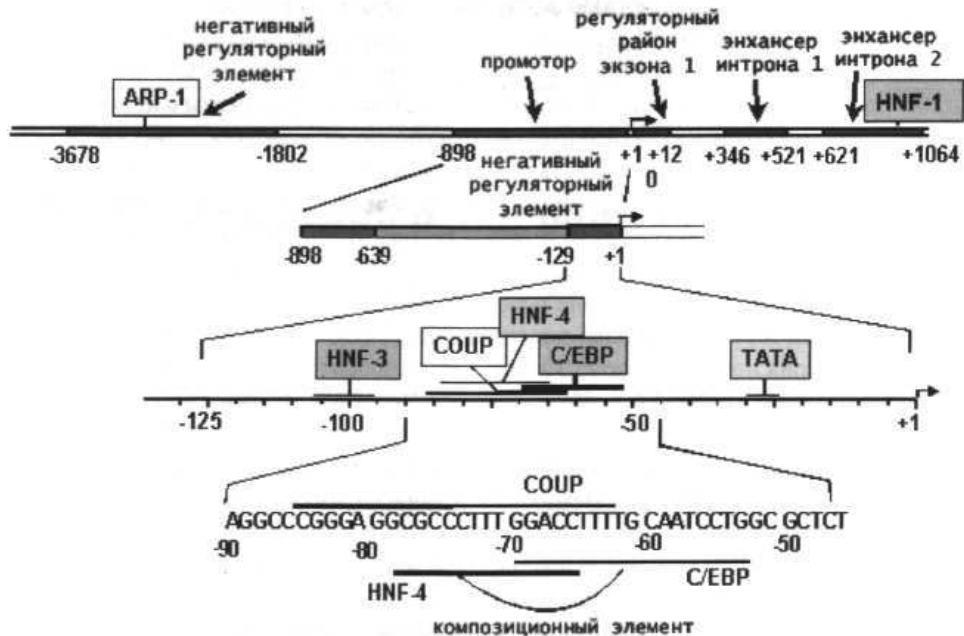
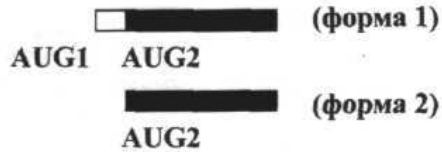


Рис. 1. Регуляторные районы, контролирующие транскрипцию эвкариот, имеют большую длину и содержат большое количество регуляторных элементов: фрагмент иерархически организованного регуляторного района гена аполипопротеина В человека (Kolchanov et al., 2002c).

Второй способ роста сложности генных сетей — увеличение числа уровней иерархии их регуляции. Так, если у прокариот регуляция экспрессии генов идет в основном лишь на уровне транскрипции и трансляции, то у эвкариот только между ними вклинились 1) регуляция на уровне нуклеосом (Kornberg, Lorch, 1999; Levitsky et al., 2001); 2) модификации белков хроматина (Mahmoudi, Verrijzer, 2001; Narlikar et al., 2002), 3) транспорта РНК (Cremer, Cremer, 2001), 4) сплайсинга и 5) процессинга РНК (Black, 2000; Graveley, 2001) и 6) пространственного распределения хромосом в ядре (Стегний, 1991; Cremer, Cremer, 2001). Причем на каждом из этих уровней возможна своя комбинаторика. Например, комбинаторика экзонов и интронов в ходе альтернативного сплайсинга гена *DSCAM* дрозофилы, участвующего в формировании нервной системы, позволяет получить с одной пре-мРНК десятки тысяч вариантов белка (Black, 2000). На уровне трансляции комбинаторика альтернативных стартов трансляции, обеспечивающая разнообразие вариантов мРНК, отличающихся структурой первого интрона позволяет модифицировать характеристики белков, получаемых с одного транскрипта (Bab et al., 1999, Watanabe et al., 2001; Outten, Culotta, 2004) (рис. 2). Таким образом, с ростом числа уровней регуляции сложность генных сетей растет экспоненциально!



	Форма 1	Форма 2
1. Различная локализация Glutathione reductase (<i>S. cerevisiae</i> ; Outten & Culotta, 2004)	митохондрии	цитоплазма
Protoporphyrinogen oxidase II (Spinach; Watanabe et al., 2001)	хлоропласты	митохондрии
2. Различные функции Histone H4 (<i>H. sapiens</i> ; Bab et al., 1999)	гистон H4	фактор роста
3. Различные свойства белка Suppressor of cytokine signalling 3 (<i>H. sapiens</i> ; Sasaki et al., 2003)	нестабильная	стабильная

Рис. 2. Трансляционный полиморфизм мРНК у эвкариот. В результате комбинаторики секреторного пептида на N-конце аминокислотной цепи, белки, считываемые с одного и того же транскрипта, способны изменять свою локализацию в клетке, выполнять в ней различные функции и до некоторых пределов менять свои свойства.

Особый случай увеличения числа уровней иерархии — образование сложных молекулярных регуляторных комплексов. Простейший пример: композиционные элементы -пары сайтов связывания, работающих как единое целое за счет белок-белковых взаимодействий (рис. 1). За счет комбинаторики белков в комплексе при той же емкости кода возможен запуск различных генных сетей (рис. 3) или одной и той же генной сети в альтернативных режимах. Например, белковый комплекс регуляторов E2F-1/DP-1 активирует каскад генов, запускающую переход из G1 в S фазу клеточного цикла, добавление в этот комплекс белка pRB ингибирует ту же каскад (Turnaev, Podcolodnaya, 2002) (рис. 4). Примерами хорошо изученных сложных регуляторных комплексов служат комплексы транскрипционных факторов, взаимодействующих с РНК-полимеразой в про-моторной области генов (Ананько и др., 2000), комплексы мембранных рецепторов, связывающих сигнальные пути с внешней средой и между собой (Clark, 2001; Lum, Beachy, 2004), комплекс факторов элонгации трансляции с рибосомой (Спирин, 1986). Методы компьютерной протеомики, реконструирующие сети белок-белковых взаимодействий по информации о наличии в белках сайтов белок-белковых взаимодействий, позволяют оценить потенциальное разнообразие таких сетей, которое на несколько порядков превышает разнообразие генных сетей (Giot et al., 2003).

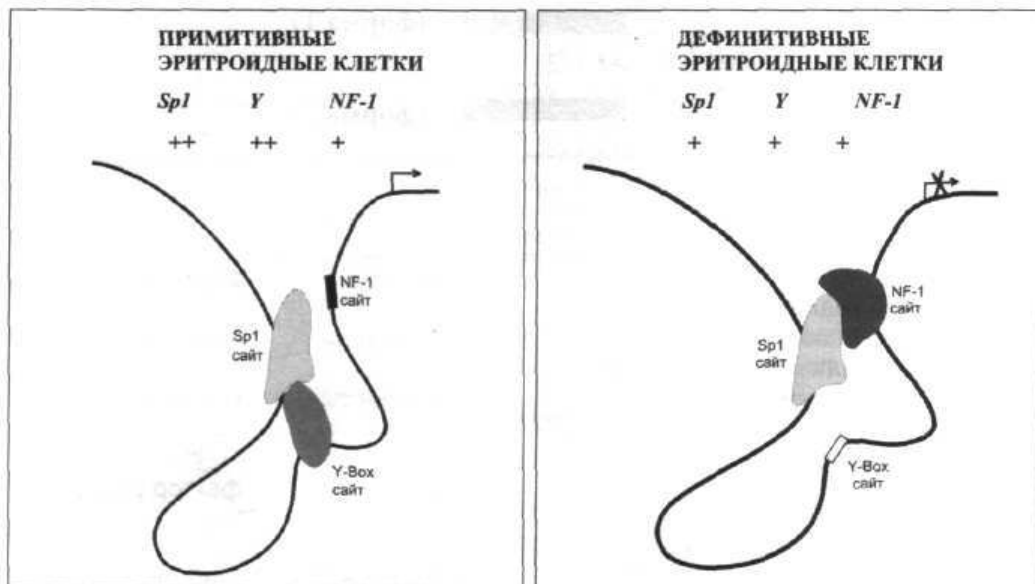


Рис. 3. Комбинаторика белок-белковых взаимодействий может обеспечивать стадиеспецифическую регуляцию экспрессии генов эвкариот: образование комплекса транскрипционных факторов *Sp1* и *Y-box* запускает экспрессию гена эмбрионального альфа-глобина в примитивных эритроцитах цыпленка; образование комплекса транскрипционных факторов *Sp1* и *NF-1* блокирует экспрессию того же гена в дефинитивных эритроцитах. Вероятность образования того или иного комплекса зависит от концентрации транскрипционных факторов (обозначена знаками +) на соответствующей стадии развития (по Knezetic, Felsenfeld, 1993).

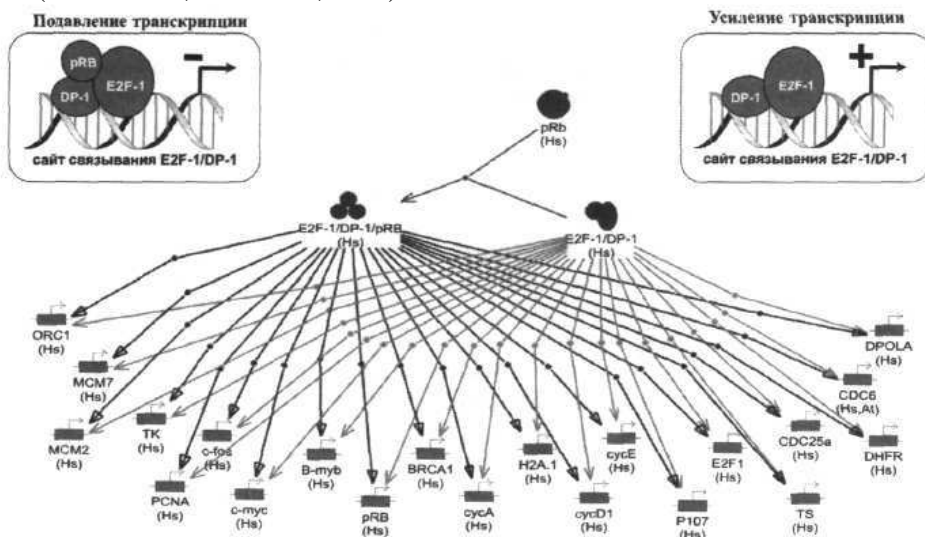


Рис. 4. Альтернативная репрессия и активация генной сети эвкариот за счет комбинаторики белок-белковых взаимодействий. Фрагмент генной сети клеточного цикла эвкариотической клетки (реконструкция на основе базы данных GeneNet): белковый комплекс регуляторов *E2F-1/DP-1* активирует каскаду генов, запускающую переход из G1 в S фазу клеточного цикла, добавление в этот комплекс белка *pRB* ингибирует ту же каскаду (Turnaev, Podcolodnaya, 2002).

Но даже это разнообразие не предел! Использование конформационных кодов позволяет еще на несколько порядков увеличить потенциальное разнообразие протеомных сетей. Конформация сайтов белок-белковых взаимодействий формируется, как правило, в ходе сворачивания (фолдинга) аминокислотной цепи в третичную структуру. То

есть, считываясь с одного гена, имея идентичные аминокислотные цепи, но по-разному свернутые белки будут иметь различные свойства. Повысить вероятность сворачивания латентных третичных структур можно за счет считывания с разных стартов трансляции (см. выше), синтеза особых шаперонов (Бельков, 2002) или прионизации (Инге-Вечтомов, 2000). Консервативная N-концевая часть приона насыщена специфическими повторами аминокислот и склонна спонтанно (?) менять фолдинг, после чего молекула приона вызывает цепную реакцию смены фолдинга других подобных ей молекул, нормально синтезирующихся в клетке (рис. 5). Прогрессивно накапливаясь в тканях, они постепенно нарушают формирование цитоскелета, убивая клетки, — развивается так называемая «медленная инфекция» (куру, скрэпи, болезнь Крейтцфельдта-Якоба, губчатые энцефалопатии и др.) (Prusiner, 1996a, b). Отметим, что процесс прионизации формально идентичен матричному синтезу: первичный прион превращает вновь синтезируемые молекулы в собственное подобие, но используя при этом не линейный (последовательность нуклеотидов), а пространственный (конформационный) код. Прионизацию считали экзотическим свойством белковых болезнетворных агентов, пока не оказалось, что у дрожжей тем же свойством обладают облигатно необходимые регуляторные молекулы — факторы терминации трансляции. Так, фактор eRF3 имеет характерный для приона N-терминальный участок, консерватизм которого говорит о его важности в эволюции. Его прионизация вызывает превращение eRF3 в PSI-фактор, который повышает вероятность проскока рибосомой стоп-кодонов. В итоге супрессируются нонсенс-мутации, и эта супрессия наследуется, пока в цитоплазме есть хоть одна молекула PSI-фактора. Эволюционным следствием такой супрессии может быть, например, эпизодическое прочтение ранее «молчавших» псевдогенов, что позволяет вновь ввести их в обиход эволюции и резко повысить изменчивость (Инге-Вечтомов, 1998, 2000).

Прионизация — особый пример такого широко распространенного в живой природе способа увеличения сложности, как взаимодействие множества кодов. Под кодом будем понимать любой тип контекста матрично воспроизводящихся макромолекул или ансамблей макромолекул, значимый для выполнения определенной биомолекулярной функции. Преобладающие в геномах эукариот некодирующие последовательности, вероятно, кодируют нечто, не требующее привлечения традиционного триплетного кода (Трифонов, 1997). В противном случае они выродились бы в случайные последовательности, элиминируемые отбором, как это происходит у прокариот (Rogozin, 2002). Первыми из надтриплетных кодов эукариот стали изучаться линейные надтриплетные коды ДНК, связанные с нуклеотидным контекстом сайтов связывания транскрипционных факторов. Известно, что величины активностей сайтов связывания определяются специфичной их взаимодействиями с регуляторными белками, зависящей от конформационных/физико-химических свойств, задаваемых нуклеотидным контекстом ДНК (Ponomarenko et al., 1999). Меняя контекст, можно влиять на самые разнообразные свойства функциональных сайтов, например, на их сродство к регуляторным белкам, время жизни ДНК-белковых комплексов, кинетические характеристики их формирования, и т.п. (Ponomarenko et al., 2001). Интересно, что даже одиночные нуклеотидные замены способны существенно менять величину активности сайтов связывания — от полной ее потери до выраженного увеличения, а также приводить к появлению активных сайтов в ранее нефункциональной ДНК (Ponomarenko et al., 2001).

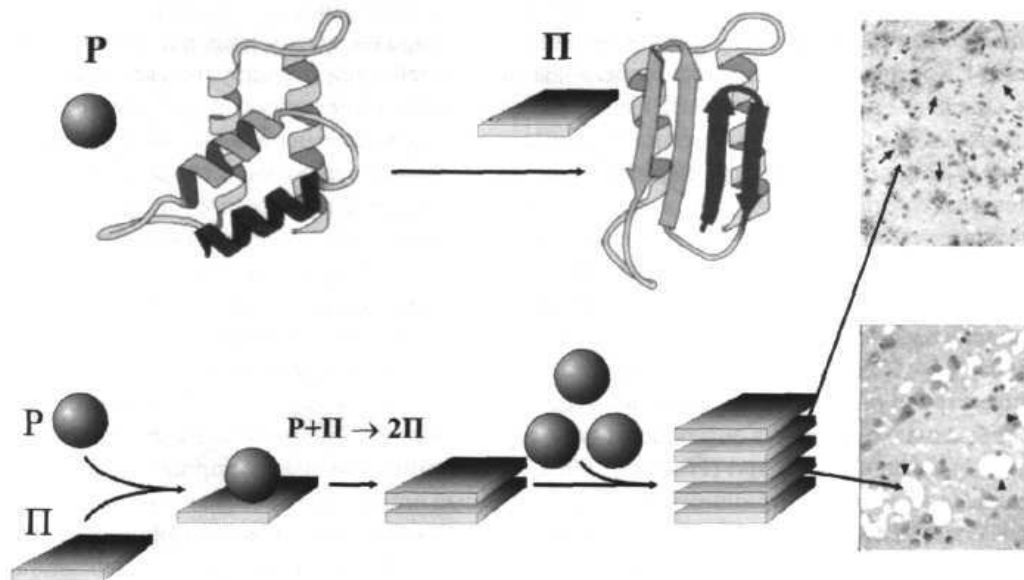


Рис. 5. Механизм развития прионных «медленных инфекций» (по Prasiner, 1996a,b). Молекула прионного белка может принимать две конформации — растворимую глобулярную (P) и патогенную (Π), способную вызывать цепную реакцию смены конформации у глобулярных подобных ей молекул, что ведет к образованию миелоидных тяжей и бляшек в тканях головного и спинного мозга (фото справа).

У эвкариот, по сравнению с прокариотами, конформационные/физико-химические свойства ДНК играют существенно большую роль, так как у генспецифического транскрипционного комплекса, формирующегося из определенного набора транскрипционных факторов, взаимодействующих со своими сайтами связывания, белками базального комплекса и между собой, значительно больше время существования, состав и размер, а, кроме того, ДНК эвкариот имеет нуклеосомную упаковку, задаваемую характерным ди-нуклеотидным контекстом (Kornberg, Lorch, 1999). Элементами кода нуклеосомной упаковки ДНК являются короткие олигонуклеотиды, распределенные определенным образом вдоль нуклеосомного сайта и определяющие конформационные свойства ДНК (Satchwell et al., 1986), оптимальные для взаимодействия с гистоновым октамером.

Хроматин не только обеспечивает высокую степень компактизации геномной ДНК в ядре, что критически значимо при больших размерах геномов эвкариот. Он является также важнейшим фактором регуляции транскрипции генов эвкариот, обеспечивая, во-первых, «разметку» транскрипционно-активных участков геномов (Levitsky et al., 2001), а во-вторых — изменяя порядок связывания/средство транскрипционных факторов с ДНК вследствие химических модификаций гистонов (Agalioti et al., 2002; Hassan et al., 2002). Регуляция транскрипции генов требует особого расположения нуклеосом для обеспечения доступности функциональных сайтов ДНК определенным регуляторным белкам, или наоборот — для экранирования таких сайтов (рис. 6). Так, промоторам генов домашнего хозяйства свойственна ослабленная нуклеосомная упаковка ДНК или ее полное отсутствие (Levitsky et al., 2001). По-видимому, это обеспечивает легкий доступ к промоторам белков базального транскрипционного комплекса, что необходимо для эффективной инициации транскрипции. Напротив, промоторы тканеспецифических генов, как правило, характеризуются сильной нуклеосомной упаковкой ДНК. Ее разрушение требует перестройки хроматина (Levitsky et al., 2001; Narlikar et al., 2002), ограничивая эффективность транскрипции, но, с другой стороны, специфическая модификация гистонов облегчает формирование из общего пула транскрипционных факторов тканеспецифичного транскрипционного комплекса на регуляторных районах данного гена.

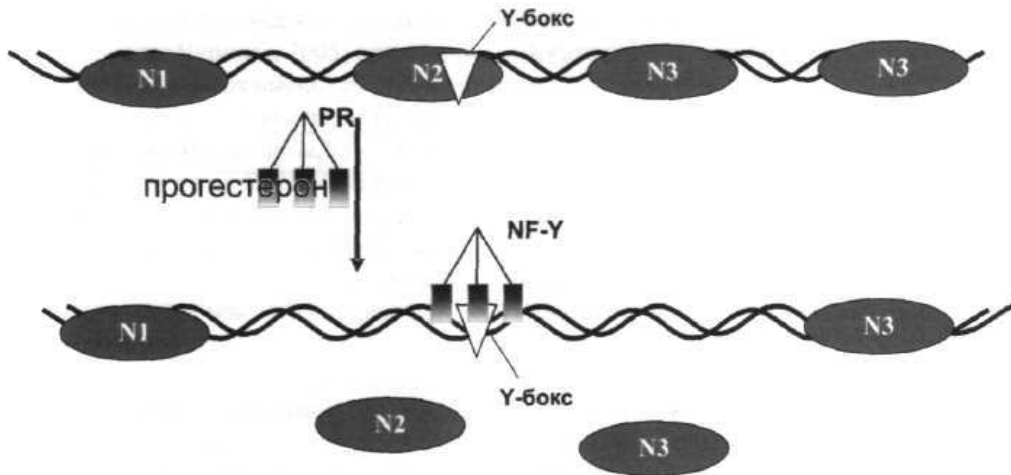


Рис. 6. Комбинаторные механизмы регуляции транскрипции генов эукариот: нуклеосомная упаковка ДНК. Статус хроматина определяется состоянием клетки и может меняться в ходе ее функционирования. В области энхансера гена утероглобина в клетках слизистой оболочки матки кролика, в репрессированном состоянии расположен массив нуклеосом (N...), препятствующий связыванию транскрипционных факторов с ДНК. При гормональной индукции прогестероном (PR) нуклеосомный массив разрушается под действием транскрипционного фактора NF-Y и энхансер становится доступен для взаимодействия с другими транскрипционными факторами (по Scholz et al., 1999).

Экзон-интронная структура свойственна большинству расшифрованных генов эукариот (Saxhov et al., 2000; Sakharkar et al., 2002; Gopalan et al., 2004). Замечательно, что интроны не являются генетически инертной ДНК (Mattick, Gagen, 2001; Fedorova, Fedorov, 2003), так как содержат большое разнообразие регуляторных элементов, влияющих на экспрессию генов — сайты связывания транскрипционных факторов, энхансеры, альтернативные промоторы, сайты метилирования и т.д. (Kolchanov et al., 2002c). Показано (Denisov et al., 1997; Levitsky et al., 2001), что интроны обладают более высоким потенциалом формирования нуклеосом по сравнению с функционально более нагруженными экзонами. Предполагается, что само по себе возникновение мозаичной структуры генов связано с нуклеосомной упаковкой ДНК (Соловьев, Колчанов, 1985; Csordas, 1989). Нуклеосомная упаковка геномной ДНК требует формирования нуклеосом в среднем на расстоянии 150-250 п.о. Однако в силу ограничений со стороны кодирующих последовательностей гены не всегда могут иметь нуклеотидный контекст, обеспечивающий формирование стабильных нуклеосом (Levitsky et al., 2001). Кодирующие последовательности, не удовлетворяющие этим условиям, могли быть разделены нитронами. Таким образом, «рыхлый» геном эукариот обеспечивает лучшие условия для взаимодействия различных кодов, чем «плотный» геном прокариот.

Для многих белков установлено соответствие между экзонами генов и доменами кодируемых ими белков (De Souza et al., 1996). Это создает молекулярную основу для блочной эволюции за счет перекомбинирования экзонов — образования новых белков из функциональных частей их предшественников (Gilbert et al., 1997; Long et al., 2003). У прокариот проблема мутационного поиска новых вариантов генов не имеет большой остроты из-за гигантских численностей популяций и широкого распространения горизонтального переноса генов (Levin, Bergstrom, 2000). Однако она существенна для эукариот из-за, как правило, малой численности их популяций. Широкое распространение нитронов и развитие на их основе механизмов изменчивости на основе комбинаторики блоков генов и белков (Lynch, Conery, 2003) позволило эукариотам приобретать новые варианты молекулярных структур без необходимости роста частоты точечных мутаций. В итоге увеличение сложности через оптимизацию взаимодействия кодов вызвало рост комбинаторной сложности и породило новый (нуклеосомный) уровень регуляции транс-

крипции. Таким образом, усложнение сложных систем — процесс синергичный³. (З По-жалуй, наибольшего совершенства синергичного роста сложности достигается в иммун-ной системе. Например, у человека V- и С- области иммуноглобулиновых генов кодиру-ются отдельными локусами на одной и той же хромосоме. V-области легких цепей фор-мируется путем случайного объединения сегментов ДНК из 2-х наборов — {V} и {J}, а V-области тяжелой цепи — из трех наборов: {V}, {D} и {J}. Генерируемое при этом раз-нообразии вариантов иммуноглобулинов достигает ~ 107-108 молекул (Фогель, Мотуль-ски, 1990). Кодирование такого количества белков без использования комбинаторики по-требовало бы увеличения размеров генома до 10¹⁰-10¹¹ п.н., то есть в 10-100 раз.)

В настоящее время в рамках эпигенетики и протеомики начинает широко разво-рачиваться изучение кодов модификации ДНК и хроматина, а также кодов (контекстно-го, конформационного, кортикального, функционального и др.), связанных с другими типами макромолекул (белки, гликопротеины) или их ансамблей (генные сети). Таким образом, триплетный и надтриплетные коды ДНК — лишь первый, но фундаментальный уровень кодировки биологической сложности. Второй уровень использует информаци-онные возможности структур, в которых участвуют ДНК, РНК, белки, а также химиче-ские группы, модифицирующие нуклеотиды или аминокислоты (табл. 1). Наконец, тре-тий уровень связан с кодировкой узнавания таких структур, обеспечивая интерференцию различных механизмов эпигенетической наследственности. В итоге достигается прочте-ние закодированных в геноме программ в строго контролируемых условиях⁴, которые, передаваясь от поколения к поколению при митозе, обеспечивают поддержку одиножды установленного состояния дифференцировки клеток (Zuckerlandl, 2002; Чуриков, 2005). (4 Эпигенетические механизмы могут обеспечить не только строгий контроль условий, но и контроль разброса этих условий. Например, точность воспроизведения метилирова-ния у эвкариот достигает лишь 95% на сайт CpG на деление, то есть обеспечивается со-хранение статуса метилирования протяженных участков ДНК, но не отдельных нуклео-тидов (Riggs et al., 1998).) Например, у эвкариот существуют специальные механизмы перестройки структуры хроматина (remodeling), меняющие нуклеосомную «разметку» ДНК в зависимости от дифференцировки и функционального состояния клетки (Cosma, 2002; Narlikar et al., 2002). Механизм такой перестройки структуры хроматина высоко консервативен, но его запуск определяется генными сетями функционального состояния клетки и клеточной дифференцировки, варьирующими у разных эвкариот (Cosma, 2002). Ремоделинг хроматина — не только важнейший фактор регуляции экспрессии генов, но и механизм кодирования эпигенетических эффектов. Например, спецификация Нох-генами тканей сегментов тела *D. melanogaster* эпигенетически наследуема и зависит от белков семейств Polycomb, Polyhomeotic и tritorax (Mahmoudi, Verrijzer, 2001). Белки этих семейств ответственны за модификацию структуры хроматина, поддерживающих тран-скрипцию Нох-генов в потомках одиножды детерминированной клетки (Bonifer, 1999; Mahmoudi, Verrijzer, 2001).

У плацентарных млекопитающих белки семейства Polycomb участвуют также в поддержании геномного импринтинга, обеспечивающего родитель-специфичную инак-тивацию одной из копий генов диплоидного организма, предотвращая партеногенез. Сложное и еще не до конца изученное явление геномного импринтинга хорошо иллюст-рирует явление интерференции различных эпигенетических механизмов: кроме белков Polycomb в нем участвуют механизмы метилирования ДНК, модификации гистонов и, возможно, РНК-интерференция⁵ (Fournier et al., 2002; Seitz et al., 2003; Delaval, Feil, 2004). (5 РНК-интерференция — регуляция экспрессии генов малыми РНК, экспрессирующи-мися с особых генов (миРНК), либо с участков генов-мишеней (киРНК — короткая ин-терферирующая РНК)). РНК в -20-22 нуклеотида, связываются с комплементарным сай-том мРНК гена (мишенью), ингибируют ее трансляцию или разрушают ее (Bartel, 2004), удаляя белки ЦР родительской клетки в ее потомках (Reinhart et al., 2002, Rhoades et al., 2002). Такое взаимодействие требует однозначного соответствия различных эпигенети-ческих кодов. Изменение соответствия (например, в силу мутации в сайте ДНК, несущем

эпигенетическую метку) может изменить всю картину регуляции экспрессии. Например, при том же уровне метилирования импринтированный ген Grb10 мыши проявляет материнскую экспрессию, а гомологичный ему GRB10 человека экспрессируется биаллельно, что, вероятно, связано с мутацией, изменившей узнавание одинаковых эпигенетических меток (Arnaud et al., 2003). Интересно, что реакция некоторых белков эпигенетической машины на подобные мутации может зависеть от предыстории клеток. Так, хроматиновый белок CTCF связывается с метилированными ICR (imprinting control region), изменяя экспрессию генов. Мутации в ICR, меняющие их паттерн метилирования, влияют на связывание CTCF лишь в клетках, прошедших материнский мейоз. В митотических и отцовских половых клетках такие мутации никак не проявляются (Pant et al., 2003).

Таблица 1. Некоторые механизмы эпигенетической наследственности (по: Чуриков, 2005, с изменениями). Идентичные эффекты, указанные для механизмов, указывают на взаимодействие механизмов

Механизм	Эффект
Метилирование ДНК	Репрессия генов: тканеспецифичная, онтогенез-специфичная, родитель-специфичная (геномный импринтинг млекопитающих), аллель-специфичная (парамутации); репрессия и деградация экзоДНК; гетерохроматинизация.
Метилирование лизинов в гистонах	Репрессия (H1, H3-K9, H3-K27, H4-K20)/активация транскрипции (H3-K4, H3-79); изменение паттерна ацетилирования и фосфорилирования гистонов.
(Де)ацетилирование, (де)фосфорилирование, (де)убиквитинирование гистонов	Тканеспецифичная, онтогенез-специфичная репрессия/активация генов за счет изменения нуклеосомной упаковки ДНК и сродства с ДНК хроматина транскрипционных факторов; гетерохроматинизация.
Варьирование гистонного состава нуклеосом	Репрессия генов: тканеспецифичная, онтогенез-специфичная, родитель-специфичная (геномный импринтинг растений, млекопитающих (?)); репрессия экзоДНК, деградация экзоРНК; перестройка хромосомной организации генома (ядерный дуализм инфузорий); «концертная регуляция» генов.
РНК-интерференция (RISC)	Репрессия генов, изменение паттерна метилирования генов, прицентромная репрессия (дрожжи), различные модификации хроматина, элиминация ДНК, LTR-репрессия; гетерохроматинизация.
РНК-интерференция (non-RISC)	Тканеспецифичная, онтогенез-специфичная, родитель-специфичная (геномный импринтинг млекопитающих) репрессия/активация генов, путем изменения нуклеосомной разметки ДНК, паттернов метилирования генов и ацетилирования гистонов; гетерохроматинизация, общая, сайтспецифичная, онтогенез-специфичная (?) репрессия/активация генов; LTR-репрессия; «концертная регуляция» генов; гетерохроматинизация; преодоление мейотического барьера эпигенетическими механизмами.

Выше отмечено, что экзон-интронная структура облегчает как комбинаторную блоч-но-модульную эволюцию генов, так и тонкую регуляцию их экспрессии и свойств кодируемых ими белков за счет комбинаторики блоков альтернативного сплайсинга и считывания с альтернативных стартов транскрипции и трансляции. На такую «первичную» блочно-модульную структуру ДНК у эвкариот накладывается «вторичная» блочно-модульная структура хроматина — доменная организация хромосом. Эвкариотические хромосомы состоят из последовательно расположенных вдоль их оси форум-доменов, которые служат единицами хромосомной эпигенетической репрессии. Примечательно, что у далеких в систематическом отношении эвкариот длина форум-доменов варьирует лишь в 4 раза (50-200 тыс.п.о.), а в макронуклеусе инфузорий им соответствуют хромосомные фрагменты. Вышеотмеченные белки ремоделинга (Polycomb, Polyhomeotic, tritoxa и др.) связываются с хроматинам преимущественно на границах форум-доменов, где повышена концентрация их сайтов связывания. С этими границами также часто ассоциированы островки интеркалярного гетерохроматина, «ломкие» районы хромосом, микросателлитные последовательности и сайты посадки мобильных элементов. Поскольку гены миРНК (по крайней мере, у человека) также часто расположены в «ломких» рай-

онах хромосом, есть основания предполагать, что через взаимодействие своих механизмов (см. табл.1) вся эпигенетическая машина так или иначе связана с границами форум-доменов (Tchurikov et al., 1998; Чуриков, 2005). Иными словами, блочно-модульный принцип организации пронизывает как генетическую (ДНК), так и эпигенетическую (хроматин) структуру генома эвкариот. При блочно-модульной эволюции генов происходит также блочно-модульная перетасовка их эпигенетической разметки. В свою очередь, эпигенетическая разметка, связанная с образованием «ломких» районов хромосом, облегчает блочно-модульную эволюцию геномов за счет дупликаций, делеций и транслокаций. Комбинаторика на одном уровне облегчает комбинаторику на другом и наоборот! При этом тонкая индивидуальная регуляция генов эвкариот (в отличие от стехиометрически жесткой, коллективной в оперонах прокариот) облегчает эволюционную оптимизацию регуляции в таких перестроенных геномах. Действительно, геномные проекты показывают, что у прокариот наиболее консервативные районы генома либо насыщены оперонами, либо имеют аномально высокую концентрацию длинных оперонов. Уникальные и наиболее быстро эволюционирующие гены, напротив, сконцентрированы в коротких оперонах, часто локализуясь вблизи горячих точек рекомбинации⁷.

(7 Интересно, что в число таких точек входят точки инициации и терминации репликации. Возможно, это является одной из причин унирепликонной организации генома прокариот. О высокой скорости эволюции таких районов говорит и тяготение к ним генов, кодирующих белки, работающие на мембране или в примембранном пространстве. Контактируя с внешней средой, такие белки должны оперативно отслеживать ее изменения, то есть быть эволюционно лабильными (Tamames, 2001, Omelchenko et al., 2003).)

В этих же районах повышена концентрация генов с аномальным нуклеотидным составом, что говорит об их возможном горизонтальном переносе⁸.

(8 Действительно, «чужой» ген даст адаптивное преимущество лишь встроившись под оптимальный промотор, что маловероятно в геноме с длинными оперонами. Возможно именно «рыхлая» структура геномов эвкариот могла необратимо направить в ходе симбиогенеза вектор горизонтального переноса от бактерий-симбионтов в ядро. В итоге, клетке эвкариот удалось стабилизировать состав эндосимбионтов путем облигатного перемещения их жизненно важных генов в ядро и формирования из них и собственных генов системы централизованной регуляции совокупного метаболизма. В прокариотических сообществах (биофлексах, матах и др.) формирование такой централизованной регуляции затруднено, так как горизонтальный перенос может с равной вероятностью идти во всех направлениях. Более того, полногеномные исследования показали, что в ходе горизонтального переноса прокариотические клетки могут служить своеобразными «проточными емкостями» для потока генов (Шестаков, 2003а,б). Поэтому регуляция совокупного метаболизма в прокариотических сообществах идет путем адаптивной динамики (Заварзин, 2003), что равносильно микроэволюционным процессам в популяциях эвкариот и требует большой численности организмов, невозможной при эндосимбиозе.)

Таким образом, оперонная структура, оптимизируя регуляцию, формирует свой вектор эволюции, ослабляя эволюционную лабильность и тем препятствуя кардинальному усложнению генома (Tamames, 2001; Omelchenko et al., 2003). Развитие блочно-модульного принципа организации генома, возможно, первоначально связанное с необходимостью компактизации большого количества ДНК эвкариот (Cavalier-Smith, 2002a,b), в ходе эволюции вылилось в формирование сложной иерархизированной системы укладки ДНК в структуры хроматина (нуклеосомные, соленоидные, петлевые, форум-доменные) (Tchurikov et al., 1998). Формирование таких структур, в свою очередь, потребовало развития «некодирующих» последовательностей (интроны, повторы, SAR и др.), которые сами явились границами новых блоков генома, предоставляя новые возможности как для комбинаторной эволюции, так и для оптимальной регуляции генома. Представляется, что возникновение у эвкариот комбинаторных механизмов регуляции транскрипции, экзон-интронной структуры, механизмов альтернативного сплайсинга и эпигенетических механизмов, создав основы для исключительно эффективного способа

кодирования огромного разнообразия вариантов одного и того же белка, сделало ненужным дальнейшее радикальное увеличение геномов эвкариот. Это эволюционное приспособление широкого профиля, позволяющее эвкариотам фактически безгранично наращивать сложность генетических программ экспрессии индивидуальных генов без необходимости существенного увеличения размеров геномов. Возможно, этим частично и объясняется замораживание сложности геномов эвкариот по числу содержащихся в них генов на уровне 15000—30000. Количество генов в геномах значительной части видов растений, беспозвоночных и млекопитающих попадает в этот интервал, несмотря на огромные различия в морфологической сложности этих организмов, в механизмах их онтогенеза и адаптации к изменениям в окружающей среде (Колчанов и др., 2003).

Механизмы изменения сложных биологических структур

Любой фенотипический признак — результат работы определенной генной сети. Генные сети можно разбить на четыре класса: сети гомеостаза, циклических процессов, стрессового ответа и морфогенеза. В сетях гомеостаза преобладают отрицательные обратные связи, в циклических сетях имеется баланс между положительными и отрицательными обратными связями, в остальных важную роль играют положительные обратные связи, уводящие систему от исходного состояния. В любой генной сети есть ЦР, одновременно активирующий множество генов — генную кассету. Мутации ЦР могут менять функции больших групп генов, приводя к выраженным фенотипическим изменениям. (Kolchanov et al., 2002a,b; Stepanenko et al., 2002). Независимо от природы ЦР, можно представить как минимум четыре типа мутаций, существенно меняющих работу генных сетей: 1) мутации в регуляторных районах гена ЦР, 2) мутации в его кодирующей части, меняющие структуру молекулы ЦР, нарушая стереохимию соответствия атомных группировок этой молекулы и функционального сайта ДНК, 3) мутации, приводящие к формированию корегуляторов, изменяющих конформацию молекулы ЦР, тем самым, меняя ее активность, и 4) мутации, перепрофилирующие ЦР (например, перенос сайта связывания регулятора с одного гена на другой в результате транслокации, или дупликация гена ЦР с последующей сменой функции одного из паралогов) (рис.7). Пример быстрой эволюции из-за мутаций первого типа — селекция кукурузы из дикого предка - теосинта, происходившая 7 тыс. лет назад в Центральной Америке и связанная с положительным отбором и фиксацией в промоторе гена *tbt* (*teosinte-branched1*), уникального комплекса мутаций, обусловивших возникновение характерных особенностей строения початка кукурузы (Wang et al., 1999). Пример быстрой эволюции из-за мутаций второго типа — независимое объединение в ходе селекции культурной капусты различных нонсенс-мутаций в 4-ом и 5-ом экзонах генов транскрипционных факторов *BoAP1-B* и *BoCAL*, что позволило вывести сорта с измененной морфологией соцветия — цветную капусту и брокколи⁹ (Lowman, Purgganan, 1999) (9 Примечательно, что в разрозненном виде указанные мутации до сих пор выявляются соответственно в диких популяциях теосинта и в популяциях культурной капусты, что позволяет повторить селекцию.). Эволюционное значение мутаций второго типа иллюстрирует также тот факт, что у *Arabidopsis thaliana* гены, управляющие транскрипцией, наименее консервативны по сравнению с генами других функций организма (The Arabidopsis..., 2000).

Изучение генных сетей морфогенеза билатерий дает прекрасные примеры эволюционной значимости мутаций третьего и четвертого типов. Так, подсеть позднего эмбриогенеза членистоногих, отвечающая за сегмент-специфический органогенез, содержит множество блоков. Каждый из них ответствен за морфофункциональную спецификацию конкретного сегмента тела или его части, то есть за формирование специфических тканей и органов в сегментах. ЦР каждого такого блока служит транскрипционный фактор — продукт определенного Нох-гена, экспрессируемого в соответствующем сегменте (Weigmann et al., 2003). Нох-гены получают регуляторные воздействия от генных сетей раннего эмбриогенеза, устанавливающих оси тела и регулирующих разделение клеточной бластодермы на сегменты. Надо различать, как минимум, две функции Нох-генов — морфофункциональную спецификацию сегментов тела и локальную дифференцировку

отдельных клеток, тканей и органов внутри сегмента (Hombria, Lovegrove, 2003). Спецификация Нох-генами сегментов тела эпигенетически наследуема (см. выше) и эволюционно консервативна. Напротив, функция локальной дифференцировки клеток, тканей и органов внутри сегмента не требует поддержания единой экспрессии *Нох*-генов в пределах сегмента, и эволюционно лабильна у разных видов. Фактически Нох-гены — центральные регуляторы многих генных сетей морфогенеза, чью работу контролируют также компоненты сигнальных каскадов и тканеспецифичные транскрипционные факторы (Hombria, Lovegrove, 2003), а генные сети позднего эмбриогенеза (сеть D на рис. 8) — сложный ансамбль, регулируемый обратными связями, экспрессия различных центральных регуляторов которого разнесена во времени и пространстве.

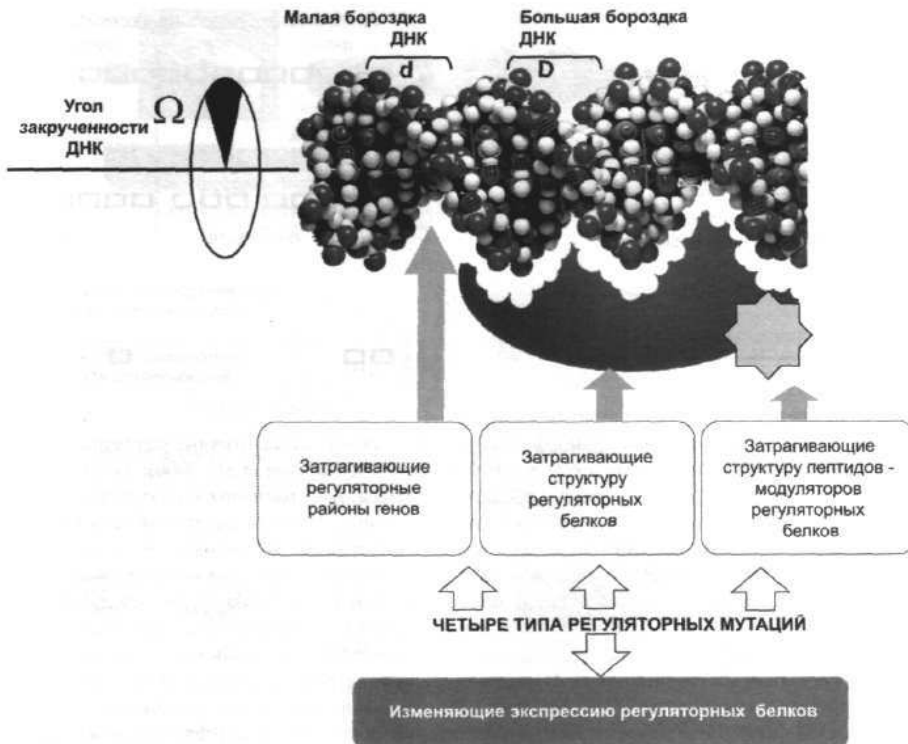


Рис. 7. Четыре типа регуляторных мутаций.

По данным молекулярной филогении, формирование кластера Нох-генов путем дупликаций предкового гена началось до дивергенции кишечнорастных и билатерий (~700-800 млн. лет назад) (Ferrier, Holland, 2001). При этом -600 млн. лет назад (то есть до «кембрийского взрыва») у предполагаемого предка билатерий уже имелось 7 генов в Нох-кластере, что должно было дать его эмбриогенезу сильный морфогенетический потенциал (Peterson, Eernisse, 2001; Balavoine et al., 2002). Контроль эмбриогенеза *Нох*-генами, вероятно, был ароморфозом (Erwin, Davidson, 2002), подготовившим молекулярно-генетическую базу «кембрийского взрыва», обеспечив комбинаторное усложнение генетических программ морфогенеза билатерий как за счет дупликаций Нох-генов, так и усложнением регуляции их продуктов. Например, экспрессия Нох-гена *Ultrabithorax* (*Ubx*) у насекомых подавляет развитие конечностей (рис. 9), активирует их развитие у онихофор и модулирует развитие конечностей у ракообразных (в частности, *Ubx* рачка артемии репрессировал развитие брюшных конечностей в эмбрионах дрозофилы с 15% эффективностью по сравнению с *Ubx* дрозофилы при одинаковых уровнях экспрессии) (Galant, Carroll, 2002; Ronshaugen et al., 2002).

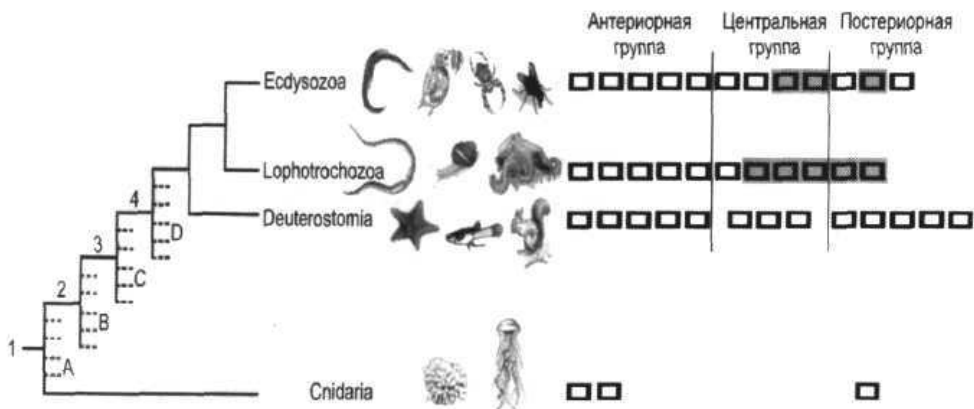


Рис. 8. Эволюция механизмов развития животных. Цифрами обозначены основные ароморфозы, буквами — основные адаптивные радиации, следовавшие за ними (Davidson et al., 1995, Knoll, Carroll, 1999; Peterson et al., 2000): 1) появление генной сети дифференцировки клеток у предков Eumetazoa, А — радиация молекулярных механизмов клеточной дифференцировки ранних многоклеточных; 2) появление генной сети эмбриогенеза с детерминацией бластомеров сразу после оплодотворения (эмбриогенез типа 1, характерный для личинок примитивных первично- и вторичноротых), В — радиация молекулярных механизмов эмбриогенеза ранних билатерий; 3) интеграция генных сетей пролиферации и дифференцировки, давшая клетки, способные к дифференциации в ткани и органы после завершения примитивного эмбриогенеза, С — радиация механизмов взаимодействия генных сетей дифференцировки и регуляции клеточного цикла; 4) появление генных сетей-интеграторов морфогенеза, специализирующих такие клетки (*Нох*-гены и др.), D — радиация механизмов детерминации структур взрослой формы. Эволюционные взаимоотношения между группами Bilateria реконструированы на основе 18S рРНК (Peterson et al., 2001). Справа от древа — распределение *Нох*-генов (прямоугольники) у кишечнополостных и трех основных групп билатерий. По сходству аминокислотных последовательностей *Нох*-гены делят на 3 ортологичные группы — anteriornую, центральную и постериорную (разделены на рис. вертикальными линиями). Все 5 генов anteriornой группы высококонсервативны. Центральная группа менее консервативна и состоит из 4 генов у первичноротых и 3 генов у вторичноротых. Постериорная группа самая вариабельная и включает до 2 генов у первичноротых и до 3 генов у вторичноротых. Lophotrochozoa и Ecdysozoa имеют 5 и 3 уникальных *Нох*-гена, соответственно (выделены тенью) (Balavoine et al., 2002).

Изучение структуры белка *Ubx* онихофор, насекомых и ракообразных выявило у ракообразных в его С-концевой области дополнительный регуляторный пептид, богатый серином и треонином, входящими в состав консервативных сайтов фосфорилирования. Фосфорилирование этих остатков киназой СКII меняет репрессорную активность *Ubx* по отношению к формированию конечностей (Ronshaugen et al., 2002). Более того, после фосфорилирования эти остатки формируют добавочные сайты для фосфорилирования как СКII, так и киназой GSK9, что повышает гибкость регуляции морфогенеза конечностей у ракообразных (Fiol et al., 1987). Напротив, ни в одном из *Ubx* белков насекомых С-концевых богатых серином и треонином последовательностей не выявлено, зато удаление С-концевого QA-домена, консервативного у насекомых, снижало эффект репрессии подавления конечностей (Ronshaugen et al., 2002). Таким образом, можно сделать вывод, что в ходе дивергенции артропод, шедшей уже после формирования характерного для *Ecdysozoa* набора *Нох*-генов (Grenier et al., 1997) (см. рис. 8) у предков насекомых началась эволюция регуляторных доменов-корректоров, заставлявших ЦР totally подавлять развитие конечностей, тогда как у предков ракообразных преимущественное развитие получили домены с активными сайтами (в данном случае — фосфорилирования), позволяющими модулировать активность белка (Ronshaugen et al., 2002).

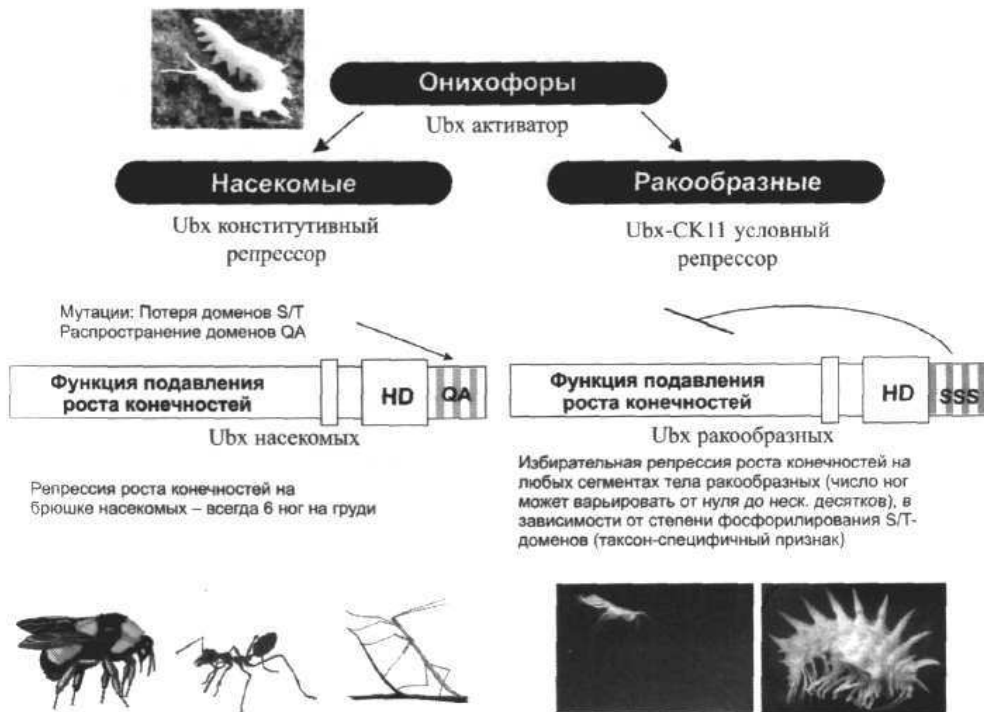


Рис. 9. Эволюция регуляции развития конечностей у различных групп Arthropoda. У мономорфно сегментированных онихофор, организация которых по-видимому близка к предкам членистоногих, ген *Ubx* активирует развитие конечностей. У гетероморфно сегментированных насекомых — наоборот, подавляет, а у ракообразных — модулирует. Молекулярные исследования выявили в С-концевой области белка *Ubx* ракообразных дополнительный регуляторный пептид, богатый аминокислотами серии и треонин, входящими в состав консервативных сайтов фосфорилирования (ST-домены). Таким образом, различная степень фосфорилирования меняет репрессорную активность *Ubx* по отношению к формированию конечностей, чем и обеспечивается эволюционная способность ракообразных формировать/терять конечности практически на любом сегменте тела. Напротив, насекомые в ходе эволюции утратили ST-домены. Распространение доменов QA, усиливающих репрессорную функцию *Ubx* по отношению к формированию конечностей жестко стабилизировало их состав у насекомых (по Grenier et al., 1997; Galant, Carroll, 2002; Ronshaugen et al., 2002).

Изучение закономерностей эволюции активных сайтов белков выявило интересную закономерность: набор аминокислот в окрестностях таких сайтов оптимизирован так, что достаточно одной-двух мутаций, чтобы поменяв несколько аминокислотных радикалов получить новый функциональный сайт (Ivanisenko et al., 2005), причем в зависимости от набора аминокислот данный механизм может как ускорять, так и замедлять эволюцию. Факт ускоренной эволюции N-концевой области морфогенов-паралогов *Inv* и *En*, ответственной за связывание с кофакторами транскрипции, зафиксирован К.В. Гунбиным в ходе исследования молекулярной эволюции генов Hh-каскада передачи сигналов. Следовательно, формирование доменов, модулирующих активность белка ЦР, в сочетании с оптимизацией аминокислотного контекста в активных сайтах таких доменов — распространенный механизм изменения сложных структур, особенно модулирования сложности уже сформировавшихся структур.

Напротив, перепрофилирование ЦР открывает возможность эволюционной перестройки сформировавшихся структур. Перепрофилирование весьма распространено в генных сетях раннего и позднего эмбриогенеза, то есть в сетях, начавших дивергировать очень рано, либо недавно (см. рис. 8). Например, генные сети ранних этапов становления

анте-рио-постериорной оси тела варьируют по компонентам и по связям между ними у разных Bilateria. У *D. melanogaster* эта генная сеть эволюционно молода (~60 млн. лет) (Davis, Patel, 2002). Так, ген материнского эффекта *bed* возник как дупликация гена *gei* и приобрел современную функцию только у предков высших двукрылых (Stauber et al., 1999). Паттерн экспрессии *gap*-гена *hb*, определяемый независимо материнской антериорной (*bed*) и постериорной (*nos*) системами генов, консервативен лишь у насекомых (Wolff et al., 1998). У нематод и аннелид *hb* экспрессируется только в нервной системе (Lall, Patel, 2001).

Замечательный пример перепрофилирования генов в позднем эмбриогенезе демонстрируют нематоды. У разошедшихся не более 200 млн. лет назад родов *Caenorhabditis* и *Pristionchus* (Lee et al., 2003) ген *lin-39* контролирует образование вульвы, активируя совершенно разные генные сети. Одна и та же мутация *lin-39* у *Caenorhabditis* ведет к слиянию клеток вульвы с гиподермальным синцитием, а у *Pristionchus* к апоптозу клеток вульвы. В обоих случаях формируется один и тот же безвувльварный фенотип (Sommer et al., 1998) (рис. 10).

Напротив, консервативные паттерны экспрессии гена парного правила *h* и гена сегментной полярности *en* обнаружены практически у всех билатерий (Gibert, 2002; Seaver, 2003). Сеть конечных этапов формирования дорсо-вентральной оси очень консервативна — гены сигнального каскада *dpp/TGF- β* есть у всех билатерий и функционально заменимы (Lall, Patel, 2001). Такой консерватизм является залогом нормальной работы генной сети универсального аппарата спецификации сегментов тела *Hox*-генами и генами сигнальных каскадов. Сравнительные исследования генных сетей развития билатерий выявили общую закономерность: наиболее вариабельными по составу и структуре генных сетей являются ранние стадии эмбриогенеза, менее вариабельны поздние стадии, а самой консервативной является средняя стадия — морфофункциональная спецификация целых сегментов (Richardson 1995; Gilbert et al., 1996; Richardson et al., 1997; Jeffery et al., 2002; Raff, Sly, 2002; Richardson & Keuck 2002). Аналогичную картину наблюдаем у цветковых растений (Theissen, Saedler, 1995, 2000; Theissen et al., 2000). Таким образом, налицо противоречие с классической картиной филэмбриогенеза, по которой наиболее ранние стадии эмбриогенеза должны быть самыми консервативными, так как от них зависит весь последующий эмбриогенез (Северцов, 1949). Столь серьезные перестройки без ущерба для жизнеспособности могли быть лишь при режиме эволюции, близком к нейтральному, который требует наличия множества параллельных путей развития и мог идти в иерархически построенных генных сетях под защитой высшего уровня иерархии, контролировавшего лишь конечный результат онтогенеза. Теоретические исследования гипотетических генных сетей и реальных генных сетей метаболизма показывают правомочность такого сценария. В сложных генных сетях отбором контролируется лишь «лимитирующее звено» — наиболее быстротекущая реакция. Мутации, вносимые в другие звенья сети, слабо влияют на ее конечное состояние до тех пор, пока скорость реакции в них пренебрежительно мала по сравнению с лимитирующим звеном. Следовательно, подобные системы за время своего существования могут накопить значительный мутационный груз, не теряя свойств эквифинальности. Требование наличия параллельных путей подтверждается прямым исследованием молекулярной эволюции генных сетей эмбриогенеза (Гунбин, 2006). Их ускоренная эволюция начинается, как правило, лишь после образования нескольких паралогов гена, после чего один из пара-логов эволюционирует в ускоренном режиме. Молекулярно-биологические данные как правило дают более ранние оценки времени начала дивергенции различных таксонов, нежели палеонтологические, причем хорошая изученность таких таксонов, как артроподы и млекопитающие, не позволяет списать эту разницу на неполноту палеонтологической летописи (Wray et al., 1996; Jong, Bromham et al., 1998; Bromham et al., 1999; Peterson et al., 2000). Интерпретируя этот факт, можно предположить, что перепрофилирование само по себе не приводит к росту биоразнообразия, но эволюция генных сетей в нейтральном режиме формирует

преадаптации, которые могут быть впоследствии реализованы при наступлении благоприятных условий.

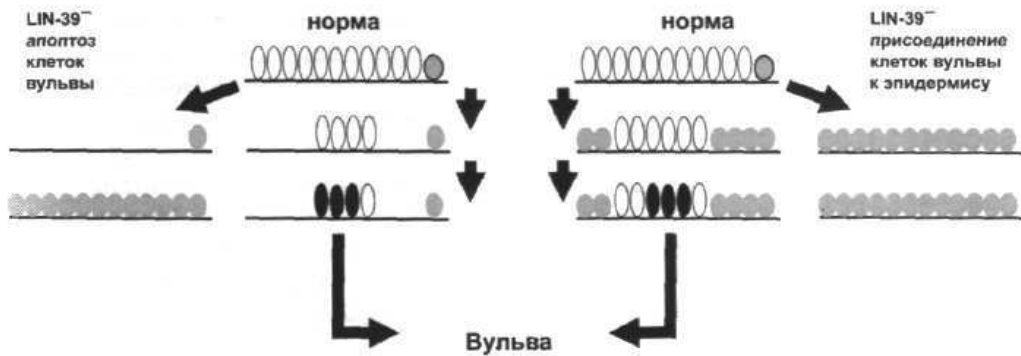


Рис.10. Перепрофилирование генов в позднем эмбриогенезе у нематод. Эмбриогенез нематод характеризуется ранним определением судьбы клеток зародыша. Черные овалы — клетки, идущие на образование вульвы, серые небольшие круги — клетки, дающие начало гиподермальному синцитию. У разошедшихся не более 200 млн. лет назад родов *Caenorhabditis* и *Pristionchus* (Lee et al., 2003) мутация *lin-39⁻* блокирует образование вульвы, активируя совершенно разные генные сети. У *Caenorhabditis* (справа) она ведет к слиянию клеток вульвы с гипо-дермальным синцитием. У *Pristionchus* (слева) — к апоптозу клеток вульвы и их замещению гипо-дермальным синцитием. В обоих случаях формируется один и тот же безвульварный фенотип (Sommer et al., 1998).

Быстрый сдвиг морфологии может быть при мутациях в генах сигнальных путей ГС. Тогда ГС неадекватно отвечает на сигналы управления. Центральная зона (ЦЗ) апикальной меристемы арабидопсиса хранит резерв стволовых клеток, дающих листья и цветы. Состав и размер ЦЗ зависят от гена WUS. Коммуникации между WUS и ЦЗ обеспечивают киназы CLV. CLV3 активирует сборку комплекса CLV1/CLV2/KAPP/Rop, подавляющего WUS (Clark, 2001). При мутации любого гена CLV растет экспрессия WUS, меняя размер ЦЗ и морфологию цветов (Fletcher et al., 1999). Теоретически показано, что изменение числа регуляторных связей из-за мутаций может резко менять режим работы ГС, даже не меняя состав ее генов (Лихошвай и др., 2001). Известны мутанты дрозофилы с дополнительными жилками, подобными таковым в древних таксонах: ГС предкового жилкования сохранена, но в определенных местах крыла жилкообразование подавлено (Viehs et al., 1998), возможно, из-за мутации, изменившей режим работы ГС жилкования. Такое изменение режима функционирования генных сетей в результате мутаций позволяет объяснить как многократное закономерное появление и исчезновение сложных признаков в филогенезе, отмеченное палеонтологами для многих таксонов (филоциклы) (Розанов, 1973), так и противоречия, между классической и молекулярной филогенией. Например, в отряде палочников известны крылатые (традиционно считающиеся предковыми) и бескрылые формы, а также формы с разной степенью редукции крыла. Молекулярная филогения палочников говорит, что в основании группы был бескрылый предок, а крылья многократно возникали у разных его потомков. Это возможно, если предположить, что бескрылый общий предок палочников нес мутацию, блокирующую работу генной сети формирования крыла, но не затронувшую ни одного структурного гена, а в разных филумах-потомках шли обратные (нормальные крылья), либо супрессорные (редуцированные крылья) мутации (Whiting et al., 2003). Открытие РНК-интерференции и ее успешное использование для репрессии генов в эксперименте, вместо трудоемкого метода «генетического нокаута», позволяет наметить еще один путь обхода закона необратимости эволюции Долло — подавление трансляции белков - транскрипционных факторов при сохранении их интактных генов. МиРНК может ингибировать трансляцию комплекса генов, образуя аналоги генных сетей-интеграторов (см. ниже)¹⁰ (Hobert, 2004).

(10 О мощности таких сетей говорит тот факт, что по предварительным оценкам гены миРНК составляют примерно 1% генов в геноме человека (Lim et al., 2005), т.е. являются одним из наиболее крупных семейств генов в геноме.)

Так, миРНК JAW подавляют трансляцию 5 генов транскрипционных факторов семейства TSP арабидопсиса, меняя в частности форму листа. Отметим, транскрипция этих генов не менялась (Palatnik et al., 2003). Одна и та же последовательность миРНК может иметь несколько кодирующих ее генов, последовательности которых могут значительно различаться (Griffiths-Jones et al., 2003). Так как мутации генов миРНК нарушают длительность и чередование фаз онтогенеза, основной функцией миРНК считается быстрое удаление мРНК родительской клетки в ее потомках (Reinhart et al., 2002, Rhoades et al., 2002), что критично при смене дифференцировки и в онтогенезе. Дублирование генов миРНК теоретически позволяет эволюционно сформировать пул генов, по-разному регулирующих длительность и время смены фаз развития. Причем, нормальную смену фаз онтогенеза будет регулировать мажорная фракция миРНК, а минорные фракции, interfering ее регуляторный эффект, будут приводить к «онтогенетическому шуму» («реализационной изменчивости»; Струнников, 1985), нормально проявляющемуся в варьировании скорости чередования фаз онтогенеза в популяции и лишь в отдельных случаях приводящему к атаксизмам. Допустим, новая мутация заблокирует синтез мажорной фракции, либо усилит синтез одной из минорных миРНК. В результате дерегуляции онтогенеза может произойти сдвиг закладки органа на более ранние стадии развития, что позволит реализовать давно «спящие» потенции морфогенетических программ. В итоге возможно появления у вида-потомка признака, утраченного его предками на взрослой или даже эмбриональной стадии («вторичная рекапитуляция»), каковые случаи неоднократно описаны морфологами и палеонтологами (Татаринев, 1978)".(11 Некоторыми исследователями допускается еще один механизм обхода закона Долло - коррекция небольших мутаций, повреждающей ДНК гена, по долгоживущему РНК-транскрипту этого гена (Lolle et al., 2005). Можно сказать, что кроме генома (аналог долговременной памяти - на десятки, сотни и миллионы клеточных поколений) существует и «РНКом» (аналог кратковременной памяти — на два-три клеточных поколения). Гипотеза спорная, но интересная.)

Особый интерес представляют мутации в генных сетях с положительными обратными связями, где незначительные мутационные изменения могут приводить к выраженным изменениям фенотипа организмов. Например, ген *tbl* не был идентифицирован в базе данных по кукурузе, содержащей -100000 EST¹², что говорит о предельно малом количестве его продукта в клетках (Baum et al., 2002).

(12 EST (expressed sequence tag) — короткий участок кДНК, который служит маркером экспрессии гена. Служит для идентификации и картирования генов.)

Роль *tbl* в селекции кукурузы (см. выше), как и сильный фенотипический эффект его мутаций, можно объяснить лишь каскадным усилением по механизму положительной обратной связи в генных сетях онтогенеза. О степени усиления в таких генных сетях дает представление генная сеть программируемой клеточной смерти — апоптоза. Если сравнить молекулярную массу белка *FasL*, запускающего апоптоз, и массу погибшей клетки, то различие составит $\sim 10^{10}$ (Stepanenko, Grigor'ev, 2002; Stepanenko, Kolchanov, 2003)¹³!

(13 Высочайшая степень усиления в генных сетях с положительными обратными связями вызывает аналогию с сверхкритическими системами, известными в физике и механике. Пример подобной системы — снежная лавина, в которой массадвигающегося снега на много порядков больше массы исходного воздействия.)

Именно регуляторные контуры с каскадами положительных обратных связей, вовлеченные в регуляцию онтогенеза — наиболее вероятные мишени процессов видообразования. Еще один механизм возникновения системных мутаций связан с генными сетями-интеграторами, координирующими ансамбли подчиненных им генных сетей. Пример генной сети-интегратора — сеть локальной дифференцировки внутри сегмента, регули-

руемая Яох-генами (см. выше). Варьируя интенсивность экспрессии *Ubx* и *abdominal-A*, чешуекрылые способны рекапитулировать образование ногоподобных структур в задних брюшных сегментах гусениц, тогда как у личинок родственных им двукрылых, утративших эту способность в результате мутации, брюшные ложные ноги не формируются (Akam, 1998). Аналогичным образом преобразование плавательных ножек в ногочелюсти у *Isopoda* произошло вследствие изменения паттерна экспрессии *Ubx*, вызвавшего изменение паттерна экспрессии другого Нох-гена — *Scr*¹⁴ (Averof, Patel, 1997; Abzhanov, Kaufman, 1999).

¹⁴ Отметим, что разная экспрессия гена в разных типах клеток — способ комбинаторного кодирования информации огромной емкости, освоенный многоклеточными эвкарियोтами.

Пожалуй наиболее универсальным способом роста сложности является полимеризация, широко распространенная как у про- так и у эвкарйот. Сюда можно отнести дублирование функциональных сайтов в ДНК (Galant et al., 2002; Kolchanov et al., 2002c) и белках (Ivanisenko et al., 2005), дублирование стартов транскрипции (в том числе и в нитронах) и стоп-кодонах (Kolchanov et al., 2002c), дубликации и мегадубликации — дубликации протяженных районов геномной ДНК со многими генами, а также коды модуляции функций геномов (Трифонов, 1997), возникающие на базе тандемных повторов. Их модулирующее влияние на функции генов проявляется при изменении числа копий в кластере (Nakamura et al., 1998). Изменение числа повторов в кластерах — наиболее частый тип геномного полиморфизма (Li et al., 2002). Пространственный и временной паттерны экспрессии генов, находящиеся под влиянием повторов, могут изменяться после изменения копийности повторов (Nakamura et al., 1998). В этом случае поиск оптимальных вариантов модуляторов осуществляется гораздо быстрее, чем при точковых мутациях. Элементами кода модуляции геномов являются также диспергированные повторы и мобильные генетические элементы, инсерции которых в различные районы геномов могут приводить к изменению паттерна экспрессии близкорасположенных генов (Brosius, 1999). Согласно теории С. Оно, частный случай полимеризации — дубликация позволяет перепрофилировать систему. На основе одной из дублицированных копий возможно появление качественно новых свойств у гена или геномной сети (Оно, 1973). Теория Оно подтверждена многочисленными исследованиями (Гунбин, 2006)

Но будучи эффективным способом усложнения, полимеризация требует больших размеров генома. Любая популяция имеет верхнюю границу темпов мутирования, превышение которой ведет к гибели. Гаплоидные популяции достигают ее, когда за один цикл репликации возникает как минимум одна деталь на геном. При постоянной частоте мутаций вероятность получить леталь растёт с ростом длины генома, которая поэтому должна быть ограничена сверху (Eigen, 1971). Сравнение реальных и теоретически предельных размеров генома бактерий показало, что размеры геномов бактерий близки к предельным (Ратнер и др., 1985; Computer Analysis., 1994), что ограничивает возможности полимеризации. Преодоление этого запрета путем развития полирепликонной точной репликации и совершенствования механизмов компактизации генома стало главной эволюционной мотивацией появления диплоидных геномов эвкарйот, снявших ограничение на размеры геномов до величин порядка 10^{12} пар оснований, что позволило эвкарйотам освоить эндосимбиоз, многоклеточную и многотканевую организацию. По причине важной роли дубликаций в ходе эволюции эвкарйот (Rubin et al., 2000; Zhang, 2003), рост числа различных вариантов транскрипции генов может быть связан с широким распространением кластеров изофункциональных генов. Такие кластеры содержат гомологичные гены с частично различающейся структурой и функцией. Экспрессия генов, входящих в состав кластеров, осуществляется в зависимости от стадии индивидуального развития, функционального состояния организма и т. п. Порядок и интенсивность экспрессии генов может определяться специальным классом регуляторных элементов иерархически высокого (надгенного) уровня — LCR (локус-контролирующими районами). Каждый LCR образован специфической группой ССТФ и располагается иногда на очень

большом (до десятков тысяч п.о.) расстоянии от контролируемой кассеты генов¹⁵ (Bulger, Groudine, 1999; Li et al., 2002).

(15 Возможно, LCR могут в некоторых случаях играть роль границ между форум-доменами хромосом, так как ассоциированы с гиперчувствительными сайтами ДНКаз, а форум-домены были открыты при изучении естественной фрагментации хромосом. В таком случае это еще один интересный случай интерференции генетической и эпигенетической регуляции (Tchurikov et al., 1998).)

Существенное затруднение для теории Оно — нейтрализация мутаций в одной из копий дублированного гена. Ведь лишь *один* паралог сохраняет исходную функцию, а значит, находится под действием стабилизирующего отбора. Второй паралог может попасть под действие движущего отбора только *после* приобретения новой функции. До этого момента он способен накопить множество мутаций в нейтральном режиме, а значит, высока вероятность его вырождения в псевдоген. Частые рекомбинации между паралога-ми (молекулярный драйв), генная конверсия, либо тесная ассоциация паралогов, предотвращая псевдогенизацию, затрудняют приобретение новой функции. Например, у растений гены API, CAL и FUL имеют сильную гомологию друг с другом, что говорит о происхождении в ходе дупликаций (Kempin et al., 1995). Образуя мультимер, их продукты регулируют экспрессию гена LFY (Irish, Sussex, 1990) — одного из важнейших ЦР генной сети развития цветка, интегрирующего, в частности, генные сети формирования лепестков, чашелистиков, плодolistиков и тычинок. Субъединицы мультимера взаимозаменяемы без особой потери функции. Поэтому мутации в гене API не меняют экспрессию LFY¹⁶ (Weigel et al., 1992), которая существенно меняется лишь при двойной мутации *apl cal* (Bowman et al., 1993).

(16 Мутации гена API ведут к частичной стерильности соцветия. Одиночные мутации *fill*, или *cal* вообще никак не влияют на цветение (Ferrandiz et al., 2000).)

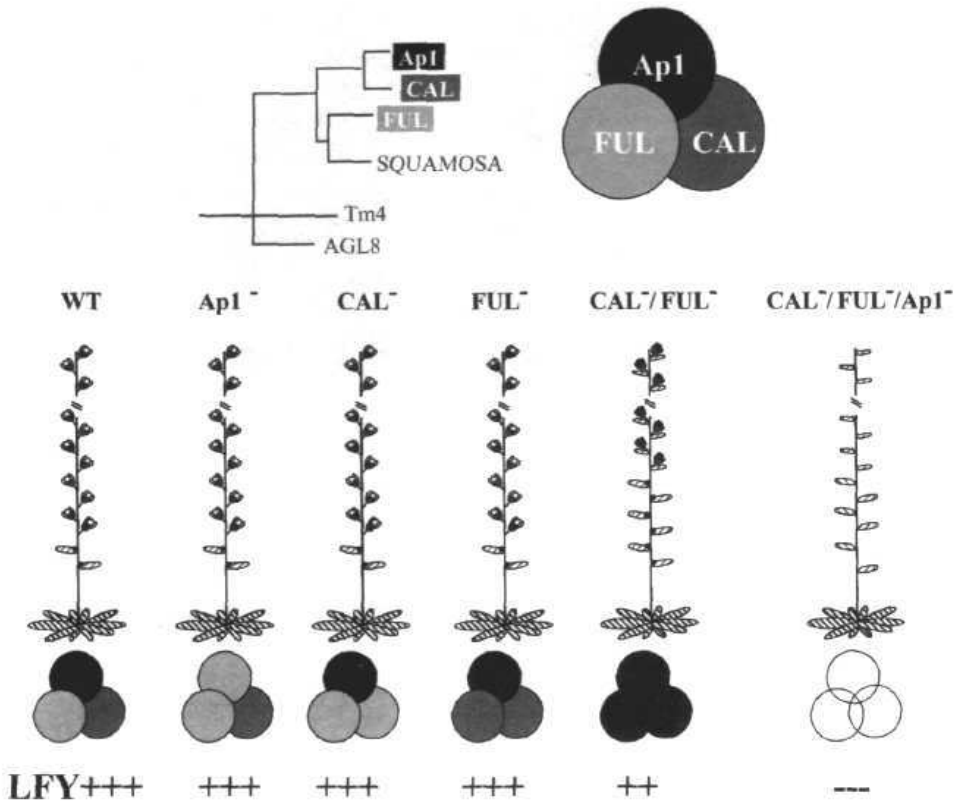


Рис. 11. Тесная функциональная ассоциация паралогов, защищая функцию от мутационных повреждений, может тормозить скорость эволюции. У *Arabidopsis thaliana* гены API, CAL и FUL имеют сильную гомологию друг с другом, что говорит о происхо-

ждении их в ходе дупликаций предкового гена (Kempin et al., 1995). Образуя белковый мультимер, в котором продукт каждого гена взаимозаменяем, они регулируют экспрессию гена LFY (Irish, Sussex, 1990) — одного из важнейших центральных регуляторов генной сети развития цветка. В результате, лишь тройной мутант *apl cat fill* теряет способность к цветению (Weigel et al., 1992, Bowman et al., 1993).

Тем не менее, растение еще может цвести. Лишь тройной мутант *apl cal fill* не цветет, и экспрессия LFY в нем сильно изменена (рис. 11). Налицо не запуск, а, наоборот, торможение эволюции. Консервативная роль подобных дупликаций, защищающих генные сети морфогенеза от мутаций ЦР, разрушительный эффект которых демонстрируют гомеозисные мутации, ярко показан в эксперименте с трансгенозом цветущих на 6-20 году жизни цитрусовых геном *API* под конститутивным промотором. Трансгенез вызвал цветение на первом году без аномалий морфологии (Pena et al., 2001) (рис. 12). Наличие резервных регуляторов для LFY делает достаточно слабым морфогенетический эффект отдельных мутаций. А вот высокая гомология приводит к высокой эффективности трансгеноза, при котором высоко экспрессирующийся мономер может в дополнение к гетеромерным белковым комплексам формировать гомомерные белковые комплексы. Таким образом, эволюционное изменение произошло, но вследствие нарушения динамики онтогенеза, а не вследствие смены функций паралога. Продолжая функционировать, ГС морфогенеза сохранили жизнеспособность и фертильность мутанта. Цветение древесных форм цветковых на стадии проростка, породившее травы (Тахтаджян, 1961), могло быть следствием подобных мутаций (рис. 13). Другой пример защитной роли полимеризации — регуляторный домен *Ubx* ракообразных с множеством сайтов фосфорилирования (Ronshaugen et al, 2002). По-видимому, их число в ходе эволюции менялось постепенно, вызывая постепенную смену морфологии, предотвращая появление «монстров», чья перспективность для эволюции должна была, по опыту гомеозисных мутаций, резко уменьшаться из-за низкой жизнеспособности и фертильности.



Рис. 12. Трансгенез цветущих на 6-20 году жизни цитрусовых геном *API Arabidopsis thaliana* под конститутивным промотором. В результате растение зацвело на первом году без аномалий морфологии (по Pena et al., 2001).



Рис. 13. Происхождение травянистых форм цветковых растений в результате неотении (Тахтаджян, 1961) могло быть следствием мутаций генов центральных регуляторов генных сетей развития цветка.



Рис. 14. Дупликация гена необходима для появления у него новых функций (Оно, 1973). В то же время дупликация выводит из под отбора одну из копий гена, благоприятствуя накоплению в ней мутаций, ведущих, в конечном счете, к псевдогенизации (Родин и др., 2005). Парадокс разрешает лишь функциональная нагрузка обоих паралога, что возможно при разнесении экспрессии паралога во времени (экспрессия на разных стадиях развития) и в пространстве (экспрессия в разных органах и тканях).

Псевдогенизацию может предотвратить лишь функциональная нагрузка обоих паралога, что возможно при разнесении экспрессии паралога во времени (экспрессия на разных стадиях развития) и в пространстве (экспрессия в разных органах и тканях) (рис. 14). Это часто наблюдается в генных сетях морфогенеза. Так, смена тканеспецифичности в эволюции изучена у кукурузы: ген *ri*, экспрессирующийся в перикарпе зерна, стержне початка, нижних цветковых чешуях метелки и в шелке (столбики початка кукурузы), и ген *r2*, экспрессирующийся в шелке и пыльниках, — потомки гена, дуплицированного 2,75 млн. лет назад (Zhang et al., 2000). Другой хорошо изученный пример - кластеры изофункциональных генов. У многоклеточных с их обилием тканей и большими

размерами гораздо больше шансов разнести экспрессию паралогов во времени и пространстве: лишь 8% генов у дрожжей остаются дублированными, остальные 92% возвращаются к состоянию одной копии, а у позвоночных, в среднем, остаются дублированными 50% генов (Prince, Pickett, 2002).

Разнесение во времени и пространстве возможно за счет любого из трех вышеупомянутых типов мутаций, меняющих работу генных сетей. Таким образом, только такие мутации, причем, последовавшие достаточно быстро вслед за образованием паралогов, могут провоцировать прогрессивную эволюцию путем смены функций по Оно. Четвертый тип — репрофилирование ЦР — сам по себе не снимает проблему псевдогенизации, требуя внешних дополнительных воздействий (эволюция, позволяющая раскрыть потенции преадаптаций). Специфическим репрофилированием может быть превращение паралога в ген-регулятор, контролирующий второй паралог (например, при считывании киРНК с псевдогена) (McCaigey, Riggs, 1986; Балакирев, Айяла, 2004). Тест на нейтральность эволюции демонстрирует существенное отклонение режима эволюции некоторых «псевдогенов» от нейтрального, свидетельствуя об их функциональной нагрузке. Прорыв последнего десятилетия в изучении транскриптомов позволил выявить минорные фракции нормально сплайсированных транскриптов последовательностей, считавшихся псевдогенами (Балакирев, Айяла, 2004). Тем не менее, до сих пор наиболее изученными примерами роли псевдогенов в эволюции служат комплексы типа гена *vIhA* с его псевдогенами у *Mycoplasma synoviae*. Рекомбинация и генная конверсия в нем обеспечивают повышенную изменчивость антигенов поверхностных белков, уводя паразита от иммунного ответа. Хотя в данном случае повышение биоразнообразия налицо, о прогрессивной эволюции говорить трудно, скорее это эволюционное «топтанье на месте» (Noormohammadi et al., 2000).

Значительная роль эпигенетических механизмов в регуляции тканеспецифичной, онтогенез-специфичной и даже родитель-специфичной экспрессии (см. табл. 1) позволила предположить ее важную роль в предотвращении псевдогенизации паралогов, а следовательно и в прогрессивной эволюции (Родин и др., 2005). Даже простое изменение расположения генов в форум-домене в результате дубликации может привести к различной эпигенетической разметке обоих паралогов. Другим механизмом различения эпигенетической регуляции может служить изменение расположения паралогов относительно каких-либо регуляторных участков ¹⁷(Чуриков, 2005).

(17 Учитывая, что эпигенетическая разметка, в отличие от генетической регуляции, может стираться под влиянием среды (например, холодовой импринтинг) (Kohler, Grossniklaus, 2002; Bastow et al., 2004), а точность восстановления ее не стопроцентна (за исключением, пожалуй, морфофункциональной спецификации сегментов в онтогенезе), можно предположить, что аномально частые изменения внешней среды, стохастически меняя разметку паралогов, могут спровоцировать их различную регуляцию. Изученным аналогом такого эволюционного сценария могут служить, например, стохастические нарушения импринтинга, приводящие к аномалиям развития, но не передающимся по наследству (Jaenisch et al., 2005). Важно отметить, что различие в эпигенетической регуляции само по себе не ведет к эволюции паралогов. Их дивергенция — всецело следствие накопленных в них мутаций. Различная эпигенетическая регуляция лишь нарушает нейтрализацию таких мутаций, время от времени вводя их в сферу отбора. Такая концепция согласуется также с ранее высказанной идеей об эволюционной роли фенотипической супрессии, вызванной прионизацией (Инге-Вечтомов, 1998, 2000).)

Внешние и внутренние факторы эволюции: интерференция эволюции генных сетей и экосистем

Как возникают и усложняются регуляторные системы в эволюции? Рассмотрим простейший контур с отрицательной обратной связью (ООС), регулирующий концентрацию белка. Любое отклонение концентрации белка от нормы отслеживается регуляторным звеном ООС, компенсирующим его путем изменения скорости биосинтеза белка (эффекторное звено ООС). Причем контуру безразлична природа факторов, приводящих

к отклонениям от нормы. Следовательно, ООС минимизирует фенотипическое проявление мутаций, «обнейт-ралирует» их, выводя из-под действия отбора. Теоретически показано, что чем сильнее ООС, тем сильнее эффект обнейтраливания и тем меньше величина фенотипической изменчивости в популяции. Стабилизирующий отбор благоприятствует в популяции таксонам с ООС (рис. 15 А), преимущественно фиксируя ООС высокого уровня иерархии, что ведет к росту иерархии регуляторных систем. При этом на нижних уровнях иерархии накапливаются мутации, эволюционирующие в нейтральном режиме (Колчанов, Шиндялов, 1991).

Фенотипический эффект обнейтраленных мутаций (ОМ) лишь скомпенсирован ООС. Другой класс мутаций со скомпенсированным эффектом — условно нейтральные мутации — двойные мутации, компенсирующие фенотипический эффект друг друга¹⁸ (Алешин, Петров, 2003).

18 Генотипическая супрессия у микроорганизмов, скоординированные замены в белках и рРНК, молекулярный драйв.

Одновременное появление таких мутаций маловероятно, но появление одной вредящей мутации повышает вероятность фиксации компенсирующей ее мутации (Афонников, Колчанов, 2001; Afonnikov et al., 2001).

(Кстати, отмеченная выше комплексность центральных регуляторов должна способствовать накоплению в них условно-нейтральных мутаций.)

В отличие от условно нейтральных мутаций, ОМ не являются двойными, их фенотипическая нейтральность не зависит от конкретных молекулярных механизмов, и они не влияют на вероятность фиксации мутаций, увеличивающих мощность обнейтраливающего их контура ООС.

Превышение пределов их мощностей выводит часть ОМ под отбор. Это может быть следствием изменения внешней среды или/и груза мутаций в регуляторном контуре. Пусть пучок таксонов, претерпевших долгий стабилизирующий отбор в разных экологических нишах, имеет регуляторные контуры с ООС, унаследованный от общего предка. За равное время эволюции он накопит в обоих таксонах примерно равный груз ОМ. Пока мощность контура велика, ОМ не проявляются, а таксоны эволюционно стабильны. При приближении груза к «точке насыщения» пучок таксонов выходит из стазиса: ОМ должны начать проявляться при слабых колебаниях среды. Если в разных нишах эти колебания различны, будет различна и эволюционная судьба таксонов. В худшем случае, все вымрут одновременно²⁰ — произойдет «катастрофа».

(20 Возможен и «цепной» сценарий: первым эволюционную стабильность теряет вид, с регуляторным контуром, наиболее насыщенным грузом ОМ. Его гибель, или выход из стазиса ухудшает условия для других видов, регуляторные контуры которых тоже не выдерживают, и т.д.)

Значит, долгий стабилизирующий отбор в экосистемах с низким таксономическим разнообразием может вести к кризису и вымиранию близкородственных таксонов-доминантов. Казалось, «живые ископаемые» этому сценарию противоречат: их существование объясняют стабильностью среды, а значит — долгим стабилизирующим отбором. Это не совсем так. Часть «живых ископаемых» населяет станции с циклическими изменениями, где вектор отбора быстро меняется, не допуская специализации. Так, север Европы, с его частыми сменами ледниковой и межледниковой, населяют виды с наиболее генерализованной морфологией²¹ (Dynesius, Jansson, 2000).

(21 Напротив, темпы молекулярной и биохимической эволюции «живых ископаемых» сравнимы с таковыми у форм с эволюционно молодой морфологией (Антонов, 2000), что согласуется с помехоустойчивостью ГС морфогенеза (Репа, 2001), показывая, что возможна эволюция под действием движущего отбора при сохранении генерализованной морфологии.)

При дизруптивном или движущем отборе ситуация противоположна: преимущество получают таксоны без ООС (Колчанов, Шиндялов, 1991) (рис.15 Б). При этом таксоны, утерявшие ООС, будут взрывообразно демонстрировать спектр накопленных ОМ -

произойдет гиперманифестация изменчивости и может появиться когорта молодых таксонов (Колчанов, 2003). Конечно, не все эти мутации будут адаптивны в новых условиях, поэтому за взрывом изменчивости должно наблюдаться вымирание вновь образованных таксонов, интенсивность которого падает со временем. Таксоны, пережившие вымирание, вступают в стазис. Именно такую картину и удалось наблюдать палеонтологам для когорт таксонов морских организмов фанерозоя (Марков, 2000).

Таким образом, стабилизирующий и движущий/дизруптивный отборы противоположным образом влияют на регуляторные системы организмов, что приводит к так называемым эволюционным качелям. Поочередно при стабилизирующем отборе происходит возникновение и усиление ООС, а при движущем отборе — ослабление или разрушение некоторых ООС (Колчанов, 2003). Спектр мутаций, среди которых есть вредные, нейтральные, инадаптивные и адаптивные, должен фиксироваться в геномах таксонов в период стазиса в нейтральном режиме. В процессе захвата новой экологической ниши (или изменения старой) происходит слом контура ООС и гиперманифестация изменчивости, после чего таксоны с вредными мутациями быстро вымирают, следом за ними в ходе отбора постепенно вымирают или вытесняются в другие экологические ниши таксоны с инадаптивными мутациями. Если это действительно так, то фиксация практически всего спектра адаптивных для новой ниши мутаций должна проходить за короткое время и именно в периоды заселения (формирования) новых экологических ниш, что подтверждают эксперименты Элены и Ленски (Elena, Lenski, 1997, 2003).

Регуляторные контуры с ООС широко распространены в природе. Они выявляются на всех уровнях организации живого — от молекулярно-генетического до экосистемно-го. Следовательно, феномен эволюционных качелей должен наблюдаться и на экосистемном уровне. Смена стадий когерентной и некогерентной²² эволюции (Красилов, 1986), проходящая через вымирание доминирующих видов экосистемы (аналог слома регуляторного контура высшего иерархического уровня), вследствие чего свой эволюционный потенциал проявляют таксоны-субдоминанты (аналог обнейтральных мутаций), по-видимому, является аналогом эволюционных качелей в экосистемах.

(22 Когерентная эволюция происходит под контролем складывающейся устойчивой структуры экологического сообщества, в условиях острой конкуренции. Некогерентная эволюция, наоборот, идет в условиях распадающейся экологической системы и ослабленной конкуренции (Красилов, 1986).)

Пусть ГС в ходе эволюции может перестраиваться лишь с определенной скоростью (скорость эволюционного ответа — СЭО), задаваемой ее структурой, природой ЦР (моно-или мультимеры) и общими показателями (средняя частота мутирования, скорость смены поколений, плата за отбор). Эволюционные качели будут наблюдаться, если СЭО выше скорости смены стабилизирующего отбора на движущий. Если СЭО отстает, то мутации просто не успевают фиксироваться. Тогда виду выгодно «размыть» норму реакции — есть вероятность, что у части особей случайно будет необходимое в данный момент значение признака. Размыть норму реакции можно, увеличив размах модификационной изменчивости (1), дезинтегрировав большую ГС на несколько мелких (2), введя в ГС положительную обратную связь, усиливающую слабые стохастические возмущения в регуляции онтогенеза (3) или за счет формирования ГС стресс-ответа (4).

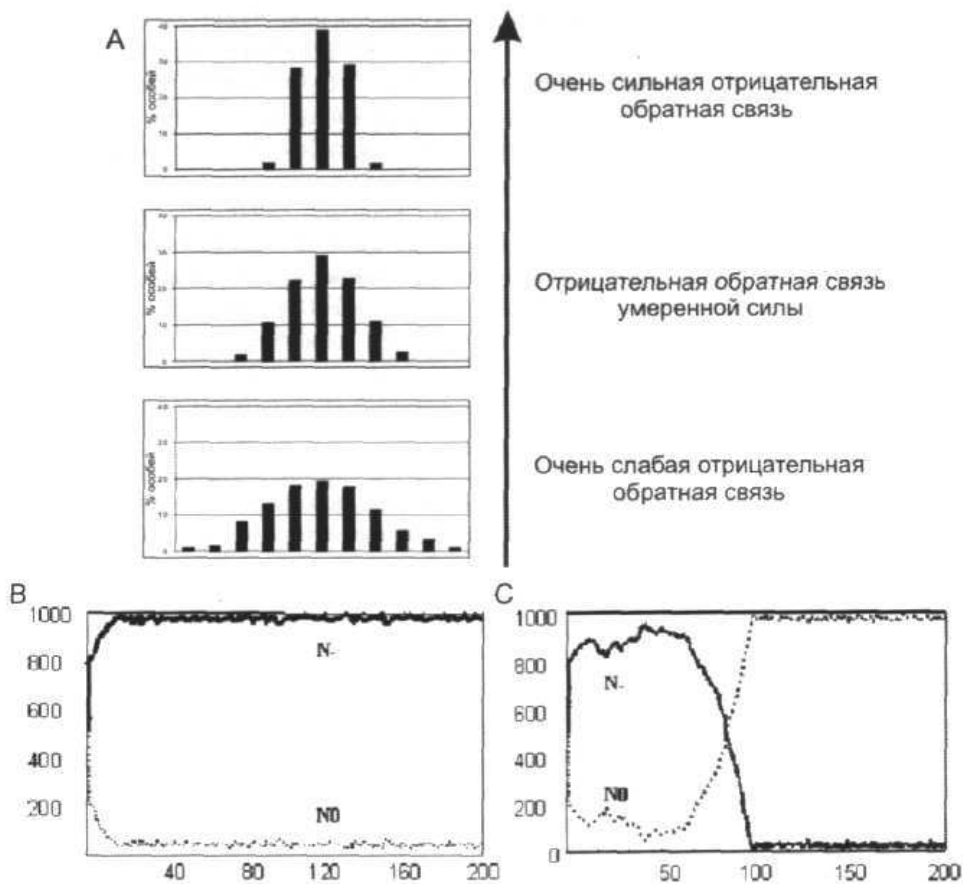


Рис. 15. Роль отрицательных и положительных обратных связей в эволюции (см. текст). А — Качественная картина «обнуления» мутационного спектра под действием отрицательной обратной связи (по оси x — спектр фенотипической изменчивости, по оси y — частота особей определенного фенотипического класса) (Колчанов, 2003). В, С — конкуренция особей с отрицательной обратной связью (N-) и без нее (N0) в ходе эволюции популяции под действием стабилизирующего отбора (В) и под действием движущего отбора (С) (Колчанов, Шиндялов, 1991). По оси x отложено количество эволюционных шагов, по оси y — число особей (численность популяции постоянна — 1000 особей). В начальный момент 50% особей имеют контур с отрицательной обратной связью (N-) и 50% особей не имеют такого контура (N0) (Колчанов, Шиндялов, 1991).

Организация ГС проявляется в фенотипе как скоррелированность признаков, образование корреляционных плеяд, радикалов (Вавилов, 1967). В эволюции корреляционные плеяды начинают формироваться, когда на ранее независимые признаки начинает действовать общий фактор отбора (Берг, 1993а, б). В ходе коэволюции стабилизирующий отбор будет поддерживать смену функциональной связи на генетически закрепленную (Камшилов, 1939; Шмальгаузен, 1968), то есть формировать ГС. По мере повышения стабильности этой ГС в ходе стабилизирующего отбора она может начать за счет случайных транслокаций сайтов ТФ «перетягивать» гены из других, менее стабильных ГС. Если при этом протекание онтогенеза станет более независимым от влияний внешней среды, то стабилизирующий отбор поддержит этот процесс, начнется автономизация плеяды признаков от внешней среды (Шмальгаузен, 1968). Теперь при изменении среды вид уже не сможет быстро поменять свой онтогенез — СЭО замедлится, и вид либо вымрет, не сумев приспособиться, либо найдет *адаптивный компромисс* (Расницын, 1987, 2002) между требованием среды и морфологией плеяды, либо сформирует собственный вектор эволюции, заданный морфологией плеяды²³,

(23 Палеонтология знает примеры поразительно устойчивых тенденций появления в фенотипе таксонов конкретных морфологических плеяд, несмотря на изменения среды (Розанов, 1973).)

запустив филоценогенетические процессы образования собственной экосистемы (Жерихин, 1997). Впоследствии уже экосистемные связи будут обеспечивать стабильность среды (*биоценотическая среда*; Разумовский, 1981), позволяя виду существовать в условиях, адаптированных к плеядам его фенотипа. Таким образом, в ходе эволюции биогеоценозов может наблюдаться своеобразная эстафета векторов стабилизирующего отбора: первоначально сложившись на уровне экосистемы как устойчивое сочетание факторов среды, стабилизирующий отбор формирует плеяду-ГС, которая, в свою очередь, начинает выступать как фактор стабилизирующего отбора.

Выражаем благодарность сотрудникам лабораторий теоретической генетики и молекулярной эволюции ИЦиГ СО РАН, а также особую признательность Н.А. Омельянчук, К.В. Гунбину и А.В. Харкевичу за помощь в подготовке статьи.

Работа поддержана грантами: РФФИ 03-04-48506-а, РФФИ 03-01-00328, интеграционными проектами СО РАН № 119, СО РАН № 142, СО РАН № 145, СО РАН № 148, проектом «Описание и анализ биоразнообразия динамики экосистем Сибири с использованием информационных технологий», программы РАН по биоразнообразию (12.4), проектом «Компьютерное моделирование и экспериментальное конструирование генных сетей», программой РАН по физико-химической биологии (10.4) и проектом «Происхождение и эволюция биосферы» программы Президиума РАН.

Литература

Алешин В.В., Петров Н.Б. 2003. Условно нейтральные признаки // *Природа*. № 12. С. 25-34. Ананько Е.А., Игнатъева Е.В., Колпаков Ф.А. и др. 2000. Молекулярные механизмы регуляции экспрессии генов эукариот // *Современные концепции эволюционной генетики* / Шумный В.К., Маркель А.Л. (ред.). Новосибирск: ИЦиГ СО РАН. С. 224-242.

Антонов А.С. 2000. Растения и животные — «живые ископаемые» // *Природа*. № 10. С. 73-78.

Афонников Д.А., Колчанов Н.А. 2001. Консервативные особенности ДНК-связывающих доменов класса «гомеодомен», обусловленные коадаптивными заменами аминокислотных остатков // *Докл. РАН*. Т. 380. № 5. С. 691-695.

Балакирев Е.С., Айяла Ф.Дж. 2004. Псевдогены: консервация структуры, экспрессия и функции // *Журн. общ. биол.* Т. 65. № 4. С. 306-321.

Берг Р. Л. 1993а. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // *Генетика и эволюция*. Избр. труды. Новосибирск: Наука. С. 137-178.

Берг Р.Л. 1993б. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // *Генетика и эволюция*. Избранные труды. Новосибирск: Наука. С. 123-137.

Бердников В.А. 1990. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск: Наука. 253 с.

Вавилов Н.И. 1967. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // *Избранные произведения в двух томах*. Т. 1. Л.: Наука. С. 7-61.

Бельков В.В. 2002. Новые представления о молекулярных механизмах эволюции: стресс повышает генетическое разнообразие // *Мол. биология*. Т. 36. №2. С. 277-285.

Гунбин К.В., Колчанов Н.А. в печати. Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция: Нн-каскад сигналов.

Грант В. 1991. Эволюционный процесс. М.: Мир. 488 с.

Жерихин В.В. 1997. Основные закономерности филоценогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя) // *Докт. диссерт. в форме научного доклада* / <http://macroevolution.narod.ru>

Заварзин Г.А. 2003. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.

Инге-Вечтомов С.Г. 2000. Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // *Вестн. РАН*. Т. 70. № 4. С. 299-306.

- Инге-Вечтомов С.Г. 1998. Общая биология и частная генетика прионов // Вестник ВОГиС Т. 2. № 4. http://www.bionet.nsc.ru/vogis/vestnik.php?f=1998&p=4_2
- Камшилов М.М. 1939. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий // Докл. АН СССР. Т. 23. № 4. С. 361-364.
- Колмогоров А.Н. 1965. Три подхода к определению понятия количества информации // Проблемы передачи информации. Т. 1. № 1. С. 3-11.
- Колчанов Н.А. 2003. Эволюция регуляторных генетических систем // Теоретический семинар геологов и биологов «Происхождение и эволюция живых систем», Горный Алтай, стационар «Денисова пещера», на сайте: Происхождение и эволюция живых систем, <http://www.bionet.nsc.ru/live>
- Колчанов Н.А., Ананько Е.А., Колпаков Ф.А. и др. 2000. Генные сети // Мол. биология. Т. 34. № 4. С. 533-544.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В., Шумный В.К. 2003. Молекулярная эволюция генетических систем // Палеонтол. журн. № 6. С. 58-71.
- Колчанов Н.А., Шиндялов И.Н. 1991. Теоретическое исследование эволюции регуляторных контуров при различных типах отбора // Проблемы генетики и теории эволюции / Шумный В.К., Колчанов Н.А., Рувинский А.О. (ред.). Новосибирск: Наука. С. 268-279.
- Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 138с.
- Лихошвай В.А., Матушкин Ю.Г., Фадеев С.И. 2001. О связи графа генной сети с качественными режимами ее функционирования // Мол. биология. Т. 35. № 6. С. 1080-1087.
- Малаховская Я.Е., Иванцов А.Ю. 2003. Вендские жители Земли. Архангельск: ПИН РАН. 48. с.
- Марков А.В. 2000. Возвращение Черной Королевы, или закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции // Журн. общ. биол. Т. 61. № 4. С. 357-369.
- Марков А.В. 2001. Новый подход к моделированию динамики разнообразия фанерозойской морской биоты // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 6. С. 460-471.
- Марков А.В., Куликов А.М. 2005. Происхождение эвкариот: выводы из анализа белковых гомологий в трех надцарствах живой природы // Происхождение и эволюция биосферы. Новосибирск: ИК РАН. С. 86.
- Михайлова И.А., Бондаренко О.Б., Обручева О.П. 1989. Общая палеонтология. М.: Изд-во МГУ. 384с.
- Оно С. 1973. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир. 227 с.
- Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биогеоценозов. М.: Наука. 231 с.
- Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука. С. 46-64.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русск. энтомол. о-ва. Спб. Т. 73. С. 1-108. <http://macroevolution.narod.ru>
- Ратнер В.А. Жарких А.А., Колчанов Н.А. и др. 1985. Проблемы теории молекулярной эволюции. Новосибирск: Наука. 260 с.
- Родин С.Н., Пахомчук Д.В., Риггс А.Д. 2005. Эпигенетические изменения и репозиционирование определяют эволюционную судьбу дублированных генов // Биохимия. Т. 70. № 5. С. 680-689.
- Рожнов С.В. 2005. Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов иглокожих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научн. изд. КМК. С. 156-170.
- Розанов А.Ю. 1973. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука. 164 с.
- Северцов А.Н. 1949. Собрание сочинений. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР. С. 453-537.

- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит. 369 с.
- Соколов Б. С., Федонкин М. А. 1988. Ранние этапы развития жизни на земле. Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 118-141.
- Соловьев В.В., Колчанов Н.А. 1985. Экзон-интронная структура генов эукариот может быть обусловлена нуклеосомной организацией хроматина и связанными с ней особенностями регуляции экспрессии генов // Докл. АН СССР. Т. 284. № 1. С. 232-237.
- Спирин С.В. 1986. Структура рибосомы и синтез белка. М.: Высш. школа. 303 с.
- Стегний В.Н. 1991. Системная реорганизация генома при видообразовании // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. С. 242-252.
- Суслов В.В., Колчанов Н.А., Сергеев М.Г., в печати. Молекулярно-генетические механизмы процессов формирования биоразнообразия // Биологическое разнообразие и динамика экосистем: информационные технологии и моделирование / Н.А. Колчанов, Ю.И. Шокин (ред.). Новосибирск: Наука.
- Татаринов Л.П. 1987. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 251 с.
- Тахтаджян А.Л. 1961. Происхождение покрытосеменных растений. М.: Высшая школа. 133 с.
- Трифонов Э.Н. 1997. Генетическое содержание последовательностей ДНК определяется суперпозицией многих кодов // Мол. биология. Т. 31. № 4. С. 759-767.
- Фогель Ф., Мотульски А. 1990. Генетика человека. М.: Мир. 366 с.
- Чуриков Н.А. 2005. Молекулярные механизмы эпигенетики // Биохимия. Т. 70. № 4. С. 493-513.
- Шестаков С.В. 2003а. О ранних этапах биологической эволюции с позиции геномики // Палеонтол. журн. № 6. С. 50-57.
- Шестаков С.В. 2003б. Роль горизонтального переноса генов в эволюции // Доклад, прочитанный на теоретическом семинаре геологов и биологов «Происхождение живых систем». 15-20 августа 2006 г., Горный Алтай, стационар «Денисова пещера», <http://www.bionet.nsc.ru/live/liveprint.php?f=doclad&p=shestakov>
- Abzhanov A., Kaufman T.C. 1999. Novel regulation of the homeotic gene *Scr* associated with a crustacean leg-to-maxilliped appendage transformation // Development. Vol. 126. No. 6. P. 1121-1128.
- Afonnikov D.A., Oshchepkov D.Yu., Kolchanov N.A. 2001. Detection of conserved physico-chemical characteristics of proteins by analyzing clusters of positions with coordinated substitutions // Bioinformatics. Vol. 17. No. 11. P. 1035-1046.
- Agalioti T., Chen G., Thanos D. 2002. Deciphering the transcriptional histone acetylation code for a human gene // Cell. Vol. 111. No. 3. P. 381-392.
- Akam M. 1998. *Hox* genes, homeosis and the evolution of segment identity: no need for hopeless monsters // Int. J. Dev. Biol. Vol. 42. No. 3. P. 445-451.
- Ameisen J.C. 2002. On the origin, evolution, and nature of programmed cell death: a timeline of four billion years // Cell Death and Differentiation. Vol. 9. No. 4. P. 367-393.
- Arnaud P., Monk D., Hitchens M. et al. 2003. Conserved methylation imprints in the human and mouse *GRB10* genes with divergent allelic expression suggests differential reading of the same mark // Hum. Mol. Genet. Vol. 12. No. 9. P. 1005-1019.
- Averof M., Patel N.H. 1997. Crustacean appendage evolution associated with changes in *Hox* gene expression // Nature. Vol. 388. No. 6643. P. 682-686.
- Bab I., Smith E., Gavish H. et al. 1999. Biosynthesis of osteogenic growth peptide via alternative translational initiation at AUG85 of histone H4 mRNA // J. Biol. Chem. Vol. 274. No. 20. P. 14474-14481.
- Balavoine G., de Rosa R., Adoutte A. 2002. *Hox* clusters and bilaterian phylogeny // Mol. Phylogenet. Evol. Vol. 24. No. 3. P. 366-373.
- Baranov P.V., Gesteland R.F., Atkins J.F. 2002. Receding: translational bifurcations in gene expression // Gene. Vol. 286. No. 1. P. 187-201.
- Bartel D.P. 2004. MicroRNAs: genomics, biogenesis, mechanism, and function // Cell. Vol. 116. No. 2. P. 281-297.

- Bastow R., Mylne J.S., Lister C. et al. 2004. Vernalization requires epigenetic silencing of FLC by histone methylation // *Nature*. Vol. 427. No. 6970. P. 164-167.
- Baum D.A., Doebley J., Irish V.F., Kramer E.M. 2002. Response: Missing links: the genetic architecture of flower and floral diversification // *Trends Plant Sci.* Vol. 7. No. 1. P. 31-34.
- Biehls B., Sturtevant M. A., Bier E. 1998. Boundaries in the *Drosophila* wing imaginal disc organize vein-specific genetic programs // *Development*. Vol. 125. No. 21. P. 4245-4257.
- Black D.L. Protein diversity from alternative splicing: a challenge for bioinformatics and post-genome biology // *Cell*. 2000. Vol. 103. No. 3. P. 367-370.
- Bonifer C. 1999. Long-distance chromatin mechanisms controlling tissue-specific gene locus activation // *Gene*. Vol. 238. No. 2. P. 277-289.
- Bowman J., Alvarez J., Weigel D. et al. 1993. Control of flower development in *Arabidopsis thaliana* by APETALA1 and interacting genes // *Development*. Vol. 119. No. 3. P. 721-743.
- Bromham L., Phillips M.J., Penny D. 1999. Growing up with dinosaurs: molecular dates and mammalian radiation // *Trends Ecol Evol*. Vol. 14. No. 3. P. 113-118.
- Brosius J. 1999. Genomes were forged by massive bombardments with retroelements and retrosequences // *Genetica*. Vol. 107. No. 1-3. P. 209-238.
- Bulger M., Groudine M. 1999. Looping versus linking: toward a model for long-distance gene activation // *Genes & Development*. Vol. 13. No. 19. P. 2465-477.
- Carroll S.B. 2001. Chance and necessity; the evolution of morphological complexity and diversity // *Nature*. Vol. 409. No. 6823. P. 1102- 1109.
- Cavalier-Smith T. 2002a. The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 52. No. 1. P. 7-76.
- Cavalier-Smith T. 2002b. The phagotrophic origin of eucaryotes and phylogenetic classification of Protozoa // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 52. No. 2. P. 297-354.
- Clark S.E. Meristems: start your signaling // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2001. Vol. 4. No. 1. P. 28-32.
- Computer Analysis of Genetic Macromolecules: structure, function and evolution 1994. N.A. Kolcha-nov, H. A. Lim, eds. Singapore: World Sci. 556 p.
- Cosma M.P. 2002. Ordered recruitment: gene-specific mechanism of transcription activation // *Molecular Cell*. Vol. 10. No. 2. P. 227-236.
- Cremer T., Cremer C. 2001. Chromosome territories, nuclear architecture and gene regulation in mammalian cells // *Nat. Rev. Genet.* Vol. 2. No. 4. P. 292-301.
- Csordas A. 1989. A proposal for a possible role of nucleosome positioning in the evolutionary adjustment of introns // *Int. J. Biochem.* Vol. 1. No. 5. P. 455-461.
- Davidson E.H., Peterson K.J., Cameron R.A. 1995. Origin of bilaterian body plans: evolution of developmental regulatory mechanisms // *Science*. Vol. 270. No. 5240. P. 1319-1325.
- Davis G.K., Patel N.H. 2002. Short, long, and beyond: molecular and embryological approaches to insect segmentation // *Annu. Rev. Entomol.* Vol. 47. P. 669-699.
- Delaval K., Feil R. 2004. Epigenetic regulation of mammalian genomic imprinting // *Curr. Opin. Genet. Dev.* Vol. 14. No. 2. P. 188-195.
- Denisov D.A., Shpigelman E.S., Trifonov E.N. 1997. Protective nucleosome centering at splice sites as suggested by sequence-directed mapping of the nucleosomes // *Gene*. Vol. 205. No. 1-2. P. 145-149.
- De Souza S.J., Long M., Schoenbach L. et al. 1996. Intron positions correlate with module boundaries in ancient proteins // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 93. No. 25. P. 14632-14636.
- Dynesius M., Jansson R. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 97. No. 16. P. 9115-9120.

- Eigen M. 1971. Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules // *Naturwissenschaften*. Bd. 58. No. 10. S. 65-523.
- Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // *Models in paleobiology* / T.J.M. Schopf (ed.). San Francisco: Freeman Cooper & Co. P. 82-115.
- Elena S.F., Lenski R.E. 2003. Microbial genetics: Evolution experiments with microorganisms: the dynamics and genetic bases of adaptation // *Nat. Rev. Genet.* Vol. 4. No. 6. P. 457—469.
- Elena S.F., Lenski R.E. 1997. Test of synergistic interactions among deleterious mutations in bacteria // *Nature*. Vol. 390. No. 6658. P. 395-398.
- Erwin D.H., Davidson E.H. 2002. The last common bilaterian ancestor // *Development*. Vol. 129. No. 13. P. 3021-3032.
- Fedorova L., Fedorov A. 2003. Introns in gene evolution // *Genetica*. Vol. 118. No. 2. P. 123-131.
- Ferrandiz C., Gu Q., Martienssen R., Yanofsky M. 2000. Redundant regulation of meristem identity and plant architecture by FRUITFULL, APETALA1 and CAULIFLOWER // *Development*. Vol. 127. No. 4. P. 725-734.
- Ferrier D.E., Holland P.W. 2001. Ancient origin of the *Hox* gene cluster // *Nat. Rev. Genet.* Vol. 2. No. 1. P. 33-38.
- Finnegan E., Matzke M. 2003. The small RNA world // *J. Cell. Sci.* Vol. 116. P. 4689-4693.
- Fiol C.J., Mahrenholz A.M., Wang Y. et al. 1987. Formation of protein kinase recognition sites by covalent modification of the substrate. Molecular mechanism for the synergistic action of casein kinase II and glycogen synthase kinase 3 // *J. Biol. Chem.* Vol. 262. No. 29. P. 14042-14048.
- Fletcher J.C., Brand U., Running M.P. et al. 1999. Signaling of cell fate decisions by CLAVATA3 in Arabidopsis shoot meristems // *Science*. Vol. 283. No. 5409. P. 1911-1914.
- Fournier C., Goto Y., Ballestar E. et al. 2002. Allele-specific histone lysine methylation marks regulatory regions at imprinted mouse genes // *EMBO J.* Vol. 21. No. 23. P. 6560-6570.
- Franch T., Gerdes K. 1996. Programmed cell death in bacteria: translational repression by mRNA end-pairing. // *Mol. Microbiol.* Vol. 21. No. 5. P. 1049-1060.
- Galant R., Carroll S.B. 2002. Evolution of a transcriptional repression domain in an insect *Hox* protein // *Nature*. Vol. 415. No. 6874. P. 910-913.
- Galant R., Walsh C.M., Carroll S.B. 2002. *Hox* repression of a target gene: extradenticle-independent, additive action through multiple monomer binding sites // *Development*. Vol. 129. No. 13. P. 3115-3126.
- Gibert J.M. 2002. The evolution of engrailed genes after duplication and speciation events // *Dev Genes Evol.* Vol. 212. No. 7. P. 307-318.
- Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A. 1996. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // *Dev. Biol.* Vol. 173. No. 2. P. 357-372.
- Gilbert W., De Souza S.J., Long M. 1997. Origin of genes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 94. No. 15. P. 7698-7703.
- Giot L., Bader J.S., Brouwer C. et al. 2003. A protein interaction map of *Drosophila melanogaster* // *Science*. Vol. 302. No. 5651. P. 1727-1736.
- Gopalan V, Tan T.W., Lee B.T.K., Ranganathan S. 2004. Xpro: database of eukaryotic protein-encoding genes // *Nucleic Acids Res.* Vol. 32. Database issue. P. D59-D63.
- Graveley B.R. 2001. Alternative splicing: increasing diversity in the proteomic world // *Trends Genet.* Vol. 17. No. 2. P. 100-106.
- Grenier J.K., Garber T.L., Warren R. et al. 1997. Evolution of the entire arthropod *Hox* gene set predated the origin and radiation of the onychophoran/arthropod clade // *Curr. Biol.* Vol. 7. No. 8. P. 547-553.
- Griffiths-Jones S. 2004. The microRNA Registry // *Nucleic Acids Res.* Vol. 32. Database issue. P. D109-D111.

- Hassan A.H., Prochasson P., Neely K.E. et al. 2002. Function and selectivity of bromodomains in anchoring chromatin-modifying complexes to promoter nucleosomes // *Cell*. V 111. No. 3. P. 369-379.
- Hermoso A., Aguilar D., Aviles F.X., Querol E. 2004. TrSDB: a proteome database of transcription factors // *Nucleic Acids Res.* Vol. 32. Database issue. P. D171-D173.
- Hobert O. 2004. Common logic of transcription factor and microRNA action // *Trends Biochem. Sci.* Vol. 29. No. 9. P. 462-468.
- Hombria J.C.-G., Lovegrove B. 2003. Beyond homeosis - *Hox* function in morphogenesis and organogenesis // *Differentiation*. Vol. 71. No. 8. P. 461-476.
- Irish V.F., Sussex I.M. 1990. Function of the *apetala-1* gene during *Arabidopsis* floral development // *Plant Cell*. Vol. 2. No. 8. P. 741-753.
- Ivamsenko V.A., Pintus S.S., Grigorovich D.A., Kolchanov N.A. 2005. PDBSite: a database of the 3D structure of protein functional sites. // *Nucleic Acids Res.* Vol. 33. Database issue. P. D183-D187.
- Jaenisch R., Hochedlinger K., Eggan K. Vol. 265. Nuclear cloning, epigenetic reprogramming and cellular differentiation // *Novartis Found Symp.* 2005. P. 107-128.
- Jeffery J.E., Bininda-Emonds O.R.P., Coates M.I., Richardson M.K. 2002. Analysing evolutionary patterns in amniote embryonic development. // *Evol. Dev.* Vol. 4. No. 4. P. 292-302.
- Jong W.W. de. 1998. Molecules remodel the mammalian tree // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 13. No. 7. P. 270-275.
- Kanygin A.V. 2001. The Ordovician explosive divergence of the earth's organic realm: causes and effects of the biosphere evolution // *Russian Geology and Geophysics* Vol. 42. No. 4. P. 599-633.
- KEGG: Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes <http://www.genome.ad.jp/kegg/>
- Kempin S.A., Savidge B., Yanofsky M.F. 1995. Molecular basis of the cauliflower phenotype in *Arabidopsis* // *Science*. Vol. 267. No. 5197. P. 522-555.
- Kenrick P., Crane P. R. 1997. The origin and early diversification of land plants: A cladistic study. Washington: Smith. Instit. Press. 592 p.
- Knezetic J.A., Felsenfeld G. 1993. Mechanism of developmental regulation of alpha pi, the chicken embryonic alpha-globin gene // *Mol. Cell. Biol.* Vol. 13. No. 8. P. 4632-4639.
- Knoll A.H., Carroll S.B. 1999. Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology // *Science*. Vol. 284. No. 5423. P. 2129-2137.
- Köhler C., Grossniklaus U. 2002. Epigenetics: the flowers that come in from the cold // *Curr. Biol.* Vol. 12. No. 4. P. R129-R131.
- Kolchanov N. A., Ananko E.A., Likhoshvai V. et al. 2002a. Gene networks description and modelling in the GeneNet system // *Gene regulation and metabolism: post-genomic computational approaches*. J. Collado-Vides, R. Hofstadt. Cambridge, eds.: MIT Press. P. 149-179.
- Kolchanov N.A., Ignatieva E.V., Ananko E. A. et al. 2002b. Transcription regulatory regions database (TRRD): its status in 2002 // *Nucl. Acids Res.* Vol. 30. No. 1. P. 312-317.
- Kolchanov N. A., Nedosekina E.A., Ananko E.A. et al. 2002 c. GeneNet database: description and modeling of gene networks // *In Silico Biol.* Vol. 2. No. 2. P. 97-110.
- Kornberg R.D., Lorch Y. Twenty-five years of the nucleosome, fundamental particle of the eukaryote chromosome // *Cell*. 1999. Vol. 98. No. 3. P. 285-294.
- Lall S., Patel N.H. 2001. Conservation and divergence in molecular mechanisms of axis formation // *Annu. Rev. Genet.* Vol. 35. P. 407-437.
- Lee K.Z., Eizinger A., Nandakumar R. et al. 2003. Limited microsynteny between the genomes of *Pristionchus pacificus* and *Caenorhabditis elegans* // *Nucleic Acids Res.* Vol. 31. No. 10. P. 2553-2560.
- Lempel A., Ziv J. 1976. On the complexity of finite sequences // *IEEE Trans, on Inf. Th.* Vol. IT-22. No. 1. P. 75-81.

- Levin B.R., Bergstrom C.T. 2000. Bacteria are different: Observations, interpretations, speculations, and opinions about the mechanisms of adaptive evolution in prokaryotes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 97. No. 13. P. 6981-6985.
- Levitsky V.G., Podkolodnaya O.A., Kolchanov N.A., Podkolodny N.L. 2001. Nucleosome formation potential of eukaryotic DNA: tools for calculation and promoters analysis // *Bioinformatics*. Vol. 17. No. 11. P. 998-1010.
- Li Q., Peterson K. R., Fang X., Stamatoyannopoulos G. 2002. Locus control regions // *Blood*. Vol. 100. No. 9. P.3077-3086.
- Li Y.C., Korol A.B., Fahima T. et al. 2002. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. // *Molecular Ecology*. Vol. 11. No. 12. P. 2453-2465.
- Lim L.P., Lau N.C., Garrett-Engle P. et al. 2005. Microarray analysis shows that some microRNAs downregulate large numbers of target mRNAs // *Nature*. Vol. 433. No. 7027. P. 769-773.
- Lolle S.J., Victor J.L., Young J.M., Pruitt R.E. 2005. Genome-wide non-mendelian inheritance of extragenomic information in *Arabidopsis* // *Nature*. Vol. 434. No. 7032. P. 505-509.
- Long M., Deutsch M., Wang W. et al. 2003. Origin of new genes: evidence from experimental and computational analyses // *Genetica*. Vol. 118. No. 2-3. P. 171-182.
- Lowman A.C., Purugganan M.D. 1999. Duplication of the Brassica oleracea APETA-LA 1 floral homeotic gene and the evolution of domesticated cauliflower // *J. Hered.* Vol. 90. No. 5. P. 514—520.
- Lum L., Beachy P.A. 2004. The Hedgehog response network: sensors, switches, and routers // *Science* Vol. 304. No. 5678. P. 1755-1759.
- Lynch M., Conery J.S. 2003. The origins of genome complexity// *Science*. Vol. 302. No. 5649. P 1401-1404.
- Mahmoudi T., Verrijzer C.P. 2001 . Chromatin silencing and activation by Polycomb and trithorax group proteins // *Oncogene*. Vol. 20. No. 24. P. 3055-3066.
- Mattick J.S., Gagen M.J. 2001. The evolution of controlled multitasked gene networks: the role of in-trons and other noncoding RNAs in the development of complex organisms // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 18. No. 9. P. 1611-1630.
- McCarrey J.R., Riggs A.D. 1986. Determinator-inhibitor pairs as a mechanism for threshold setting in development: a possible function for pseudogenes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 83. No. 3. P. 679-83.
- McShea D. W. 2001 . The minor transitions in hierarchical evolution and the question of a directional bias // *J. Evol. Biology*. Vol. 14. No. 3. P. 502-518.
- Morris S.C. 2000.The Cambrian «explosion»: Slow-fuse or megatonnage // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 97. No. 9. P. 4426-4429.
- Nakamura Y, Koyama K., Matsushima M. 1998. VNTR (variable number of tandem repeat) sequences as transcriptional, translational, or functional regulators // *J. Human Genetics*. Vol. 43. No. 3. P. 149-152.
- Namy O., Rousset J.P., Naphine S., Brierley I. Reprogrammed genetic decoding in cellular gene expression // *Mol. Cell*. 2004. Vol. 13. No. 2. P. 157-168.
- Narlikar G.J., Fan H.-Y, Kingston R.E. 2002. Cooperation between complexes that regulate chromatin structure and transcription // *Cell*. Vol. 108. No. 4. P.475-487.
- Noormohammadi A.H., Markham P.P., Kanci A. et al. 2000. A novel mechanism for control of antigenic variation in the haemagglutinin gene family of mycoplasma synoviae // *Mol. Microbiol.* Vol. 35. No. 4. P. 911-923.
- Omelchenko M.V., Makarova K.S., Wolf Y.I. et al. 2003. Evolution of mosaic operons by horizontal gene transfer and gene displacement in situ // *Genome Biol*. Vol. 4. No. 9.
- Outen C.E., Culotta V.C. 2004. Alternative start sites in the *Saccharomyces cerevisiae* GLR1 gene are responsible for mitochondrial and cytosolic isoforms of glutathione reductase // *J. Biol. Chem*. Vol. 279. No. 9. P. 7785-7791.

- Palatnik J.F., Allen E., Wu X. et al. 2003. Control of leaf morphogenesis by microRNAs // *Nature*. Vol. 425. No. 6955. P. 257-263.
- Pant V, Mariano P., Kanduri C. et al. 2003. The nucleotides responsible for the direct physical contact between the chromatin insulator protein CTCF and the HI 9 imprinting control region manifest parent of origin-specific long-distance insulation and methylation-free domains // *Genes Dev*. Vol. 17. No. 5. P 586-590.
- Pena L., Martin-Trillo M., Juarez J. et al. 2001 . Constitutive expression of *Arabic/apsis* *LEAFY* or *APETALA 1* genes in citrus reduces their generation time // *Nat. Biotechnol*. Vol. 19. No. 3. P. 263-267.
- Peterson K.J., Cameron R.A., Davidson E.H. 2000. Bilaterian origins: significance of new experimental observations // *Dev. Biol*. Vol. 219. No. 1. P. 1-17.
- Peterson K.J., Eernisse D.J. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences // *Evol. Dev*. Vol. 3. No. 3. P. 170-205.
- Ponomarenko IV, Furman D.P., Frolov A.S. et al. 2001. ACTIVITY: a database on DNA/RNA sites activity adapted to apply sequence-activity relationships from one system to another // *Nucleic Acids Res*. Vol. 29. No. 1. P. 284-287.
- Ponomarenko J.V., Ponomarenko M.P., Frolov A.S. et al. 1999. Conformational and physicochemical DNA features specific for transcription factor binding sites // *Bioinformatics*. Vol. 15. No. 7-8. P. 654-668.
- Prince V.E., Pickett F.B. 2002. Splitting pairs: the diverging fates of duplicated genes // *Nature Reviews Genetics*. Vol. 3. No. 11. P. 827-837.
- Prusiner S.B. 1996a. Molecular biology and pathogenesis of prion diseases // *Trends Biochem. Sci*. Vol. 21. No. 12. P. 482-487.
- Prusiner S.B. 1996b. Prion biology and diseases — laughing cannibals, mad cows, and scientific heresy // *Med. Res. Rev*. Vol. 16. No. 5. P. 487-505.
- Raff R.A., Sly B.J. 2000. Modularity and dissociation in the evolution of gene expression territories in development // *Evol Dev* Vol 2 No 2 P 102-113
- Reenan R.A. 2005. Molecular determinants and guided evolution of species-specific RNA editing // *Nature*. V .434. No. 7031. P. 409-413.
- Reinhart B.J., Weinstein E.G., Rhoades M.W. et al. 2002. MicroRNAs in plants // *Genes Dev*. Vol. 16. No. 13. P. 1616-1626.
- Rhoades M.W. Reinhart B.J., Lim L.P. et al. 2002. Prediction of plant microRNA targets // *Cell*. Vol. 110. No. 4. P. 513-520.
- Richardson M.K. 1995. Heterochrony and the phylotypic period. // *Dev. Biol*. Vol. 172. No. 2. P. 412-421.
- Richardson M.K., Hanken J., Gooneratne M.L. et al. 1997. There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development // *Anat. Embryol. (Berl)*. Bd. 196. No. 2. S. 91-106.
- Richardson M.K., Keuck G. 2002. Haeckel's ABC of evolution and development // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc*. Vol. 77. No. 4. P. 495-528.
- Riggs A.D., Xiong Z., Wang L., LeBon J.M. 1998. Methylation dynamics, epigenetic fidelity and X chromosome structure // *Novartis Found Symp*. Vol. 214. P. 214-225.
- Rissanen J. Stochastic complexity and modeling // *The Annals of Statistics*. 1986. Vol. 14. No. 3. P. 1080-1100.
- Rogozin I. B., Makarova K. S., Natale D. A. et al. 2002. Congruent evolution of different classes of non-coding DNA in prokaryotic genomes // *Nucl. Acids Res*. Vol. 30. No. 19. P. 4264-4271.
- Ronshaugen M., McGinnis N., McGinnis W. 2002. Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan // *Nature*. Vol. 415. No. 6874. P. 914-917.
- Rubin G.M., Yandell M.D., Wortman J.R. et al. 2000. Comparative genomics of the eukaryotes // *Science*. Vol. 287. No. 5461. P. 2204-2215.

- Sakharkar M., Passetti F., de Souza J.E. et al. 2002. ExInt: an exon intron database // Nucl. Acids Res. Vol. 30. No. 1.P. 191-194.
- Satchwell S. C., Drew H. R., Travers A.A. 1986. Sequence periodicities in chicken nucleosome core DNA // J. Mol. Biol. Vol. 191. No. 4. P. 659-675.
- Saxonov S., Daizadeh I., Fedorov A., Gilbert W. 2000. EID: the exon-intron database-an exhaustive database of protein-coding intron-containing genes //Nucl. Acids Res. Vol. 28. No. 1. P. 185-190.
- Seaver E.G. 2003. Segmentation: mono- or polyphyletic? // Int. J. Dev. Biol. Vol. 47. No. 7-8. P. 583-595.
- Seitz H., Youngson N., Lin S.P. et al. 2003. Imprinted microRNA genes transcribed antisense to a reciprocally imprinted retrotransposon-like gene // Nat. Genet. Vol. 34. No. 3. P. 261-262.
- Scholz A., Trass M., Beato M. Hormone-dependent recruitment of NF-Y to the uteroglobin gene enhancer associated with chromatin remodeling in rabbit endometrial epithelium // J Biol Chem. 1999. Vol. 274., No. 7. P. 4017-4026.
- Sommer R.J., Eizinger A., Lee K.Z. et al. 1998. The *Pristionchus* HOX gene *Ppa-lin-39* inhibits programmed cell death to specify the vulva equivalence group and is not required during vulval induction // Development. Vol. 125. No. 19. P. 3865-3873.
- Stauber M., Jackie H., Schmidt-Ott U. 1999. The anterior determinant bicoid of *Drosophila* is a derived Hox class 3 gene. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 96. No. 7. P. 3786-3789.
- Stepanenko I.L., Grigor'ev S.A. 2002a. Organization of the gene network of apoptosis. // Proc. III Intern. Conference on bioinformatics of genome regulation and structure (BGRS'2002). Novosibirsk: ICG. Vol. 2. P. 89-91.
- Stepanenko I.L., Kolchanov N.A. 2003. Apoptosis Gene Network: description in the GeneNet and TRRD databases // Ann. N. Y. Acad. Sci. Vol. 1010. P. 16-18.
- Stepanenko I.L., Podkolodnaya O.A., Kolchanov N.A. 2002b. Gene networks: principles of organization and mechanisms of operation and integration // Proc. III Intern. Conference on bioinformatics of genome regulation and structure (BGRS'2002). Novosibirsk: ICG. Vol. 2. P. 111-115.
- Taft R.J., Mattick J.S. 2003. Increasing biological complexity is positively correlated with the relative genome-wide expansion of non-protein-coding DNA sequences // Genome Biology. Vol. 5. No. 1.
- Tamames J. 2001. Evolution of gene order conservation in prokaryotes // Genome Biol. Vol. 2. No. 6.
- Tchurikov N. A., Krasnov A.N., Ponomarenko N.A. et al. Forum domain in *Drosophila melanogaster* cut locus possesses looped domains inside //Nucl. Acids Res. 1998. Vol. 26. No. 13. P. 3221-3227.
- The Arabidopsis genome initiative analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana* 2000. // Nature. Vol. 408. No. 6814. P. 796-815.
- The Gene Ontology Consortium. 2004. The Gene Ontology (GO) database and informatics resource //Nucl. Acids Res. Vol. 32. Database issue. P. D258-D261.
- Theissen G., Becker A., Di Rosa A. et al. 2000. A short history of MADS-box genes in plants // Plant Mol. Biol. Vol. 42. No. 1. P. 115-149.
- Theissen G., Saedler H. 2001. Floral quartets // Nature. Vol. 409. No. 6819. P. 469-471.
- Theissen G., Saedler H. 1995. MADS-box genes in plant ontogeny and phylogeny: Haeckel's «biogenetic law» revisited // Curr. Opin. Genet. Dev. Vol. 5. No. 5. P. 628-639.
- Turnaev I.I., Podkolodnaya O.A. 2002. Gene network on cell cycle control. Proc. III Intern. Conference on Bioinformatics of Genome Regulation and Structure (BGRS'2002). Vol. 3. Novosibirsk: ICG. P. 95-98.
- Wang R.L., Stec A., Hey J. et al. 1999. The limits of selection during maize domestication //Nature. Vol. 398. No. 6724. P. 236-239.

- Watanabe N., Che F.S., Iwano M. et al. 2001. Dual targeting of spinach protoporphyrinogen oxidase II to mitochondria and chloroplasts by alternative use of two in-frame initiation codons // *J. Biol. Chem.* Vol. 276. No. 23. P. 20474-20481.
- Weigel D., Alvarez J., Smyth D.R. et al. 1992. E.M. LEAFY controls floral meristem identity τ *Arabidopsis* // *Cell*. Vol. 69. No. 5. P. 843-859.
- Weigmann K., Klapper R., Strasser T. et al. 2003. FlyMove — a new way to look at development of *Drosophila* // *Trends Genet.* Vol. 19. No. 6. P. 310-311.
- Whiting M.F., Bradler S., Maxwell T. 2003. Loss and recovery of wings in stick insects // *Nature*. Vol. 421. No. 6920. P. 264-267.
- Wolff C., Schroder R., Schulz C. et al. 1998. Regulation of the *Tribolium* homologues of caudal and hunchback in *Drosophila*: evidence for maternal gradient systems in a short germ embryo // *Development*. Vol. 125. No. 18. P. 3645-3654.
- Zhang A., Wassarman K.M., Rosenow C. et al. 2003. Global analysis of small RNA and mRNA targets of Hfq // *Mol. Microbiol.* Vol. 50. No. 4. P. 1111-1124.
- Zhang J. 2003. Evolution by gene duplication: an update // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 18. No. 6. P. 292-298.
- Zhang P., Chopra S., Peterson T.A. 2000. segmental gene duplication generated differentially expressed myb-homologous genes in maize // *Plant Cell*. Vol. 12. No. 12. P.2311-2322.
- Zuckerandl E. 2002. Why so many noncoding nucleotides? The eukaryote genome as an epigenetic machine // *Genetica*. Vol. 115. No. 1. P. 105-129.

УДК 579.2

Алкалофильное микробное сообщество как аналог наземной биоты протерозоя

Г.А. Заварзин

Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, Москва

E-mail: zavarzin@inmi.host.ru

Углекислотное выветривание представляет определяющий химический процесс для изменения состава атмосферы за счет удаления углекислоты в результате субаэральной реакции с силикатными породами. Продуктами выветривания являются бикарбонатные воды. Реакция образования преимущественно бикарбонатных вод характерна для наземных мест обитания. В бессточных областях после осаждения карбонатов кальция происходит образование содовых озер. Это местообитание есть экстремальный результат субаэрального углекислотного выветривания в наземных условиях. Оно может быть противопоставлено морской среде обитания. В содовых озерах развивается алкалофильное микробное сообщество. Оно подчиняется общим правилам формирования трофических связей в автономном микробном сообществе за счет кооперативного взаимодействия функционально взаимодополняющих микроорганизмов. Открытые в последние годы алкалофильные микроорганизмы позволяют поставить вопрос о возможной альтернативе тезису «жизнь вышла из моря» тезис «жизнь вышла из озера». Экстремальные условия позволяют сохраниться микробным сообществам, возможно аналогичным первым наземным сообществам. В статье приводятся результаты исследования различных функциональных групп алкалофильных микроорганизмов, доказывающие, что сообщество полноценно.

Ключевые слова: углекислотное выветривание, содовые водоемы, алкалофильные микроорганизмы.

Углекислотное выветривание

Биосфера развивается в пределах географической оболочки Земли. Взаимодействие между атмосферой, гидросферой, литосферой обусловлено взаимосвязанными процессами выветривания и литогенеза. При выветривании и седиментогенезе происходит геохимическая дифференциация пород. Она протекает по-разному в субаквальных условиях на дне океана, где доминируют гидротермальные процессы взаимодействия магматических пород с массой вод океана, и в субаэральных условиях суши, где определяющим служит взаимодействие горных пород с атмосферой, обусловленное атмосферным гидрологическим циклом.

В результате субаэрального химического выветривания происходит формирование континентальных вод и речного стока в океан как конечный бассейн аккумуляции с последовательными стадиями формирования из изверженных пород коры выветривания,

переходящей в почво-грунты с остаточными продуктами трансформации в виде глин. Активным химическим компонентом атмосферы, определяющим кислотно-щелочные реакции, служит углекислота. Углекислотное выветривание действует на всем протяжении истории Земли, включая ее ранние этапы, как постоянный фактор дифференциации. Ему противостоит геологический рецикл, связанный с погружением осадочных пород, их метаморфизацией, выносом на поверхность, где породы становятся объектом вторичного углекислотного выветривания.

В процессе выветривания углекислота атмосферы расходуется на реакцию с минералами горных пород и ее количество в атмосфере уменьшается. Удаление CO_2 из атмосферы меняет энергетический баланс географической поверхности планеты, обусловленный солнечным светом, вследствие регулирования отраженного поверхностью излучения, уходящего в космос через спектральные окна пропускания. Состояние окон пропускания зависит от концентрации паров воды и содержания углекислоты в первую очередь. Изменение баланса падающего и отраженного планетой света в зависимости от поглощающих отраженное излучение газов называется парниковым эффектом, и в дополнение к астрономическим факторам, таким как светимость Солнца и положение Земли, признается важнейшим внутренним параметром системы, определяющим в первую очередь температуру атмосферы и глобальный климат, связанный в свою очередь с циркуляцией атмосферы.

Если для дегазации CO_2 установлены 1) сток в карбонаты и 2) постепенная замена на O_2 при фотосинтезе и конверсии в $\text{C}_{\text{орг}}$, то для других газов решение затруднено. Предполагается, что N_2 был первоначально выделен в атмосферу и увеличение содержания его лишь в слабой степени поддерживалось дегазацией. N_2 содержание которого в атмосфере составляет $3.8 \cdot 10^5 \text{Pg}$ и $14\text{--}57 \cdot 10^6 \text{Pg}$ в изверженных породах, связывается биотой в процессе азотфиксации, доступной многим анаэробам при доступе восстановителя (включая H_2), и цианобактериями. Энергодающая реакция, которая использовала бы N_2 как восстановитель, неизвестна. NH_2 -биомассы при аммонификации переходит в NH_4^+ , который в присутствии O_2 превращается микроорганизмами в нитрат, крупнейший резервуар которого ($20 \cdot 10^3 \text{Pg}$) находится в океане. Нитрат для множества бактериальных реакций служит окислителем, являясь посредником между O_2 атмосферы и восстановителями. Денитрификация мощностью в 6–50 терра грамм-атомов азота/год возвращает N_2 в атмосферу. Принимается, что потенциальная мощность денитрификации превосходит азотфиксацию в большинстве природных условий.

Дегазация в современных условиях оценивается в $4.8 \pm 1.3 \cdot 10^{12}$ Тмоль H_2 /год (Holland, 2002). Это существенный эндогенный источник восстановителя для гидрогенотрофных микроорганизмов, в том числе анаэробных. Важнейшим газом дегазации, особенно в прошлом, признается CO_2 .

Углекислотное выветривание приводит к выносу из выветриваемых пород ряда элементов, оставляя алумосиликатный скелет, компоненты которого стабилизируются в виде глинистых минералов и окислов (Драйвер, 1985). Образующийся бикарбонатный раствор вынесенных катионов при промывном режиме выносятся с речным стоком в океан. Если же сток в океан ограничен, то в бессточных областях происходит накопление растворенных солей за счет речного притока и подземного стока в локальные бассейны аккумуляции. При преобладании испарения над осадками происходит концентрация, и при пересыщении соли выпадают из раствора с образованием эвапоритов и сильно минерализованных вод — вплоть до рассолов. Эвапориты суммируют результаты углекислотного выветривания для области водосбора. Конечным результатом выветривания в бессточных областях служит образование содовых озер и месторождений, представляющих типичный маршрут, заканчивающийся в геологических ловушках. Таким образом, содо-

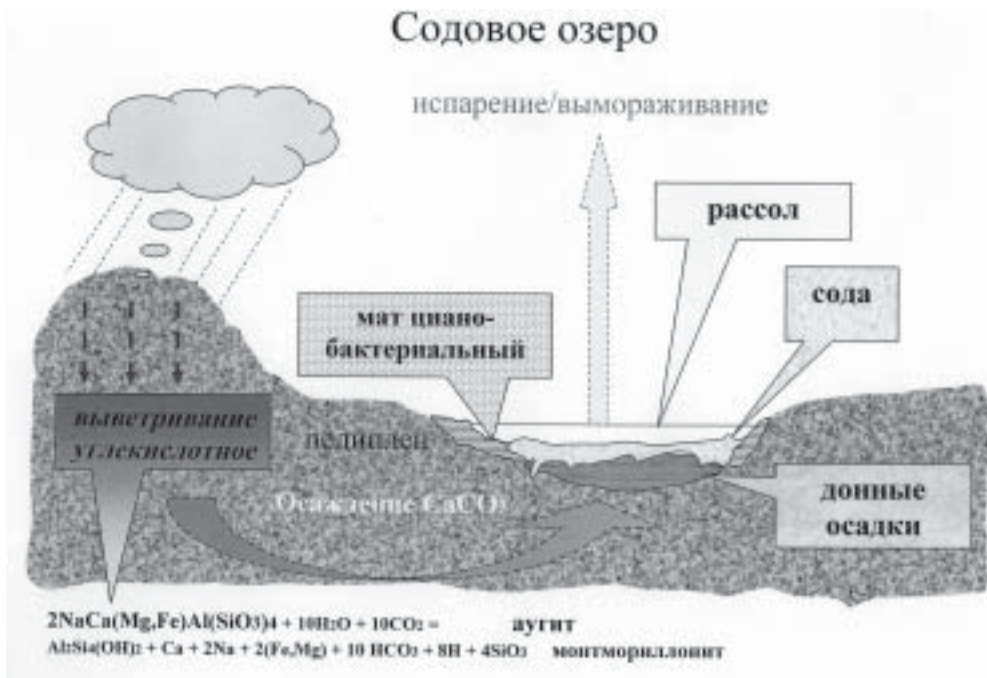


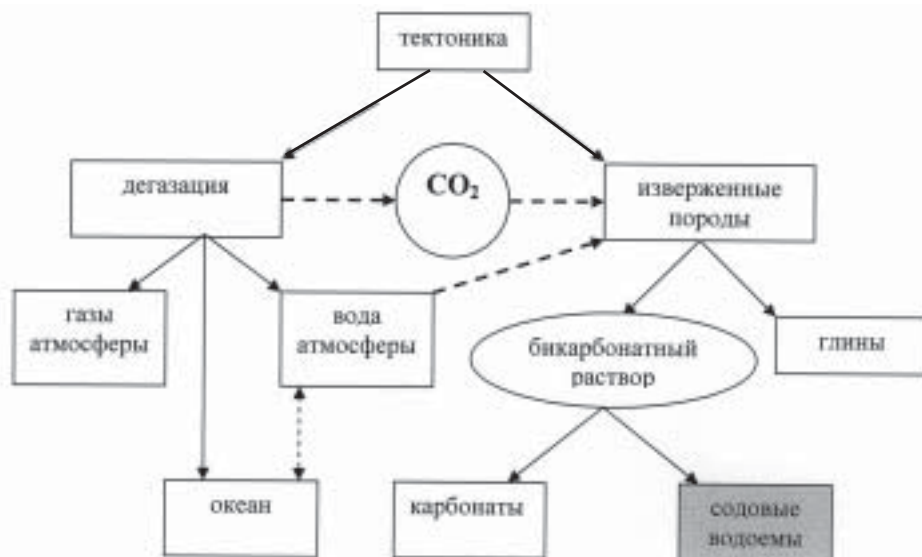
Рис. 1. Образование содовых водоемов в педиплене. Дождевые воды просачиваются через изверженные породы и насыщаются карбонатами. Основная реакция сводится согласно Гаррельс и МакКензи к обменной реакции с аугитом, образованием монтмориллонита как остаточного компонента и формированию содового раствора. При дегазации происходит выпадение карбонатов кальция и магния и в растворе остается натрий. Испарение или вымораживание ведут к насыщению рассола карбонатами и хлоридами натрия и образованием донных осадков эвапоритов. При вымораживании происходит преимущественное обогащение рассола хлоридами из-за пониженной растворимости карбонатов на холоду. В мелководных водоемах происходит обильное развитие микроорганизмов с образованием циано-бактериальных матов на отмелях и евтрофикация водоема из-за обилия биогенов при высокой минерализации. Донные осадки находятся в постоянно анаэробных условиях и в отличие от содовых солончаков не подвергаются высушиванию.

вые озера суммируют в локальной естественной модели процесс континентального углекислотного выветривания в субэаральных условиях под действием атмосферного гидрологического цикла.

Связь интересующих нас геологических процессов представлена на схеме (см. табл. 1). Содовые водоемы образуются преимущественно в области педиплена, где присутствие свежих изверженных пород создает условия для ускоренного выветривания. Можно считать эту географическую закономерность указанием на первичный характер процесса. Содовые месторождения представляют ловушку, обусловленную выходом из цикла и захоронением материала.

Шансы получить достоверные палеонтологические свидетельства развития процессов на субэаральной поверхности древних массивов суши крайне малы, так как это область интенсивной денудации. Свидетельством древних процессов может служить существование псевдоморфозов по нахкоlitу. Наиболее древние карбонаты Барбертона в форме минерала нахколита NaHCO_3 имеют возраст 3,4 млрд. лет, последующие имеют возраст 3,2 млрд. лет, что указывает на раннюю щелочную обстановку на первых известных континентальных блоках Каапвааль и Пилбара. При высокой температуре бикарбонат

Таблица 1. Схема геологических процессов, связанных с образованием содовых водоемов



разлагается с образованием соды. Песчаники Барбертона указывали на интенсивный режим выветривания, удаливший неустойчивые исходные минералы как плагиоклаз, и обусловленный, скорее всего, углекислотным выветриванием. После 3,2 млрд. лет наколит не обнаруживается в зеленокаменных поясах и появляется только много позже (Lowe, Tice, 2004).

Нет недостатка в предположениях, что ранняя обстановка в терригенных условиях была щелочной. Примером развития содовых водоемов служат озера бессточной области Восточной Африки, прежде всего в области Рифта — глубокого корытообразного углубления, протянувшегося в меридиональном направлении от Красного моря до Южной Африки (Gerdler, 1991). Восточная Африка обладает многими чертами древних континентов, так как ее территория сложена в основном кристаллическими интрузивными и вулканическими породами. На основании этого уже давно были сделаны выводы, что «содовые водоемы заведомо существовали с древнейших времен и были тогда, вероятно, развиты гораздо сильнее, чем сейчас, ибо их субстрат — магматические породы — занимали в древности гораздо большие площади на поверхности Земли, чем теперь. Для докембрия, континентальные массивы которого были сложены преимущественно изверженными и вулканическими породами, воды изолированных бассейнов, независимо от того, принадлежали они к внутренним озерам или первичным океанам, были скорее натриевого карбонатно-бикарбонатного, чем натриевого хлоридного, типа» (Баталин и др., 1973, с.115). Масштабы процесса оценены Кемпе и Дегенсом (Kempе et al., 1989), пришедшими к представлению о существовании древнего «содового океана». Слово «океан» вызвало большие сомнения, поскольку у геологов оно прочно ассоциируется с базальтовой океанической корой. Геохимические исследования говорят скорее о «содовой гидросфере». Разумным кажется предположение, что дегазация с высвобождением CO_2 происходила преимущественно в области тонкой океанической коры, а древние кратоны служили своего рода «пробками» для дегазации, за исключением, конечно, областей рифтогенеза. Тогда палеоокеан был относительно обогащен углекислотой, а субаэральные

поверхности суши служили стоком для нее вследствие углекислотного выветривания. Для этой ситуации было предложено название «содовый континент» (Zavarzin, 2003).

Существенным фактом, говорящим в пользу преимущественно бикарбонатного состава вод древнего океана (это слово употребляется здесь в смысле больших взаимосвязанных масс воды), оказывается отсутствие сульфатов в осадках, не связанных с вулканизмом. Эти данные имеются как для Фенноскандинавского щита, демонстрирующего появление сульфатов при переходе к протерозою 2,5 млрд лет назад одновременно с появлением O_2 в атмосфере (Melezhik et al., 2005), так и для древнейших блоков Южной Африки и Северо-Западной Австралии, где на основании исследования полтораэтажа кернов железистых формаций было установлено отсутствие или крайне редкое содержание в них серы. Сульфаты достоверно отсутствуют в предшествующий «железный век», представленный 3-миллиардолетним кратоном Каапваалль (Yamaguchi et al., 2005). Кажется вероятным, что в этот период господствовали либо бактериальная диссимиляторная редукция железа, как об этом можно судить по изотопии железа в диагенетическом пирите сланцев, или/и диффузионное фракционирование изотопов при просачивании железа из глубинных источников (Rouxel et al., 2005). Совместимым с «железным веком» до 1,8 млрд лет оказывается преимущественно бикарбонатный океан. Повышенная концентрация CO_2 в атмосфере отражает высокое содержание бикарбоната в воде. Соответственно возникает возможность миграции закисного железа. Сейчас именно в таких болотных условиях функционирует бактериальный цикл железа, который подавляется сульфатредукцией в присутствии соединений серы. Миграция железа давала возможность формированию железистых кварцитов, появление окисленных форм железа в которых представляло загадку. Возможные пути для образования ключевого соединения цикла железа — ферригидрита — заключаются в окисческом или же анокисческом фотосинтезе. Вторичный магнетит мог образовываться в осадках под действием железо-редуцирующих бактерий (Заварзина, 2004).

Образование больших масс доломитов происходило в период господства циано-бактериальных матов, оставивших неопровержимые следы своего существования в виде строматолитов (Кузнецов, 2003). Доломиты связывали большие массы кальция и магния, поступающие из магматических пород в раствор в результате как субаэрального выветривания, так и вследствие субаквального выщелачивания. Отложение карбонатов связано с дегазацией и выделением CO_2 ; прогрев на мелководье представляется наиболее естественным физическим процессом. Мелководье — область развития фототрофных организмов как первичных продуцентов. Цианобактерии ответственны, по меньшей мере, за текстуру образующихся осадков (Герасименко, в печати), но, более вероятно, участвуют и в процессах минерализации, создавая матрицу слизи, как было показано для озер аридного климата (Arp et al., 2001). Вместе с тем кислородный фотосинтез дает возможность глубокой деструкции органического вещества. Действительно, в синхронном разрезе для Прионежья было показано отсутствие органического вещества в строматолитах раннего протерозоя и накопление его в анокисческих областях седиментации вплоть до образования углеродистых шунгитов (Мележик и др., 1988).

Если области седиментации в возможной степени полно охарактеризованы палеонтологическими и минералогическими свидетельствами, то области мобилизации на континентах остаются менее ясными, хотя именно они служат источником последующих процессов. Ведущим процессом для мобилизации элементов служит углекислотное выветривание силикатов. Выветриванию посвящен большой ряд работ, в которых поиск условий для выветривания связан с кинетическими ограничениями, требующими или высокой температуры (Schwartzman, 1999), или концентрации органического вещества

автотрофами в биопленках (Fossil..., 2003). Масштабы процесса оценены недавно (Савенко, 2004, 2005).

Концентрирование углерода прокариотными автотрофами при достаточном освещении обусловлено лимитацией фосфатом. Рассеянный фосфор из аксессуарных апатитов изверженных пород мобилизуется в виде растворимых фосфатов, причем, фосфор в океан поступал преимущественно из терригенного сноса. Для современного океана такой точки зрения придерживается Г.Н. Батурин (2004). Мобилизация фосфора бактериями представляет хорошо известный процесс, наглядно иллюстрируемый зонами растворения кальциевых фосфатов вокруг бактериальных колоний на чашках Петри. В щелочных водах из-за отсутствия кальция и железа фосфаты могут оставаться в растворе, и это в значительной степени объясняет высокую продуктивность содовых озер. В.Н. Холодов (2002) отмечает, что вся деятельность биосферы в зоне гипергенеза представляется направленной на преобразование аксессуарного апатита в фосфориты и фосфорсодержащие растворы. Самые древние отложения Земли были обеднены фосфором, и только со временем его содержание увеличилось. При этом в докембрийских водоемах не реализуется постоянная геохимическая связь гидроксидов железа с фосфором. В море под действием цианобактериальных бентосных сообществ фосфор связывается в фосфориты, как это убедительно показала бактериальная палеонтология при исследовании осадочных фосфоритов и моделирование процесса в лаборатории (Природа фосфатных зерен..., 1999). Из микробиологической практики обесфосфачивания известно, что связывание фосфора происходит преимущественно в аэробных условиях, в то время как в анаэробных он переходит в раствор (Кортисти и др., 2000). Однако в богатом железом бикарбонатном океане можно было бы ожидать связывания фосфатов реакцией с Fe^{3+} и образованием керченита с соответствующей лимитацией развития фототрофов. Необходимо согласование геохимических процессов в богатом железом бикарбонатном палеоокеане с возможной биопродуктивностью.

Признание значимости субаэрального выветривания требует гораздо большего внимания к процессам в области мобилизации, чем это возможно на основании лишь материалов седиментологии. Возникавшие во внутренних областях континентов содовые водоемы были эфемерными геологическими образованиями, и откладывавшиеся в них эвапориты могли сохраниться лишь в уникальных условиях.

Актуалистическая бактериальная палеонтология

Если в палеонтологии исследователь имеет только формы и сравнительный метод как основной инструмент исследования, то в бактериальной палеонтологии значение формы сводится к минимуму, к факту присутствия возможно бактериальных клеток с очень общими характеристиками и постоянным сомнением о возможности имитации этих форм минеральными структурами. Зато в руках исследователя как указание на вероятную химическую функцию появляются минералы и изотопные данные. В этом отношении бактериальная палеонтология оказывается обладающей функциональной характеристикой своих объектов в химических терминах на основе палеогеохимии.

Для понимания процессов, происходивших в далеком прошлом, необходимо пользоваться сравнительным методом и рассматривать современные процессы аналогичных древним. Точно так же для понимания строения животных прошлого приходится сравнивать их ископаемые остатки с их современными потомками и судить на основании общих вневременных закономерностей. О процессах раннего протерозоя можно получить представление, рассматривая современные процессы в условиях предположительно ана-

логичным процессам прошлого. Актуалистическая бактериальная палеонтология дает возможность судить о прошлом на основании современности. Она не является доказательством протекания процессов в прошлом, но лишь указывает на возможность таких процессов. Доказательством служат образование характерных минералов и псевдоморфозов по ним, сохраняющихся в геологической летописи, изотопные отношения в минералах, химические маркеры в керогене, преимущественно липидной природы. Основным ограничением для применения принципа актуализма к периоду до появления O_2 в древней атмосфере служит состав современной атмосферы, где углекислота заменена на кислород. Главным агентом превращений послужило цианобактериальное сообщество, которому посвящен ряд исследований. Наибольшее внимание было уделено галофильным матам морских побережий, послуживших аналогом предшественников строматолитов, в работах 1970-х гг., начатых исследованиями на Солар-Лейк на Синае (Dupraz a. Visscher, 2005). Трофические взаимоотношения в цианобактериальном мате при идущем дневном фотосинтезе и ночью были наглядно представлены В.Крумбейном и его сотрудниками (Fossil., с. 14–16). Содовые водоёмы до последнего времени в этом отношении не исследовались. Исследования на содовых озерах в Центральной Азии и на Пиринейском полуострове показали, что структура бентосных матов вполне аналогична структуре галофильных (Guertgen et al., 1994; Герасименко и др., 2003; Герасименко, в печати). Предположение о том, что в содовых озерах, возможно, сохранились аналоги наземной микробиоты далекого прошлого (Заварзин, 1993), вызвало ряд работ в Институте микробиологии, сейчас обобщенных в специальном выпуске (Алкалофильное сообщество. Труды Ин-та микробиол., вып. 14, в печати), и использованных в настоящей статье.

Принимается, что атмосфера архея была анокисической, O_2 появился в ней около 2,4 млрд. лет (Bekker et al., 2004) и новый подъем произошел в неопротерозое 1–0,6 млрд. лет назад. Отмечается, что подъемы O_2 происходили после глобальных похолоданий. Как факт приходится признать, что состав атмосферы, за исключением инертных газов, всегда находился под определяющим влиянием деятельности микроорганизмов (Заварзин, 1984). Во всех построениях принимается, что образование O_2 обусловлено оксигенным фотосинтезом цианобактерий, которые должны были быть активными задолго до появления O_2 в атмосфере. В меньшей степени осознается биологами, что глобальный геохимический баланс O_2 определяется захоронением органического углерода при неполном разложении его аэробами. Анаэробное разложение идет менее глубоко, что хорошо установлено для первого этапа образования нефтематеринских пород, когда происходит накопление трудно разлагаемых в анаэробных условиях липидных компонентов. Анаэробное разложение органического вещества ведет к конечным продуктам CH_4 , H_2S , ацетату, которые могут образовываться гидрогенотрофными метанобразующими, сульфатредуцирующими, гомоацетатными бактериями. Эти соединения должны быть окислены аэробами, то есть цикл опять замыкается на O_2 . Для поиска решения приходится опираться только на данные микробиологии, прилагая их к поиску решения в рамках актуалистической бактериальной палеонтологии.

Для предполагаемой ранней атмосферы возникает целый ряд трудностей с возможным балансом компонентов и выявлением циклических механизмов. Нециклические реакции не могут быть устойчивыми в геологическом масштабе времени. Поэтому для всех построений необходимо учитывать баланс элементов для средних геологических промежутков времени. Из нециклических реакций следует учитывать диссипацию H_2 в космическое пространство и эволюцию атмосферы в окислительном направлении. Географическую поверхность планеты для больших геологических времен нельзя рассматривать как замкнутую систему, поскольку здесь происходит поступление свежее-

го материала из глубин Земли, и тектоника оказывает решающее воздействие на циклы элементов в пределах биосферы. Инертные газы служат возможным внутренним репером дегазации или же остатками первичной атмосферы.

Содержание сульфатов в гидросфере до появления O_2 в атмосфере, по современным представлениям, было низким, и сульфаты не могли выступать как окислитель глобального значения, хотя для раннего архея установлены отложения барита. В локальных областях, особенно приуроченных к зонам вулканической активности, сульфат образовывался очень рано, как об этом свидетельствуют псевдоморфозы по гипсу и ангидриту, и в этих областях шла сульфатредукция, регистрируемая изотопными отношениями, в то время как для основной массы вод изотопное фракционирование серы становится заметным лишь после 2,1 млрд. лет, когда появляются и осадочные сульфаты, а судя по окисленному железу, начинается необратимое окисление субаэральной поверхности земли (Melezhik et al., 2005). Бессульфатный океан и бескислородная атмосфера служат серьезным ограничением для возможности применения принципа актуализма к архею. Представлению о бессульфатном океане противоречит, например, утверждение об обилии отложений сульфата до 3,2 млрд. лет и после 1,8 млрд. лет в виде барита. Чтобы справиться с этим противоречием, предполагается наличие стратифицированного океана с фотохимически (а, возможно, и бактериально) продуцированным сульфатом в верхних слоях и железом в глубоких слоях. Процесс варьировал в зависимости от локальных условий бассейна (Huston, Logan, 2004).

Относительно хлора, представляющего инертный в биологическом отношении индикатор выветривания, трудно сделать надежные выводы. Хлор выводится из круговорота при образовании эвапоритов, географически изолированном процессе, масштабы которого, однако, столь велики, что растворение существующих залежей эвапоритов могло бы поднять соленость океана едва ли не вдвое. Обычно рассматривается лишь испарение в аридном климате как «солнечный путь» образования эвапоритов, но ледниковые периоды точно таким же путем должны были вызывать концентрацию солей в океане, в дополнение к повышению общей минерализации резко меняя соотношение хлоридов и сульфатов + бикарбонатов в пользу хлоридов, хотя бы в полузамкнутых бассейнах.

Итак, первичная гидросфера была преимущественно бикарбонатно-хлоридной, образованной преимущественно за счет газов субаквальной дегазации, если считать, что современное отношение подводного вулканизма к наземному примерно 10:1. Она находилась в равновесии с атмосферой и в случае повышенного содержания CO_2 могла быть умеренно кислой, с $pH \sim 5-6$, допускающим миграцию Fe^{2+} . Отсюда возможность развития железного цикла в отсутствие серного цикла. Бикарбонатная гидросфера палеопротерозоя уравнивалась глобальным субаэральным углекислотным выветриванием силикатных пород с образованием содовых вод.

Задача изучения микробиоты содовых водоемов становится не частным случаем, а вопросом, возможно, характерным для глобальной системы: изверженные породы (граниты?) – атмосферный гидрологический цикл – углекислотное выветривание (глины?) – содовый седиментогенез – сток в океан – геохимический барьер суша/море. Границу между содовыми условиями и нейтрофильными, «нормальными», определяет доступность Ca^{2+} . Отсюда необходимость получить более четкое представление о деятельности алкалофильного микробного сообщества. Особый интерес представляет биота аноксической области донных отложений современных содовых водоемов, возможно, аналогичная микробиоте ранних этапов развития биосферы. В силу ряда причин — прежде всего определенных трудностей работы с облигатными анаэробами — алкалофильные анаэробные организмы оставались до последнего времени вне области внимания мик-

робиологов. Сейчас эта лакуна в знаниях до известной степени заполнена. Основное внимание микробиологов было до сих пор посвящено биотехнологическим особенностям алкалофильных микроорганизмов. В результате деятельности аммонифицирующих микробов локально в местах разложения азотистых соединений создаются резко щелочные условия. Поэтому для алкалофилов осуществляется микробиологический принцип «все есть всюду», относящийся к тому факту, что для распространяемых с аэрозолями микроорганизмов географическая изоляция имеет лишь условное значение. При надлежащем времени любое местообитание имеет шанс получить соответствующих ему микроорганизмов даже из отдаленных мест. Иллюстрируется это тем, что с помощью селективных сред можно выделять самые разные микроорганизмы из садовой почвы, «цветочного горшка». Так, алкалофильные бациллы выделяли из разлагающихся морских водорослей и донных отложений моря. Условия для их развития создавались алкалигенами, которые при разложении белковых веществ создавали локальные щелочные условия за счет аммонификации. Нужно иметь в виду, что обитатели преимущественно бикарбонатного почвенного раствора при иссушении испытывают осмотический стресс и должны обладать механизмами его компенсации. Для обитателей содовых озер было предложено название натронофилы.

Для микробного сообщества ситуация принципиально отличается от требований к виду: массовое развитие организмов в кооперативном сообществе происходит в тесном взаимодействии со средой обитания, на которую микробное сообщество оказывает сильнейшее влияние, например, сульфидогенезом в содовых водоемах, и при взаимодействии с другими компонентами сообщества. Взаимодействие подчиняется принципу «здесь и сейчас», а не происхождению. В связи с коротким жизненным циклом бактерий понятие «сейчас» относится к действительно короткому промежутку времени, а «здесь» может быть ограничено локальными условиями.

Устойчивое существование группы микроорганизмов в течение геологической истории возможно, если они образуют автономное сообщество, в котором потоки вещества замкнуты благодаря трофической сети. Условия для существования алкалофилов создаются благодаря внешним для них геохимическим процессам, обусловленным универсальным субаэральным процессом углекислотного выветривания горных пород. Содовые озера представляют тупиковую ветвь углекислотного выветривания, завершающуюся накоплением эвапоритов с доминированием карбонатов натрия. Филогенетическое разнообразие алкалофилов перекрывает все основные ветви филогенетической системы прокариотных микроорганизмов. Таксономическая специфичность проявляется преимущественно на родовом и видовом уровнях. На основании проведенных исследований трофическая система алкалофильного сообщества как по продуцентам, так и по системе деструкции, может считаться функционально полноценной, имея представителей всех основных трофических групп. Оно представляет кооперативное единство и соответствует правилу Виноградского: каждое природное вещество имеет своего микробного потребителя. Алкалофильное сообщество содовых озер, развивающееся в континентальных условиях, могло служить центром возникновения микробного разнообразия. Оно характерно для наземных условий в противоположность хлоридным условиям в океане. Не только путь из «моря на сушу», но и путь с «суши в море» для сообществ прокариотных микроорганизмов амфибиальных ландшафтов не противопоказан (Заварзин, в печати).

В современных содовых водоемах с высокой концентрацией солей разнообразие микроорганизмов, определяемое молекулярными методами, невелико — порядка сотни (сотен) видов (Rees et al., 2004). Это вполне согласуется с экологическим правилом Тинеманна, что видовое разнообразие экстремальных мест обитания невелико при мас-

совом развитии немногих видов. Рассмотрение разнообразия морфологии бактериального планктона в насыщенных содой рассолах оз. Магади может привести к иному выводу, поскольку здесь наблюдаются все обычные и много необычных форм бактерий (Zavarzin, Zhilina, 2000).

Автономное алкалофильное сообщество развивается в содовых озерах, которые благодаря обильному минеральному питанию обладают высокой продуктивностью и эвтрофируются, создавая большое количество органического вещества. Автономное алкалофильное сообщество является природным объектом и может быть противопоставлено сообществу с внешним источником аллохтонного органического вещества, как при очистке щелочных стоков, или же при сносе остатков береговой растительности, как это происходит в степных озерах. Эвтрофикация в сочетании с пониженным содержанием O_2 вследствие снижения и растворимости и быстрого потребления на разложение органических веществ ведет к преобладанию аноксических условий.

Автономное сообщество обладает собственными первичными продуцентами, которыми в содовых озерах могут быть планктонные фототрофные организмы или же бентосное сообщество. Планктон развивается в глубоких водоемах, примерами которых могут служить великие африканские озера. Доминирующим продуцентом здесь считаются виды *Spirulina*, послужившие объектом тщательных исследований. В планктоне высоко минерализованных озер присутствуют такие виды, как *Synechococcus*, *Synechocystis*, *Rhabdoderma* (Герасименко, в печати). В связи с тем, что фотосинтез создает высокое значение pH в любых условиях, этот фактор не является ограничивающим для развития зеленых водорослей, как нитчатых, так и одноклеточных, например *Chlorella minutissima*. Ограничивающим фактором служит высокое содержание солей. При насыщении солями способны развиваться виды зеленой хламидомонады *Dunaliella*. Поэтому не следует думать, что содовые водоемы служат обитанием исключительно цианобактерий. Развитие зеленых водорослей ограничивается преимущественно осмотическим фактором, и они обильны в слабоминерализованных «степных» озерах. В содовых озерах с низким содержанием солей разнообразие цианобактерий очень велико и включает десятки видов.

При исследовании свежих культур цианобактерий из оз. Магади оказалось, что зоны оптимального роста всех одноклеточных цианобактерий сконцентрированы в диапазоне 10% соды и 7% NaCl, что соответствует минеральному составу воды оз. Магади. Нитчатые цианобактерии приурочены к гораздо более низким значениям солености и щелочности, и, по-видимому, их массовое развитие должно наблюдаться лишь при значительном опреснении озера. Обильное цветение одноклеточных планктонных цианобактерий в содовых озерах и малая прозрачность воды в них создают неблагоприятные условия для роста нитчатых бентосных цианобактерий, которые развиваются в виде матов лишь при глубинах менее 0,5 м (Герасименко, в печати).

По моим наблюдениям в цилиндрах Виноградского как микрокосмах над насыщенным рассолом соды в течение 12 лет устойчиво развивались практически моновидовые сообщества одноклеточных цианобактерий, принадлежащих по морфологическим характеристикам к роду *Synechocystis* или «бледному синехококку» *Halothece*. К этому организму в качестве минорного компонента иногда присоединялась *Dunaliella viridis*, ответственная за желто-оранжевую окраску культуры в случае своего массового развития. Общее содержание солей в таких весьма плотных, но медленно растущих, культурах цианобактерий составляло до 22%.

При изучении морфологии цианобактерий, выращенных в различных условиях, было обнаружено, что некоторые одноклеточные формы (*Aphanothece stagnina*, *Chamaesiphon subglobosus*, *Rabdoderma lineare*), в отличие от нитчатых, подвержены значительной мор-

фологической изменчивости. При этом в каждом конкретном условиях эти изменения носили устойчивый характер. Они касались размеров, формы и цвета клеток, однородности клеточного содержимого, размеров слизистых капсул, т.е. характерных признаков, используемых в альгологии при определении вида организма вообще и особенно в пробах природного материала. Например, *Aphanotece stagnina*, выращенная при 1% NaCl и 5% Na₂CO₃ морфологически определяется как *Oncobyrsa rivularis* (Герасименко, в печати).

Эвапоритовые условия создаются в мелководных водоемах с малой массой воды и усиленным испарением. В мелководных содовых водоемах на дне развивается бентосное сообщество с доминированием трихомных организмов с типовым представителем их *Microcoleus*, но также с присутствием различных видов *Phormidium* и примесью одноклеточных цианобактерий. Здесь образуется цианобактериальный мат, находящийся под воздействием сильной солнечной инсоляции и эвапоритовой тяги. Предел для массового развития трихомных цианобактерий находится около 17% солей.

Цианобактериальные маты содовых озер, служащие предшественниками хорошо известных озерных строматолитов с возрастом около 2,2 млрд. лет, хорошо известны для озер Испании. В наших исследованиях моделью послужили цианобактериальные маты промерзающего зимой озера Хилганта в Бурятии. Весь мат имел толщину 10 мм, довольно рыхлый из-за наличия во всех слоях неразложившихся нитей цианобактерий. Галофильные маты Сиваша очень плотные и имели толщину до 10 см. Тем не менее, в алкалофильных матах ясно видны 4 цветные зоны, разделенные минеральными слоями: 1) зона окислительного фотосинтеза, зеленого цвета, с развитием нитчатых цианобактерий, сверху войлочная ткань *Phormidium*, ниже плотная кожа *Microcoleus*, 2) зона аноксигенного фотосинтеза — коричнево-малинового цвета, где слои развития пурпурных бактерий чередуются с прослоями минералов арагонита, кальцита и фосфатов кальция, 3) зона захоронения цианобактерий, коричнево-зеленого цвета, с прослоями минералов, 4) зона сульфатредукции, серовато-черного цвета. Полученные результаты позволили сделать вывод, что структура мата определяется в первую очередь биологией организма-эдификатора *Microcoleus*, и в меньшей степени — физико-химическими условиями среды. Маты континентальных водоемов оказываются не отличимыми от матов морских водоемов. В щелочных условиях возможна садка различных минералов, но в присутствии цианобактериального мата их образование отличается от чисто химических условий в первую очередь текстурой осадков (Герасименко, в печати). Распространенное представление о роли фотосинтеза в образовании карбонатов следует подвергнуть скептическому рассмотрению, поскольку отложение минералов происходит на мертвых клетках и внешних слизистых структурах, в то время как живые фотосинтезирующие трихомы избегают заключения в минеральную оболочку. Этот тип поведения особенно легко наблюдать для алкалофильных цианобактерий в градиентных условиях щелочности и содержания кальция, когда осаждение неизбежно (Заварзин и др., 2003). Возможно, что на процесс осаждения влияет наличие фермента карбоангидразы, обнаруженного в гликокаликсе *Microcoleus*. Этот фермент определяет установление равновесия углекислота/бикарбонат и, следовательно, может влиять на кислотно-щелочные условия в микронеоне гликокаликса (Куприянова и др., 2004).

Повышение минерализации в воде озер способствует избытку минеральных компонентов, в первую очередь фосфатов. Отсюда содовые водоемы обладают повышенной продуктивностью (Killham, 1981), которая, как общее правило, зависит от доступности минеральных компонентов. Существует линейная зависимость между концентрацией солей и продуктивностью континентальных водоемов до перехода вод в рассолы. Поэтому содовые озера как конечные водоемы стока оказываются благоприятными места-

ми обитания микробных сообществ, вплоть до наступления осмотического ограничения при чрезмерном повышении концентрации солей.

Обычным препятствием для массового развития кажется ограничение доступности большинства металлов, таких как магний и железо из-за растворимости соответствующих карбонатов и оксидов. Это заблуждение обусловлено тем, что не учитывается образование ионных пар и комплексов, которое происходит в карбонатной среде. В результате необходимые элементы удерживаются в растворе на микромолярном уровне, вполне достаточном для обеспечения потребностей микроорганизмов. Более того, наличие соответствующих осадков создает твердый буфер, ограничивающий развитие организмов только кинетикой обмена осадок — раствор и транспортом в водной толще. Отсюда массовое развитие водорослей при pH 10, когда казалось бы весь магний должен находиться в осадке, не препятствует синтезу хлорофилла. Механизмы растворения и транспорта железа микроорганизмами с помощью сидерофоров над сульфидами железа в донных осадках тоже хорошо известны. Поэтому к представлению о гипотетическом ограничении развития микроорганизмов какими-либо микроэлементами, входящими в простетические группы ферментов, нужно относиться с большой осторожностью. Речь идет о совершенно ином диапазоне концентраций, чем учитываемая в обычных геохимических анализах. Помимо концентрационных ограничений, при массовом развитии микроорганизмов следует учитывать извлечение доступных элементов биомассой при скорости ее образования, превосходящей поступление. В содовых водоемах, как конечных водоемах стока, большое значение имеет регенерационный цикл, связанный с разложением биомассы в донных осадках.

При обсуждении роли фотоавтотрофов в микробном сообществе необходимо иметь в виду, что обмен их резко различен днем при фотосинтезе на свету и ночью в темноте. На свету происходит автотрофная ассимиляция углекислоты и, помимо биомассы, накапливаются запасные вещества, прежде всего крахмал. Ночью эти запасные вещества используются как энергетический субстрат. В цианобактериальном мате цианобактерии быстро оказываются в анаэробных условиях из-за использования O_2 для дыхания и переходят к молочнокислому брожению как основной форме катаболизма (Stal, 2000). Продуктом оказывается молочная кислота, которая может служить субстратом для широкого круга анаэробных бактерий, сульфатредукторов в том числе. Восстановленные условия оказываются благоприятными для азотфиксации негетероцистными цианобактериями. Пик азотфиксации *in situ* в цианобактериальном мате приходится на рассвет. Необходимо учитывать, что избыточное количество органического вещества создает благоприятные условия для азотфиксирующих органотрофов и задача обеспечения азотом решается не на уровне вида, а на уровне кооперативного сообщества. Поэтому трофическая сеть сообществ с цианобактериями оказывается различной днем и ночью.

Резкие суточные переходы от аэробных условий вплоть до насыщения O_2 к анаэробным условиям с избытком H_2S предоставляют условия для развития факультативных органотрофных анаэробов, например, с серным дыханием или ферментативным типом обмена, и для аэротолерантных анаэробов. В более глубоких слоях мата на глубине нескольких миллиметров сохраняются постоянно анаэробные условия.

Трофическая структура сообщества находит свое отражение в слоистой архитектуре мата, эдификаторами которого служат цианобактерии, занимающие освещенную поверхность. Под ними последовательно в виде микрозон располагаются трофические группы деструкторов.

Испарение приводит к тому, что вместе с солями к поверхности подтягиваются и концентрируются органические вещества, создавая в зоне осаждения солей условия для

развития в рапе аэробных органотрофных архей (Звягинцева и др., 1995). В большинстве своем они используют высокие концентрации органического вещества и выделяют-ся на средах с граммовыми количествами казиминовых кислот, пептона, дрожжевого экстракта. Питание в зоне образования эвапоритов требует устойчивости к насыщающим концентрациям солей. В этих экстремальных условиях развиваются представители *Euriarchaeota* галобактерии, которых сейчас известно 18 родов. Филогенетически они довольно четко разделяются на две группы: собственно галобактерий, развивающихся в рассолах в условиях испарения морской воды с NaCl и солями магния как основными компонентами твердой фазы, и натробактерий, обитающих в условиях сочетания высокой концентрации солей с высокой карбонатной щелочностью и pH 9–10. Для первых принимаются названия *Halo-*, для вторых — *Natrono-*. Некоторые организмы филогенетически попадают в «чужую» группу: *Haloterrigena turkmenica* и *Halobiforma haloterresris* в группу натробактерий, а *Natronomonas pharaonis* из Вади-Натрун (Египет) в группу галобактерий, вместе с выделенным из тибетского щелочного pH 9,4 хлоридно-сульфатного озера *Haloalkalicoccus tibetensis* (Xu et al., 2005).

Развитие галофилов связывалось с довольно высокой концентрацией магния в соляных рассолах морской воды, отсутствующей в содовых водоемах. Поэтому трудно было ожидать обнаружения галобактерий в содовых водоемах. Тем не менее, яркая красная окраска рапы содовых озер была отмечена не только Б.Л. Исаченко, приписавшим ее пурпурным бактериям, но и Х. Яннашем, обнаружившим ее в Вади-Натрун, и привлечшим ряд немецких исследователей в 1970–1980 х гг. (Трюпер, Имхофф, Галинский). Оказалось, что архебактерии содовых озер представлены новыми родами, получившими название «натробактерий» (*Natronobacterium*, *Natronococcus*) и подробно исследованных Тиндаллом и Грантом в 1980-х гг. Они оказались распространены в озерах с pH 9,0–10,0 и содержанием натрия 3–4 М. В случае содовых озер это археи родов *Natronococci* и *Natronobacterium*, описанные Тиндаллом (Tindall et al., 1984; Tindall, 1988), число таксонов которых пополняется с развитием филогенетической систематики. Эти организмы создают вишневые скопления под слоем осаждающейся на поверхности троны. Если обмен галобактерий основан на использовании родопсин-зависящего фототрофного получения энергии, то для натробактерий действует фобородопсин с отрицательным фототаксисом. По трофическим свойствам натробактерии представляют органотрофов, использующих органические вещества, концентрирующиеся в зоне их развития вместе с солями при эвапоритовой тяге. Они рассматриваются как малоспецифичные трофически аэробные органотрофы. Библиотека клонов натробактерий из различных содовых озер указывает на большое число еще не описанных генетически отличных видов.

Ко вторичным фототрофным продуцентам, использующим продукты обмена микробного сообщества, относятся анаэробные аноксигенные фототрофы с доминированием видов пурпурной серной бактерии *Ectothiorhodospira*. Серные фототрофы регенерируют сульфат, восстанавливаемый сульфатредукторами и совместно с ними выполняют роль конечных деструкторов. Аноксигенные фотоорганотрофные бактерии присутствуют в микробном сообществе содовых озер иногда в значительном количестве, придавая воде озер малиновую окраску (Горленко, в печати).

Разложение органического вещества мортмассы продуцентов следует правилу Виноградского: каждое природное вещество имеет своего специфического деструктора (рис. 2). Соответственно имеются три основных пути аэробной деструкции: сахаролитический, под которым подразумевается разложение безазотистых соединений, протеолитический для азотистых соединений и липолитический для жиров. Для сахаролитического пути, который включает разложение низкомолекулярных веществ и органических кислот, ти-

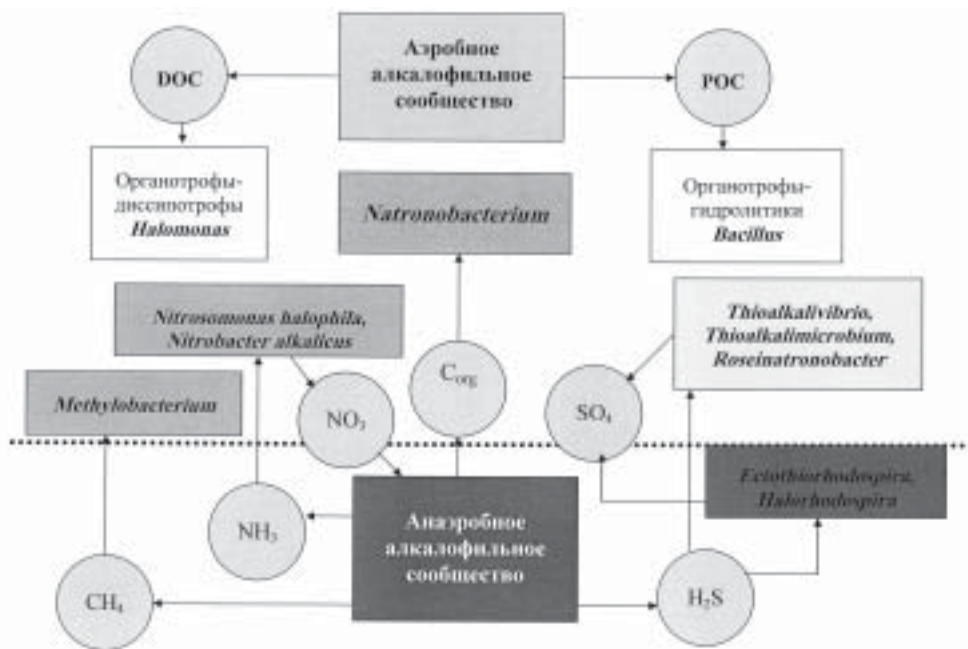


Рис. 2. Развитие планктонных микроорганизмов в толще воды содового водоема ведет к окислению основных продуктов, поднимающихся из анаэробной зоны. Тионовые бактерии аэробно окисляют восстановленные соединения серы, которые проходят через слой пурпурных бактерий, окисляющих их на свету. Азотистые соединения нитрифицируются при не слишком высокой солености до нитрата, который может как усваиваться первичными продуцентами так и служить субстратом денитрификации. Относительно слабый метаногенез допускает развитие метаноокисляющих алкалофилов. Среди органотрофов следует обратить внимание на экстремально галофильных натронобактерий, которые развиваются в слое эвапоритов, куда одновременно подтягиваются и органические вещества. Бациллы приспособлены к развитию в высыхающих частях водоема. Среди них имеются и анаэробные формы. Приведенные как примеры микроорганизмы относятся в большинстве к видам, открытым за последнее десятилетие (см. текст).

пичными представителями могут считаться прежде всего алкалофильные галомонады и бациллы. Сюда же относятся организмы, способные гидролизовать растворимые полимеры (крахмал) и нерастворимые (целлюлозу), как основные продукты фототрофов. Большую проблему представляет разложение слизей чехлов цианобактерий, которые оказываются чрезвычайно устойчивыми и в лабораторных опытах с микрокосмом сохраняются в течение трех лет. Для протеолитического пути типичными представителями могут служить разнообразие алкалофильные бациллы, которые были предметом широких исследований японских ученых (Horikoshi, 1991). Число их видов превышает 15. Алкалофильные бациллы филогенетически принадлежат к группе «бацилл 6». Повышенный интерес вызвали алкалофильные амилолитические организмы. Оз. Богория (Кения) с термальным источником на берегу, с топким илом и бесчисленными стаями фламинго, оказалось удобным местом для их выделения. Бациллы, обладающие внеклеточными щелочными амилазами, активными при pH 10 и 55°, были выделены из термальных источников. Они оказались идентичными *acillus halodurans*. Они гидролизуют крахмал, амилозу, амилопектин, пуллулан. Амилолитической активностью обладает новый род *Alkalimonas* с штаммами, выделенными из оз. Элементеита в Кении и содовых озер Ки-

тая. Эти строго аэробные органотрофные псевдомонады растут при pH 10–10,5 и солёности 2–3%. Из озёр Эфиопии были выделены алкалофильные амилитические бациллы, росшие при солёности до 10% NaCl. Наконец липолитический путь представляет особый биотехнологический интерес. Липолитические организмы из оз. Богория в большинстве оказались принадлежащими роду *Halomonas*, близкими *H. desiderata*, и представителями рода *Bacillus*, близкими *B. halodurans*, *B. alcalophilus*, *B. licheniformis*. Важным фактором для выявления липолитического пути было наличие эмульгатора — гуммиарабика. Содовые озера и содовые солончаки пока не служили местом выделения этих организмов. Необходимо, однако, иметь в виду функциональное разнообразие бацилл, способных жить в условиях высокой щёлочности. Как упоминалось, алкалофилы не ограничены в своих возможностях содовыми местообитаниями.

Таким образом, алкалофильные аэробы способны разлагать широкий круг органических веществ, и, по-видимому, выделение соответствующих микробов-специалистов определяется количеством затраченного на работу труда.

Цикл азота начинается азотфиксаторами, которыми при своем доминировании в качестве первичных продуцентов считаются алкалофильные цианобактерии. Однако способность к азотфиксации свойственна также многим анаэробам. При доступности фосфата азотфиксирующие первичные продуценты имеют благоприятные условия для развития по сравнению с эвкариотными зелеными водорослями. Азотфиксация в содовых водоемах, по-видимому, не лимитирована и представлена рядом видов. В этом отношении интересна способность к азотфиксации алкалофильного целлюлозолитического *Clostridium alkalicellulosi*, осуществляющего короткий трофический путь от мортмассы зеленых водорослей (Жилина и др. 2005). Разложение азотистых веществ биомассы начинается аммонификаторами, которые не были специально изучены для сообщества содовых озёр, хотя щелочные протеазы алкалофильных бацилл изучались в связи с технологическими целями. Считается, что это широко распространенная функция галомонад и бацилл.

Поведение аммония в щелочных условиях обусловлено его легким улетучиванием при переходе в аммиак. Тем более интересно наличие цикла азота, включающего обе фазы нитрификации, как образование нитрита, так и образование нитрата. Обе группы нитрификаторов, обнаруженные в содовых озерах принадлежат к низкосолетолерантным алкалофилам. Аммоний-окисляющие изоляты принадлежат к виду *Nitrosomonas halophila*, но отличаются от своего нейтрофильного родственника исключительно высокой верхней границей pH для роста. Нитрит-окисляющие штаммы представляют новый вид *Nitrobacter alkalicus*. Алкалофильные хемосинтезирующие нитрификаторы обеих фаз нитрификации были обнаружены Д.Ю. Сорокиным (в печати), причем нитрификатор первой фазы обладал также необычной для организмов этой группы способностью к окислению метана. Нитрат в фотической зоне может использоваться для биосинтеза цианобактериями. В темное время и вне фотической зоны происходит восстановление нитрата денитрифицирующими алкалофильными галомонадами (Болтянская, в печати). Наконец, способность к автотрофному росту с водородом в натронофильных условиях аэробно или же анаэробно с нитратом показана соответственно для факультативно-автотрофных представителей альфапротеобактерий и гаммапротеобактерий родов *Alkalispirillum-Alkalilimnicola* (Sorokin, Kuenen, 2005; Сорокин, в печати).

Повышенная продуктивность в высокоминерализованных водоемах обуславливает их эвтрофикацию и, соответственно, легкое создание анаэробной зоны из-за понижения растворимости кислорода и ограничения транспорта повышенной вязкостью среды. При эвтрофикации и особенно в плотных бентосных цианобактериальных матах быстро со-

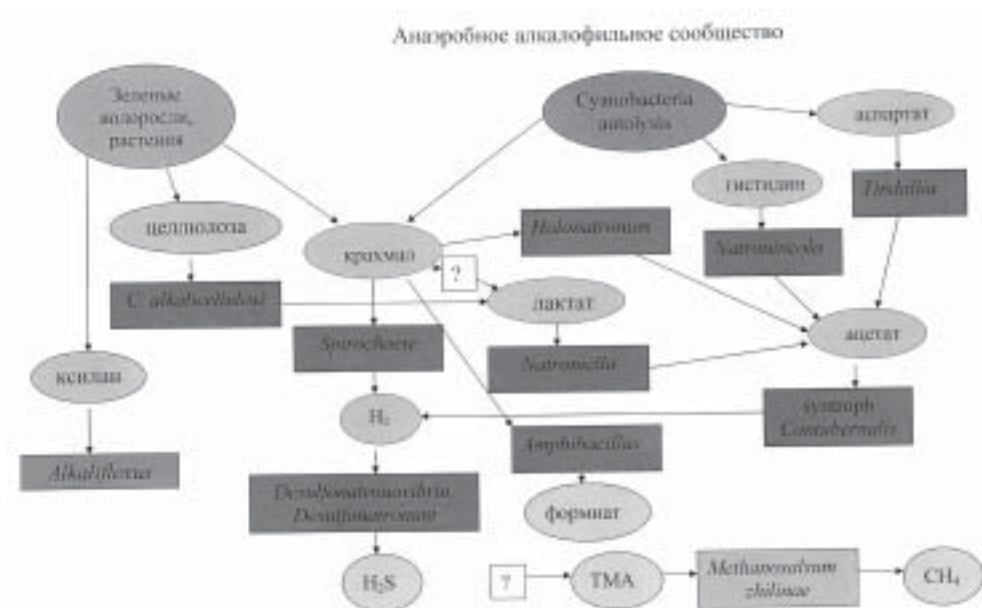


Рис. 3. Анаэробные организмы донных осадков составляют трофическую сеть с взаимодействующими группами. Названия типичных представителей даны в боксах, названия метаболитов — в овалах. Центральным метаболитом как протеолитического, так и сахаролитического пути служит ацетат. Разложение ацетата осуществляет синтрофная группировка *Contubernalis* – *Desulfonatronum*. В ней гидрогенотрофные сульфатредукторы поглощают H_2 , создавая термодинамическую возможность для анаэробного разложения ацетата. Следует обратить внимание на образование формиата анаэробными алкалофилами и относительно нехарактерное образование H_2 , например спирохетами. Главным продуктом деятельности сообщества является H_2S , окисление которого пурпурными серобактериями замыкает цикл деструкции в анаэробной зоне. Сообщество алкалофильных анаэробов представляет кооперативное единство. Приведенные в схеме микроорганизмы выделены и описаны Т.Н.Жилиной и ее группой за последние годы (см. текст).

здаются анаэробные условия. Деградация взвешенного органического вещества осуществляется анаэробными органотрофными микроорганизмами. Разложение происходит в виде каскада реакций, в котором первый этап осуществляют гидролитические организмы, далее следуют образующие органические кислоты и другие несбраживаемые вещества бройдильники, а замыкают трофическую цепь вторичные анаэробы, использующие внешние окислители. Анаэробное сообщество с особенной очевидностью следует правилу Виноградского: «каждый продукт должен иметь своего специфического потребителя», доминирующего в данных топических условиях. Анаэробные органотрофные алкалофилы до начала наших исследований практически не были изучены. В настоящее время получена довольно полная картина трофической цепи с выделением в чистую культуру представителей трофических групп (рис. 3).

Заключительные этапы разложения органического вещества осуществляют вторичные анаэробы. К ним в первую очередь относятся гидрогенотрофные организмы – метаногены и сульфатредукторы. Продуктами их обмена являются метан и сероводород. Сульфатредукторы в условиях повышенной минерализации имеют достаточно сульфата и органического вещества для осуществления в полной мере своего обмена. В щелочных условиях сероводород присутствует в форме относительно нетоксичных гид-

росульфид- и сульфид- ионов: $H_2S = H^+ + HS^-$ и $HS^- = H^+ + S^{2-}$. Вместе с тем в осадках обычно мало железа, связывающего сероводород в нерастворимые сульфиды. Поэтому цикл серы может проявляться в полной мере. В отличие от пресных условий, где недостаток сульфата и доступность железа приводят к быстрому выведению серы из цикла в виде гидротроиллита, ограничивают сульфидогенез и приводят к преобладанию метаногенеза, в содовых водоемах цикл серы может проявляться в полной мере. Алкалофильные сульфатредукторы, выделенные нами из черных осадков содовых озер, принадлежат к двум семействам: алкалофильным *Desulfonatronoaceae* и галофильным *Desulfohalobiaceae*. Эти организмы используют водород и обеспечивают термодинамические условия для возможности анаэробного окисления несбраживаемых продуктов.

Гидрогенотрофный метаногенез, как правило, в содовых водоемах проигрывает сульфидогенезу, хотя присутствие водородных метаногенов установлено в содовых водоемах и соответствующие организмы выделены в чистые культуры группой Буна из осадков Вади-Натрун в Северной Африке (обсуждение см. Жилина, в печати). Ограничивающим фактором для метаногенов служит высокая соленость, приводящая к доминированию неконкурентного метилотрофного пути метаногенеза, подобно тому, как это имеет место в галофильных сообществах. Типичным представителем метилотрофных алкалофильных метаногенов является *Methanosalsum zhilinae*. Понижение солености при высоком pH в сообществе позволяет развиваться различным метаногенам. Выделяющийся метан поднимается к поверхности. Соответственно в содовых озерах были обнаружены алкалофильные метанотрофы (Хмеленина и др., 1997). Культивируемые представители метанотрофов в содовых озерах относятся к умеренно солетолерантным, но облигатно алкалофильным видам группы I, представленной родом *Methylomicrobium*. Изученный штамм, выделенный из содовых озер Кении, был способен к окислению метана, метанола и аммиака при pH, выше 10. Кроме того, данный алкалофил также может участвовать в серном цикле, окисляя серосодержащие C_1 -соединения (Сорокин, в печати).

Связь между продуцентами органических кислот и гидрогенотрофными анаэробными микроорганизмами осуществляют синтрофные организмы, способные разлагать органические кислоты с выделением H_2 при условии его немедленного удаления до очень низкой концентрации. При этом ключевое значение имеет разложение ацетата по суммарной реакции $CH_3COOH + 2H_2O = 2CO_2 + 4H_2$, осуществимой лишь при полном удалении водорода. Реакция может осуществляться лишь сопряженным путем при деятельности двух организмов. Примером служит анаэробное окисление ацетата с сульфидогенезом, осуществляемое в бинарных культурах облигатным синтрофом *Contubernalis* в паре с потребляющим водород *Desulfonatronum cooperativum*. Следует заметить, что в результате филогенетического анализа сообщества содового оз. Моно в Лейк, Калифорнии обнаружено значительное число клонов некультивируемых организмов, близких *Contubernalis*. Синтрофные организмы иногда обладают способностью к развитию за счет иных катаболических процессов, например брожения, и относятся к облигатным синтрофам, к которым неприменимо правило Коха о чистых культурах. Липолитический анаэробный термоалкалофильный организм *Thermosyntropha*, окисляющий липиды, в совместной культуре с метаногенами из экваториального оз. Богория был описан В. Светличным (Svetlichny et al., 1996). Для алкалофильных анаэробов характерно образование в качестве продуктов брожения не водорода, а формиата, возможно, как ответ на щелочные условия среды. Вместе с тем формиат служит превосходным источником энергии для алкалофильных сульфатредукторов. Возможно, что в алкалофильном анаэробном сообществе именно формиат оказывается преимущественным субстратом межвидового переноса восстановителя. Роль формиата как межвидового внеклеточного переносчика

в анаэробном сообществе сейчас может считаться признанной. Деятельность сульфат-восстанавливающих бактерий, начиная с самых ранних работ, признается дополнительным биогенным фактором создания щелочности в содовых озерах.

Сероводород как конечный продукт может поступать в фотическую и/или аэробную зону и там окисляться до сульфата, регенерируя субстрат сульфатредукторов. Цикл серы в щелочных условиях отличается от хорошо изученных циклов серы в нейтральных и кислых местообитаниях образованием из серы желтых полисульфатов, которые не образуются в нейтральных условиях. В связи с низкой концентрацией металлов в содовых водоемах преимущественной формой анаэробной зоны следует считать гидросульфиды натрия; сульфиды железа здесь образуются лишь в незначительном количестве. Ряд аэробных алкалофильных тионовых бактерий, окисляющих соединения серы, описан Д.Ю. Сорокиным. Для регенерации сульфата существуют две возможности: первая связана с развитием в фотической зоне фототрофных серных бактерий, иногда столь обильных, что их можно считать важнейшими вторичными продуцентами органического вещества (Горленко, в печати; Намсараев, Намсараев, в печати). Среди хемолитоавтотрофных сероокисляющих алкалофилов доминируют две специфические группы аэробных бактерий, принадлежащие к родам *Thioalkalimicrobium* и *Thioalkalivibrio* и принадлежащие к α - и γ -*Proteobacteria*. Последние генетически близки к серным пурпурным бактериям семейства *Ectothiorhodospiraceae*, другие — к нейтрофильным тионовым бактериям рода *Thiomicrospira*. Важным компонентом среди сероокисляющих бактерий являются алкалофильные *Roseinatronobacter*, способные окислять сульфид, тиосульфат, полисульфид и элементную серу до сульфатов или сульфита.

Серный цикл в содовых озерах выражен наиболее ярко. Окислительная часть цикла в аэробных условиях осуществляется тиотрофными литоавтотрофами. Среди них наибольшего внимания заслуживает род *Thioalkalivibrio*, представители которого закрывают практически весь ряд рН-соленость содовых озер, а также большинство известных комбинаций веществ донор-акцептор, известных для этой группы хемолитотрофов. Для бактерий гиперсоленых содовых озер характерна не гало-алкало-филия, а натроно- (содо)-филия, одной из причин которой является существенная электрохимическая разница содовых и соленых рассолов (Сорокин, в печати).

Полученные на данный момент результаты позволяют заключить, что лишь серный цикл может функционировать в полном объеме в условиях гиперсоленых содовых озер.

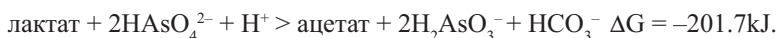
В аэрируемых водоемах образуется сульфат натрия, который в криоаридном климате при вымораживании выпадает в виде мирабилита и является типоморфным минералом мирабилитовых озер. Специальное внимание следует уделить сульфату магния — эпсомиту, поскольку существует зона щелочности, в которой бикарбонат магния может присутствовать после осаждения карбонатов кальция и гипса. Эпсомит идентифицирован в метеоритах кометного происхождения (Оргей), где он слагает трихомные бактериоморфные остатки (Hoover, 2006).

Аноксигенный фотосинтез служит основным источником сульфатов в содовых озерах. Первые исследования серных пурпурных бактерий основывались на идентификации серобактерий по морфологическим признакам. В настоящее время круг пурпурных бактерий, идентифицированных современными методами, включает роды *Ectothiorhodospira*, *Halorhodospira*, *Thiorhodospira*, *Ectothiorhodosinus*, *Allochromatium*, *Lamprocystis*, *Thiocapsa*, *Thoalkalicoccus*. Среди фототрофных бактерий, развивающихся при повышенной солености, алкалофилы составляют небольшую долю, но их таксономический ранг обычно находится на уровне рода – вида. Несерные пурпурные бактерии не характерны для этих водоемов, где быстро происходит органотрофное использование их суб-

стратов. Недавно в них найден, пока единственный, алкалофильный вид несерных пурпурных бактерий *Rhodobaca bogoriensis*. В слабосоленых содовых озерах обнаружены также галотолерантные натронофильные гелиобактерии, отнесенные к двум новым видам рода *Heliorestis*. Одноклеточных серных зеленых бактерий никогда не находили в содовых озерах, в то время как присутствие трихонных зеленых бактерий морфологически сходных с родами *Oscillochloris* и *Chlorothrix*, было отмечено в микробных матах содовых озер с минерализацией до 40 г/л. Представители семейств *Ectothiorhodospiraceae*, *Heliobacteriaceae* и лишь некоторые *Chromatiaceae* относятся к облигатным алкалофилам с оптимумом pH 9–9,5; они нуждаются в ионах карбонатов. Виды *Ectothiorhodospira* наиболее приспособлены не только к экстремальной солености, но и к щелочным условиям среды, тогда как *Thiocapsa* является галотолерантом и алкалотолерантом. Большинство видов *Ectothiorhodospira* характеризуются своей способностью жить при щелочных значениях pH и при различном содержании NaCl, откладывая элементарную серу вне клетки при росте с сульфидом — донором электронов для фотосинтеза. Виды *Halorhodospira* имеют нижним пределом 10% солености. (Горленко, в печати).

Особый интерес в связи с условиями древних бикарбонатных водоемов представляет железоредукция. В щелочных условиях в присутствии O_2 быстро образуется нерастворимый ферригидрит — ключевое вещество железного цикла. В анокисических условиях ферригидрит служит субстратом диссимиляторной железоредукции. Но для миграции железа необходима высокая концентрация CO_2 , приводящая к снижению pH. Алкалофильные железоредукторы обнаружены в содовых озерах (Д.Г. Заварзина, личное сообщение). Подробно описаны умеренно галофильные, облигатно анаэробные железоредукторы рода *Alkaliphilus*, филогенетически близкому к *Tindallia*, из сточного пруда производства бора с pH 9,5 (Ye et al., 2004).

Особый интерес представляют в западных содовых озерах США мышьяк и селен. Оба элемента поступают в них из гидротермальных источников. В связи с их токсичностью им были посвящены специальные исследования. Мышьяк присутствует в оз. Моно на уровне 200 мкМ, а в гиперсоленом оз. Сирлес на уровне 3000 мкМ (Oremland et al., 2005). Повышенное содержание гидротермального мышьяка As (III) в придонных водах оз. Моно привело к изучению его анаэробного окисления денитрификаторами в менее токсичный As(IV). Организм оказался факультативным автотрофом, использующим для денитрификации кроме As (III), либо H_2 , либо H_2S , или ацетат как в аэробных, так и анаэробных условиях. Он относится к тиобциллам и принадлежит к *Gamma*proteobacteria (Oremland et al., 2002). Из бацилл на лактате из анокисических вод были выделены умеренно галофильные *Bacillus selenitireducens* и *B. arsenicoselenatis*, названия которых указывают на их физиологическую функцию. В озере восстановление мышьяка уступает только сульфатредукции. Геохимия мышьяка в Калифорнии подробно рассмотрена (Oremland et al., 2004). Следует отметить формирование серномышьяковых соединений. Арсенат использующий сульфатредуктор *Desulfosporosinus auripigmentum* при повышенном pH образовывал трисульфид мышьяка. В щелочных рассолах оз. Сирлес, состоящих из (в молях на кг): Na 7,43; K 0,78; $HCO_3^- + CO_3^{2-}$ 0,64; Cl^- 5,25; SO_4^{2+} 0,73; BO_3^{2+} 0,46, содержится ~4 mM мышьяка. В таком рассоле анаэробные органотрофные микроорганизмы после 1 года накопления оказались способными вести реакцию:



Выделенный организм был экстремальным галоалкалофилом и не рос при менее 200 г/л солей с оптимумом при pH 9,5 и отсутствием роста при pH менее 9,1. Вместо лактата донором мог служить сульфид и организм представлял хемолитоавтотрофа. Другой штамм

мог использовать H_2 как восстановитель. Филогенетически организм принадлежит к порядку *Halanaerobiales*, будучи близок к *Halocella*. Бесспорно, организм представляет крайний случай экстремофилии. Окисление арсенита известно с 1918 г., и довольно подробно было исследовано казахстанскими микробиологами, которые нашли среди них много гетеротрофных псевдомонад, выделявшихся из пород с арсенипитом, скородитом, реальгаром (Илялетдинов, 1984). Часть штаммов, как *Alcaligenes eutrophus* штамм 280, продолжала окисление при pH 10–11, в то время как ниже pH6 окисления не было. Автотрофный организм, названный *Pseudomonas arsenitooxidans*, продуцировал арсенат как конечный продукт окисления. Таким образом, катализируемый бактериями цикл мышьяка вполне реален.

Автономное алкалофильное сообщество

Накопленные к настоящему времени сведения об алкалофильных микроорганизмах — обитателях содовых озер как модельных экосистем — позволяют дать схему отношений в этих сообществах. При этом следует учитывать пестроту содовых озер, которые в отличие от морских местообитаний чрезвычайно вариабельны по своей гидрохимии. Служит ли это обстоятельство положительным или отрицательным фактором эволюции требует отдельного рассмотрения. По моему мнению, чрезвычайная устойчивость океанической среды обитания ограничивает возможности изменения. Поэтом тезис «жизнь вышла из моря» для мира бактерий представляется весьма условным. Варьирующие условия на суше и ее границах в условиях амфибиальных ландшафтов, к которым следует отнести и мелководья, предполагают относительную устойчивость, превосходящую требования толерантности к стрессам и выживанию как доминирующему фактору, вместе с варьированием условий и разнообразными переходами создают выгодные условия для эволюции. Для микробных сообществ амфибиальные ландшафты представляются оптимальными местами обитания.

Полученные к настоящему времени культуры алкалофильных микроорганизмов могут рассматриваться лишь как примеры представителей определенных функциональных групп в сообществах содовых озер. Они выделены из разных содовых озер: от «сухих озер» в вулканических областях, как оз. Магади в Восточно-Африканском Рифте, до «степных озер» во внутриконтинентальных областях Евразийского суперконтинента.

Полноценность микробного сообщества в функциональном отношении и способность его осуществлять циклы основных биогенных элементов (углерода, азота, фосфора) не накладывает ограничения на возможность его развития в отдаленном прошлом. Каковы были размеры содовых водоемов прошлого, относится к области палеогеографии, и в большой степени носит гадательный характер. Однако приуроченность биотопов этого типа к субаэральной поверхности наземных экосистем прошлого кажется вполне допустимой и даже вероятной для участков таких древних кратонов, как Каапвааль, и участков Фенноскандинавского щита в определенные моменты их существования. Геологические доказательства сводятся к идентификации древних кор выветривания.

Работа выполнена в рамках программ Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и «Молекулярная и клеточная биология».

Литература

- Баталин Ю.В., Касимов Б.С., Станкевич Е.Ф. 1973. Месторождения природной соды и условия их образования. М. 207 с.
- Батурич Г.Н. 2004. Фосфатонакопление в океане. М.: Наука. 464 с.
- Болтянская Ю.В. (в печати). Галоалкалофильные денитрифицирующие представители рода *Halomonas*: роль в функционировании микробного сообщества содовых озер и возможности практического применения // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 14.
- Герасименко Л.М. (в печати). Алкалофильные оксигенные фотосинтезирующие организмы (видовое разнообразие, экофизиология и роль в отложении и трансформации минералов) // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 13.
- Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. 1993. Реликтовые цианобактериальные сообщества // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. Ред. А.Ю. Розанов М.: Наука. С. 222–254.
- Герасименко Л.М., Митюшина Л.Л., Намсараев Б.Б. 2003. Маты *Microcoleus* из алкалофильных и галофильных сообществ // Микробиол. Т. 72. № 1. С. 84–92.
- Горленко В.М. (в печати). Аноксигенные фототрофные бактерии содовых озер // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 14.
- Драйвер Дж. 1985. Геохимия природных вод. М.: Мир. 440 с.
- Жарков М.А. 1974. Палеозойские соляные формации мира. М.: Недра. 392 с.
- Жарков М.А. 1984. Проблемы эволюции эвапоритового осадконакопления // Осадочные формации и условия их образования. Новосибирск. С. 3–13.
- Жилина Т.Н., Кевбрин В.В., Турова Т.П. и др. 2005. *Clostridium alkalicellum* sp.nov. — облигатно алкалофильный целлюлозолитик из содового озера Прибайкалья // Микробиол. Т. 74. С. 642–653.
- Заварзин Г.А. 1984. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука. 268 с.
- Заварзин Г.А. 1993. Эпиконтинентальные содовые водоемы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиол. Т. 62. Вып.5. С. 789–800.
- Заварзин Г.А. (в печати). Алкалофильное микробное сообщество // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 14.
- Заварзин Г.А., Жилина Т.Н. 2000. Содовые озера — природная модель древней биосферы континентов // Природа. № 2. С. 45–55.
- Заварзин Г.А., Орлеанский В.К., Герасименко Л.М. и др. 2003. Лабораторные модели цианобактериальных матов щелочного барьера // Микробиол. Т. 72. Вып. 1. С. 84–92.
- Заварзина Д.Г. 2004. Образование магнетита и сидерита термофильными железоредуцирующими бактериями // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–8.
- Звягинцева И.С., Герасименко Л.М., Кострикина Н.А. и др. 1995. Взаимодействие галобактерий и цианобактерий в галофильном цианобактериальном сообществе // Микробиол. Т. 64. С. 252–258.
- Илялетдинов А.Н. 1984. Микробиологические превращения металлов. Алма-Ата: Наука. 266 с.
- Кортисти Г. Дж. Дж., Аппельдорн К.Дж., Бонтинг К.Ф.С. и др. 2000. Биохимия и экология усовершенствованного биологического удаления фосфора // Биохимия. Т. 65. Вып. 3. С. 394–404.
- Кузнецов В.Г. 2003. Эволюция карбонатонакопления в истории Земли. М.: ГЕОС. 262 с.
- Куприянова Е.В., Маркелова А.Г., Лебедева Н.В. и др. 2004. Карбоангидраза алкалофильной цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* // Микробиол. Т. 73. Вып. 3. С. 307–311.
- Мележик В.А., Басалаев А.А., Предовский А.А. и др. 1988. Углеродистые отложения ранних этапов развития Земли (геохимия и обстановки накопления на Балтийском щите). Л.: Наука. 197 с.
- Намсараев Б.Б., Намсараев З.Б. (в печати). Микробные процессы круговорота углерода и условия среды обитания в щелочных озерах Забайкалья и Монголии // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 13.
- Природа фосфатных зерен и фосфоритов крупнейших бассейнов мира. 1999. / Э.Л. Школьник, Т. Тан, Э.А. Еганов и др. Владивосток: Дальнаука. 207 с.
- Савенко В.С. 2004. Что такое жизнь? Геохимический подход к проблеме. М.: ГЕОС. 203 с.
- Савенко В.С. 2005. Трансформация силикатов в процессе литогенеза как фактор, контролирую-

- щий содержание CO₂ в атмосфере // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5 Геогр. № 5. С. 5–12.
- Сорокин Д.Ю. (в печати). Натронофильные аэробные хемолитотрофные бактерии содовых озер // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 14.
- Сорохтин О.Г. 2005. Бактериальная природа оледенений Земли // Вестн. РАН. Т. 75. С. 1107–1122.
- Хмеленина В.Н., Калюжная М.Г., Троценко Ю.А. 1997. Физиолого-биохимические особенности галоалкалололерантного метанотрофа // Микробиол. Т. 66. С. 447–453.
- Холодов В.Н. 2002. Проблемы возникновения эпох фосфоритообразования в истории Земли // Геология рудн. месторождений. Т. 44. № 5. С. 371–385.
- Arp G., Reimer A., Reitner J. 2001. Photosynthesis-induced biofilm calcification and calcium concentrations in Phanerozoic oceans // Science. Vol. 292. P. 1701–1704.
- Bekker A., Holland H.D., Wang P.L. et al. 2004. Dating the rise of atmospheric oxygen // Nature. Vol. 427. P. 117–120.
- Dupraz Ch., Visscher P.T. 2005. Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats // Trends in Microbiol. Vol. 13. No. 9. P. 429–438.
- Fossil and recent biofilms: A natural history of life on Earth. 2003. Eds. W.E. Krumbein, D.M. Peterson, G.A. Zavarzin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 482 p.
- Gerdler R.W. 1991. The Afro-Arabian rift system – an overview // Tectonophysics. Vol. 197. P. 129–135.
- Guererro M.C., Tadeo A.B., de Wit R. 1994. Environmental factors controlling the development of microbial mats in inland saline lakes; the granulometric composition of the sediment // Microbial mats. NATO ASI SER. Vol. G35. Eds. L.J. Stal, P. Caumette Berlin: Springer. P. 85–90.
- Holland H.D. 2002. Volcanic gases, black smokers, and the Great Oxidation Event. // Geochim. Cosmochim. Acta. Vol. 66. P. 3811–3826.
- Horikoshi K. 1991. Microorganisms in alkaline environments. Tokio: Kodansha-VCH. 275 p.
- Hoover R.B. 2006. Comets, carbonaceous meteorites, and the origin of the biosphere // Biogeosciences discussions. Vol. 3. P. 23–70.
- Huston D.L., Logan G.A. 2004. Barite, BIFs and bugs: evidence for the evolution of the Earth's early hydrosphere // Earth and Planet. Sci. Letters. Vol. 220. P. 41–55.
- Imhoff J.F., Sahl H.G., Soliman G.S.H., Trüper H.G. 1979. The Wadi Natrun chemical composition and microbial mass development in alkaline brines of eutrophic desert lakes // Geomicrobiol. J. 1. P. 213–234.
- Fossil and recent Biofilms. 2003. A natural history of life on Earth. Eds. W.E. Krumbein, D.M. Peterson, G.A. Zavarzin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 482 p.
- Kempe S., Kazmierczak J., Degens, E.T. 1989. The soda ocean concept and its bearing on biotic evolution // Origin, evolution and modern aspects of biomineralization in plants and animals / Ed. R.E. Crick N.Y.: Plenum Press. P. 29–39.
- Kilham P. 1981. Pelagic bacteria: extreme abundance in African saline lakes // Naturwissenschaften. Vol. 67. P. 380–381.
- Falkow S., Rosenberg E., Schleifer K.-H., Stackebrandt E. N.Y.: Springer. <http://link.springer-ny.com/link/service/books/10125/>.
- Lowe D.R., Tice M.M. 2004. Geological evidence for Archean atmospheric and climatic evolution: fluctuating levels of CO₂, CH₄, and O₂ with an overriding tectonic control // Geology. Vol. 32. P. 493–496.
- Melezhik V.A., A.E. Fallick, D.E. Rychanchik, A.B. Kuznetsov. 2005. Palaeoproterozoic evaporites in Fennoscandia: implications for seawater sulphate, the rise of atmospheric oxygen, and local amplification of δ¹³C excursion // Terra Nova. Vol. 17. P. 141–148.
- Oremland R.S., Hoefl S.E., Santini J.M. et al. 2002. Anaerobic oxidation of arsenite in Mono Lake water and by a facultative, arsenite-oxidizing chemoautotroph, strain MLHE-1 // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 68. P. 4795–4802.
- Oremland R.S., Stolz J.F., Hollibaugh J.T. 2004. The microbial arsenic cycle in Mono Lake, California // FEMS Microbiol. Ecol. Vol. 48. P. 15–27.
- Oremland R.S., Kulp T.R., Blum J.S. et al. 2005. A microbial arsenic cycle in a salt-saturated, extreme environment // Science. Vol. 308. P. 1305–1308.
- Rees H.C., Grant W.D., Jones B.E., Heaphy S. 2004. Diversity of Kenyan soda lake alkaliphiles assessed by molecular methods // Extremophiles. Vol. 8. P. 63–71.

- Rouxel O.J., Bekker A., Edwards K.J. 2005. Iron isotope constraints on the Archean and Paleoproterozoic ocean redox state // *Science*. Vol. 307. P. 1088–1091.
- Schwartzman D. *Life, temperature, and the Earth: the self-organizing biosphere* // N.-Y.: Columbia Univ. Press. 1999. 241 p.
- Sorokin D.Y., Kuenen, J.G. 2005. Alkaliphilic chemolithotrophs from soda lakes // *FEMS Microbiol. Ecol.* Vol. 52. P. 287–295.
- Stal L. 2000. Cyanobacterial mats and stromatolites // *The ecology of cyanobacteria* Eds. B. Whitton, M. Potts Netherlands: Kluwer Acad. Publ. P. 61–120.
- Svetlitchnyi V., Rainey F., Wiegel J. 1996. *Thermosyntropha lipolytica* gen. nov., sp. nov., a lipolytic, anaerobic, alkalitolerant, thermophilic bacterium utilizing short-chain and long-chain fatty acids in syntrophic coculture with a methanogenic archaeum // *Int. J. Syst. Bacteriol.* Vol. 46. P. 1131–1137.
- Tindall B.J., Ross H.N.M., Grant W.D. 1984. *Natronobacterium* gen. nov., and *Natronococcus* gen. nov., two new genera of haloalkaliphilic archaeobacteria // *Syst. Appl. Microbiol.* Vol. 5. P. 41–57.
- Xu Y., Fan H., Ventosa A., Grant W.D. et al. 2005. *Haloalkalicoccus tibetensis* gen. nov., sp. nov., representing a novel genus of haloalkaliphilic archaea // *Inertnl. J. Syst. Evolut. Microbiol.* Vol. 55. P. 2501–2505.
- Yamaguchi K.E., Johnson C.M., Beard B.L., Ohmoto H. 2005. Biogeochemical cycling of iron in the Archaen-Proterozoic Earth: constraints from iron isotope variations in sedimentary rock from Kaapvaal and Pilbara Cratons // *Chem. Geol.* Vol. 218. P. 135–169.
- Zavarzin G.A. 2003. Diversity of cyano-bacterial mats // *Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth*. Eds. W.E. Krumbein, D.M. Peterson, G.A. Zavarzin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 141–150.
- Zavarzin G.A., Zhilina T.N. 2000. Anaerobic chemotrophic alkaliphiles // *Diverse microbial Worlds* / J. Seckbach (ed.). Netherlands: Kluwer Acad. Publ. P. 191–208.

УДК 56.01

Архей Карелии и бактериальная палеонтология

М.М. Астафьева

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: astafieva@paleo.ru

Описаны недавно обнаруженные биоморфные микроструктуры из верхнеархейских (лопийских) пород Северной Карелии. Предположено присутствие различных микроорганизмов бактериальной природы, цианобактерий и, возможно, даже эвкариот.

Ключевые слова: архей, микроорганизмы, бактерии, цианобактерии, прокариоты, эвкариоты

До последнего времени достоверные находки фоссилизированных остатков эвкариот в архейских отложениях практически не были известны. Исключение составляет работа Б.В. Тимофеева (1982), в которой описаны акритархи из верхнего архея Центральной Карелии и Среднего Приднепровья.

Однако из-за психологической неподготовленности научного сообщества эта работа прошла практически незамеченной, и, мало того, сама возможность нахождения эвкариот в архейских отложениях до сих пор у многих вызывает большие сомнения. Напомню, что традиционно первое появление эвкариот относят к ганфлинтскому времени раннего протерозоя (Schopf, 1983; Knoll, 1994; Сергеев, 2002).

В этой связи А.Ю. Розанов поставил задачу изучения ранних этапов эволюции биосферы Земли, проведения палеоклиматических и палеогеографических реконструкций и обсуждения времени первого появления различных групп организмов, в том числе и некоторых эвкариот. Для ее решения он предложил, во-первых, пересмотреть ряд препаратов из коллекции Тимофеева и, во-вторых, в случае подтверждения данных Тимофеева провести дополнительный сбор каменного материала из архея Карелии.

До недавних пор изучение ископаемых микроорганизмов докембрия, в том числе и архея, традиционно проводилось лишь в шлифах и мацератах (препаратах, полученных химическим разложением пород) под поляризационным оптическим микроскопом. Электронная микроскопия для исследования ископаемых микроорганизмов, как ни странно, почти не применялась. В процессе бактериально-палеонтологических исследований стало ясно, что микроорганизмы часто прекрасно фоссилизируются и сохраняются в ископаемом состоянии (Розанов, 2003). Причем долгое время считалось, что хорошая сохранность характерна для микроорганизмов только в кремнистых породах (Barghoorn, Tylor, 1965; Schopf, 1983; Весталл, Велш, 2002). К тому же в этих работах речь шла преимущественно об ископаемых бактериальных остатках.

При любезном содействии сотрудников ИГГД РАН (Т.Н. Герман и В.Н. Подковырова) А.Ю. Розанов, С.А. Афонин, М.М. Астафьева просмотрели препараты из коллекции Б.В. Тимофеева. Полученные результаты подтвердили правильность его выводов. В связи с этим А.Ю. Розановым было решено провести более детальные исследования архейских пород, используя другие методы, в том числе и метод электронной микроскопии.

После проверки данных Тимофеева летом 2004 г. сотрудниками ИГГД РАН совместно с сотрудниками ПИН РАН были организованы специальные сборы архейских пород, перспективных в отношении ископаемых бактериальных форм.

Полевые работы проводились в северной части Хизоваарской структуры, входящей в состав Парандовско-Тикшозерского зеленокаменного пояса. Хизоваарская структура выполнена мощным, сложно устроенным комплексом вулканогенно-осадочных пород (Кожевников, 2000). Возраст нижней части этого комплекса установлен по возрасту прорывающих его фельзитических даек (2803 ± 35 млн. лет). Верхняя часть осадочного комплекса прорывается дайками риодацитов и гранодиоритов с изотопным возрастом 2706 ± 7 млн. лет.

Особый интерес для нас представляла вулканогенно-осадочная ассоциация среднего и кислого состава из нижней части разреза. Она состоит из трех членов: нижняя метаандезитовая толща перекрывается горизонтами кварцевых аренитов, сменяющимися вулканогенно-осадочными породами преимущественно кислого состава. В зоне контакта андезитов с кварцевыми аренитами предыдущими исследователями отмечались горизонты кор выветривания. В ходе полевых работ были отобраны образцы из ископаемых зон выветривания, кварцевых аренитов и залегающих на аренитах туфогенно-осадочных пород и углеродистых сланцев.

Все отобранные образцы изучались на электронном сканирующем микроскопе CamScan-4. Исследовались только свежие сколы пород, отобранные образцы промывались спиртом и для дегазации просушивались в муфельной печи, затем опылялись золотом или никелем. Химические анализы выполнялись микрозондом.

Микроорганизмы, встреченные в изученных породах, можно разделить на три группы: микроорганизмы, đồngовозрастные с вмещающими породами, эндолиты, т.е. формы, обитавшие в уже образованных породах, и, наконец, формы, представляющие современное засорение.

К первой группе мы относим микроорганизмы, обитавшие непосредственно в бассейне осадконакопления независимо от того, принимали они участие (прямое или косвенное) в процессе образования породы или нет. Отличительная черта микроорганизмов, одновозрастных со вмещающими породами, по нашему мнению, это их слияние с породами. В этом случае микроорганизмы представляют как бы одно целое с породой или же вся порода буквально сложена микроструктурами.

Эндолиты обитают в трещинах пород, а также в пространствах между зернами породы. Кроме того, они могут сверливаться в карбонатные породы или частицы. К этой группе организмов могут относиться бактерии, грибы, водоросли и лишайники. Эндолиты широко распространены и описаны из разнообразных местообитаний, включая холодные пустыни (Westall, Folk, 2003). Эндолитные микроорганизмы встречены и в наших образцах. Классический пример — это обрастание кристаллов или зерен породы колониями микробов (рис. 1, слева). Также относительно легко можно распознать заполнение бактериями трещин в породе (рис. 1, справа). Естественно, в этих случаях никакой речи об одновозрастности бактериоморфных структур с породами быть не может.

И, наконец, необходимо учитывать возможное современное микробное «прорастание» поверхности образцов, как в природных условиях, так и во время транспортировки и хранения. Под микроскопом бактериальное засорение такого рода также довольно легко

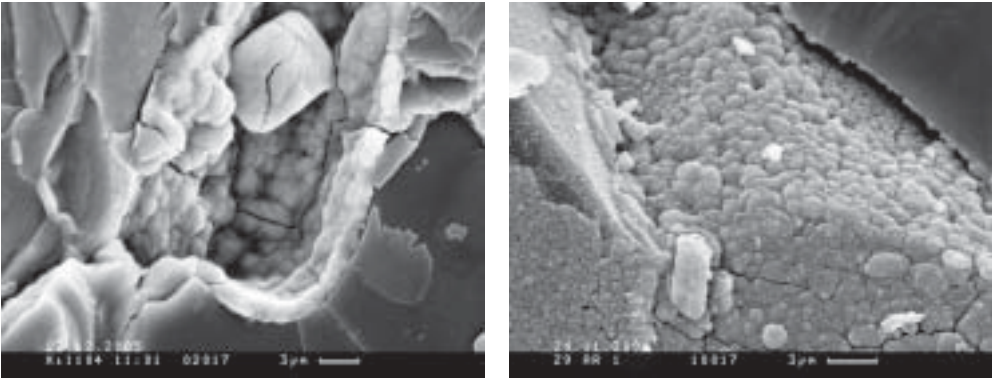


Рис. 1. Ископаемые эндолиты: обрастание зерен породы колониями микробов (слева), заполнение трещин бактериями (справа).

распознаваемо. В этом случае мы видим основную массу породы как бы покрытую (сверху) микробными остатками. Чтобы исключить такое загрязнение, образцы в поле отбирались только со свежими сколами. Только свежие сколы породы использовались также при просмотре образцов в электронном микроскопе.

Статья посвящена биоморфным образованиям, которые органично вплетаются во вмещающие породы, представляя с ними одно целое, и которые мы считаем одновозрастными с ними.

Биоморфные образования, обнаруженные нами, представлены нитевидными, натечными, коккоидными формами и т.д. В результате исследований также были получены данные, позволяющие подтвердить возможность присутствия эвкариот уже в архее (Astafieva et al., 2005; Rozanov, 2005).

1. Нитевидные и палочковидные формы встречены в углеродсодержащих сланцах, кварцитах (метапесчаниках) и туфогенно-осадочных породах. Большая часть этих структур представлена нитями диаметром, как правило, порядка 3–5 мкм, длина которых может достигать (или даже превышать) 100 мкм (рис. 2).

На снимках видны довольно толстые чехлы нитчатых форм. Поверхность их негладкая, бугорчатая. В левом верхнем углу снимка виден продольный разрез чехла, который показан рядом в увеличенном виде. Интересно, что чехол изнутри покрыт мелкими ($d < 0,5$ мкм)

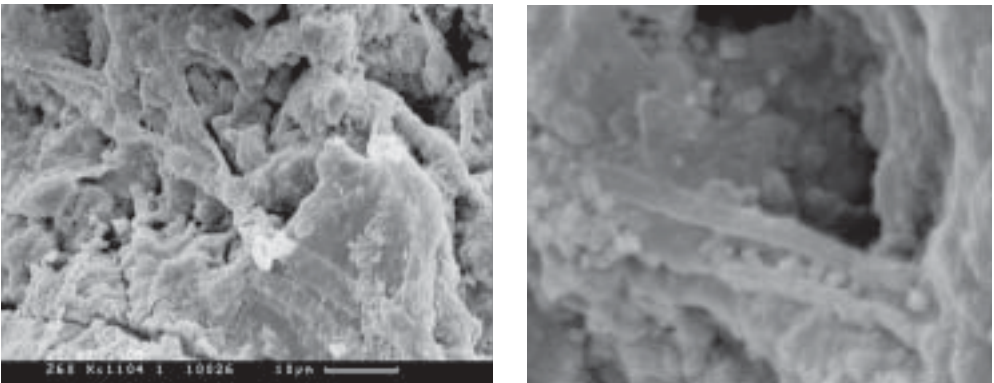


Рис. 2. Нитевидные формы в архейских углеродсодержащих сланцах Хизоваара (справа увеличенный фрагмент верхней левой части левого снимка).

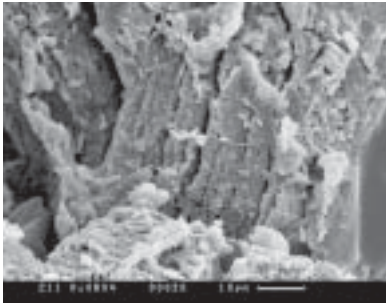


Рис. 3. Структура, напоминающая слой циано-бактериального мата.

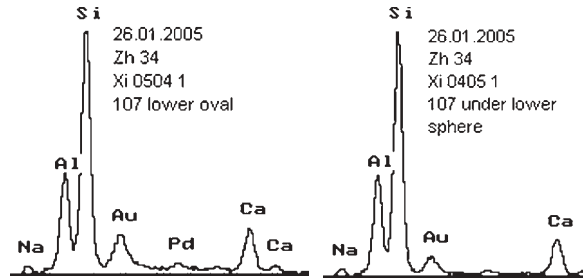


Рис. 4. Химический состав коккоидных форм (слева) и вмещающих пород (справа).

сферическими гранулами, по всей видимости, опаловыми. Это изображение напоминает начальную стадию выпадения опала, когда в клеточной оболочке образуются островки из сросшихся сферических гранул. Процесс подобного окремнения микроорганизмов был изучен на современных естественных объектах из термальных источников кальдеры Узон на Камчатке, где он происходит при концентрации кремнезема не меньше предела насыщения (Крылов, Тихомирова, 1988). Судя по морфологии и размерам, архейские нитчатые структуры, вероятно, относятся к цианобактериям. Интересно отметить, что в одном образце обнаружена структура, напоминающая цианобактериальный мат (рис. 3).

2. Коккоидные формы в лопийских породах Хизоваара также встречены как в углеродсодержащих сланцах, так и туфогенно-осадочных породах. Эти формы представлены несколькими модификациями.

В углеродсодержащих сланцах, туфопесчаниках (метапесчаниках с примесью кислого вулканического материала), туфогенно-осадочных и осадочных породах встречены довольно своеобразные коккоидные формы. Химический состав их соответствует составу вмещающих пород (рис. 4).

Эти кокки представляют собой округлые формы диаметром порядка 2–5 мкм, которые почти всегда образуют скопления (рис. 5).

Поверхность этих сфер покрыта как бы «пушистой» оболочкой, довольно плотной и толстой, облегающей каждую кокку в отдельности. На некоторых экземплярах наблюдаются

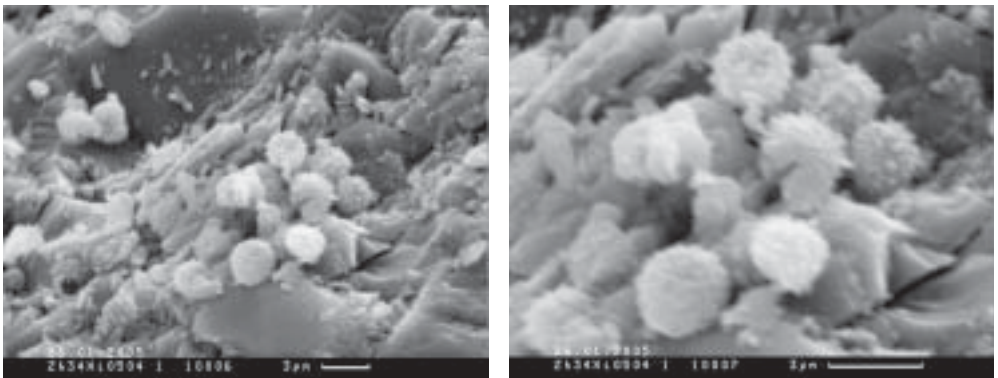


Рис. 5. Коккоидные формы из метапесчаника, туфопесчаника.

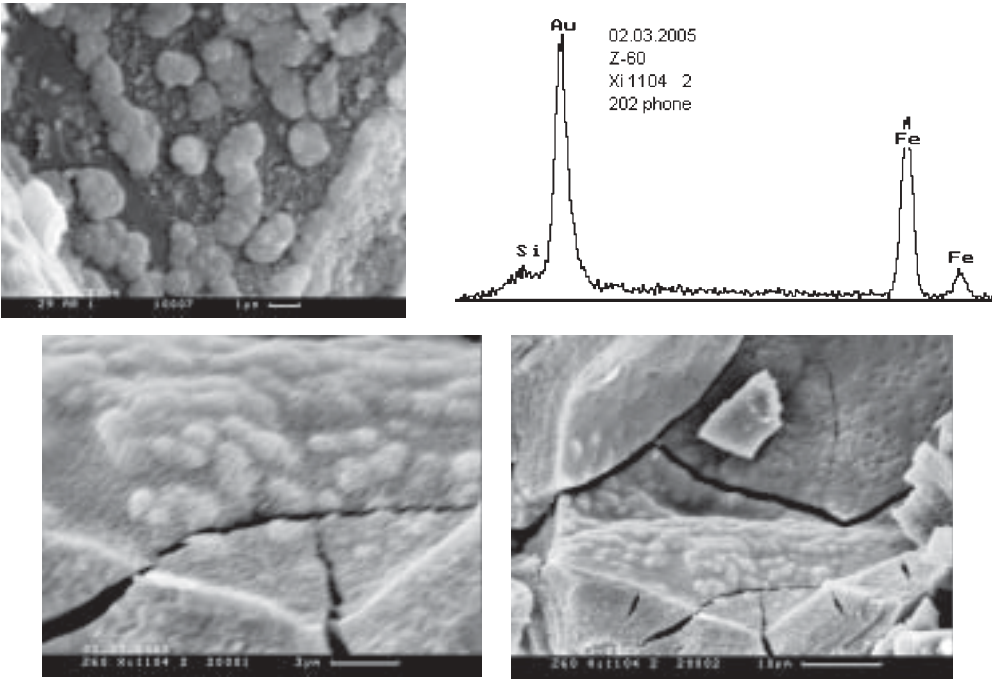


Рис. 6. Коккоидные структуры, связанные с ожелезнением из углеродсодержащих сланцев. Мы предполагаем, что эти структуры — ожелезненные остатки коккоидных бактерий или железобактерии. Однако не исключено, что они являются эндолитами.

трещины в этом покрове. Наличие подобной орнаментированной оболочки является признаком, характерным как для прокариот, так и для эвкариот.

Другие группы обнаруженных в углеродсодержащих сланцах коккоидных структур связаны с ожелезнением.

Во-первых, это несколько более мелкие (диаметр до 2 мкм), ожелезненные округлые формы, как правило, соединенные в цепочки или образующие сплошную массу (рис. 6).

Во-вторых, это одиночные кокки, имеющие неровную бугорчатую поверхность, диаметром 3–4 мкм, вкрапленные в породу (рис. 7).

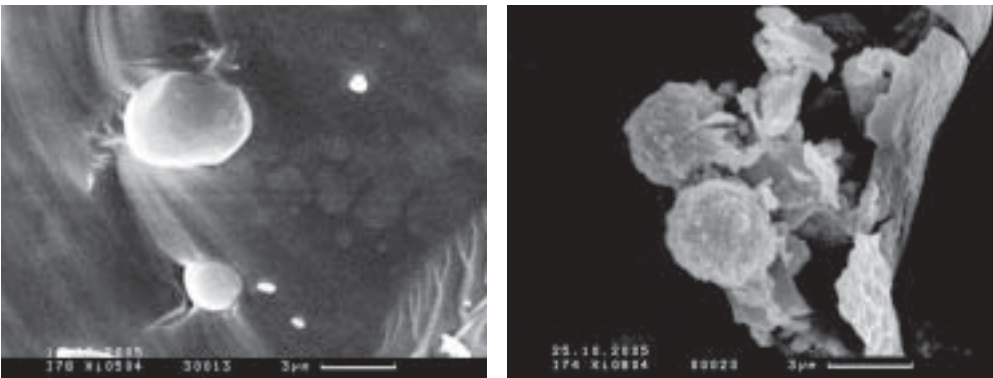


Рис. 7. Одиночные коккоидные формы, отмеченные лишь в туфогенно-осадочных породах.

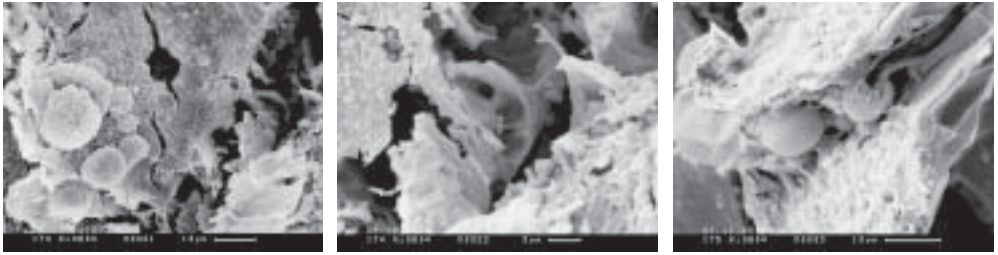


Рис. 8. Коккоидные формы с шероховатой поверхностью.

В-третьих, это более крупные сферические формы с диаметром порядка 10 мкм (рис. 8). Они особенно интересны тем, что представлены кокками (состоящими в основном из кремния и железа), с сильно шероховатой (пупырчатой) поверхностью.

В некоторых случаях эти коккоидные формы покрыты довольно толстой неровной бугорчатой, пузырчатой оболочкой (чехлом или покрывалом), в химическом составе которой резко превалирует железо (рис. 9).

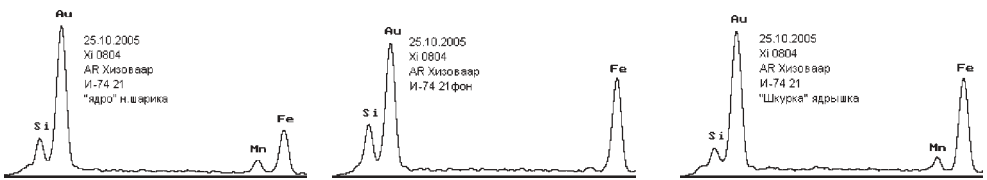


Рис. 9. Химический состав ядра коккоидной формы (слева), вмещающих пород (в середине) и «чехла» кокки (справа).

Можно предположить, что этот покров ни что иное, как ожеженный гликокаликс, покрывавший эти формы при жизни. Есть и другое, несколько менее вероятное предположение, что ожеженный покров — это вторичное образование, которое может быть связано с деятельностью эндолитов. Внутреннее строение этих коккоидных структур, по всей видимости, представлено на рис. 8 в середине и говорит о довольно сложной структуре этих форм.

К этой группе примыкают своеобразные «пушистые» формы. Их, вероятно, можно рассматривать как биогенную форму, покрытую «игольчатой» ожеженной оболочкой (рис. 10).

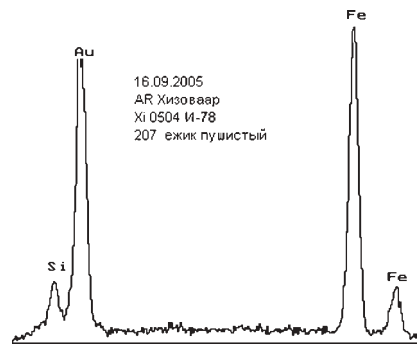
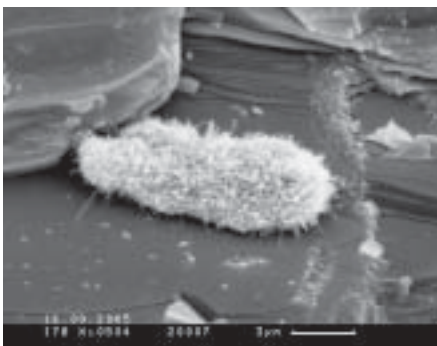


Рис. 10. Биогенная форма, покрытая «игольчатой» ожеженной оболочкой, и ее химический анализ.

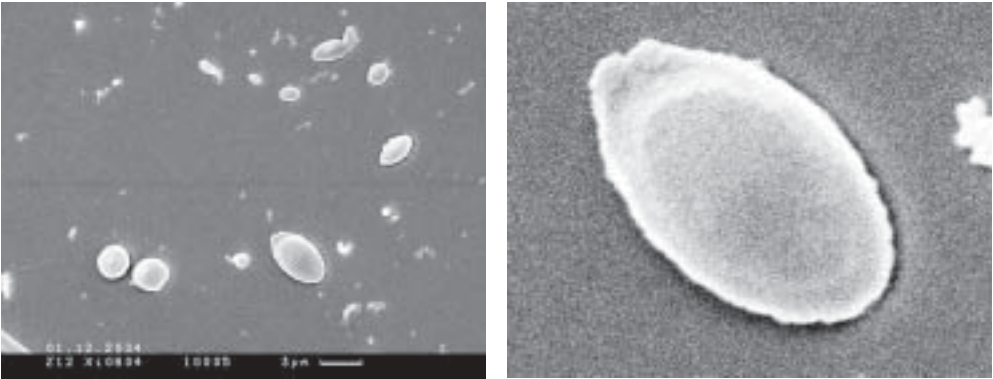


Рис. 11. Уплющенно-овальные формы в туфогенно-осадочных породах. Справа – увеличенный фрагмент левого снимка.

Однако хорошая сохранность иглоочек настораживает, и не исключено, что эти формы являются более поздними образованиями.

3. В туфогенно-осадочных породах обнаружены также своеобразные уплощенно-овальные формы, длина которых достигает 5 мкм, ширина — порядка 3 мкм. Они погружены или, можно сказать, «утоплены» во вмещающие породы (рис. 11). Поэтому, мы считаем их одновозрастными с породами, т.е. лопийскими.

Эти формы по краям окантованы тонким выпуклым валиком, на одной из узких сторон которого видны два миниатюрных ($d < 0,5$ мкм) шаровидных образования (рис. 11, справа). На другом снимке наблюдается возможно деление клеток: от материнской клетки отпочковывается более мелкая дочерняя клетка (рис. 12).

Встречены также сложноорганизованные формы. Во-первых, обнаружена бутылочковидная форма, покрытая чешуйчатыми пластинками (рис. 13).

Эта форма напоминает представителей позднепротерозойского рода *Melanocyrrillium*, занимающего неясное систематическое положение. Отличие неопротерозойских форм *Melanocyrrillium* от архейских в их большем размере (на порядок). Ранее высказывалось мнение, что *Melanocyrrillium* следует относить к Chitinozoa (Bloeser et al., 1977). Однако позднее было показано, что *Melanocyrrillium* и хитинозои не имеют родственных отношений (Bloeser, 1985). Этим же автором было высказано предположение, что меланоцирилиумы представляют стадию цист (или, возможно, какой-то другой тип репродуктивной стадии) некоторых организмов (неопределенных водорослей, причем сам этот организм, вероятно, не обладал возможностью сохраняться в той физической среде, в ко-

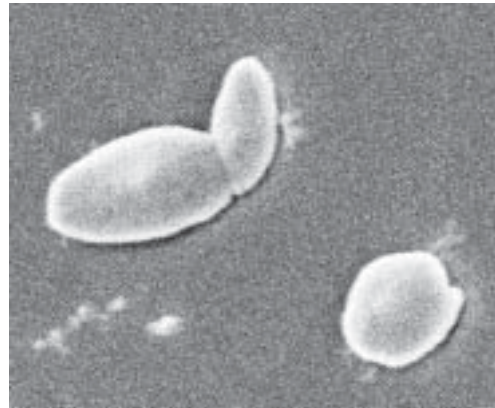


Рис. 12. Характер деления уплощенно-овальных структур. Такой тип деления характерен для низших грибов. Напоминаю, что клеточный цикл размножения бактерий осуществляется путем бинарного деления. При этом все компоненты клетки распределяются между сестринскими клетками поровну.

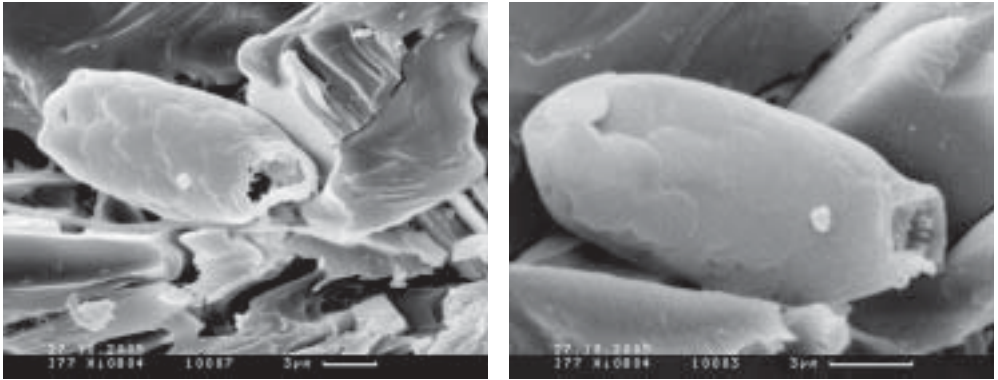


Рис. 13. Бутылочковидная форма из туфогенно-осадочных пород.

торой его «цисты» (*Melanocyrrillium*) сохранялись. *Melanocyrrillium* также относили к спорангиям водорослей (Horodyski, 1987) и к гетеротрофным планктонным протистам? сходным с тинтиннидами (Fairchild et al., 1978; Knoll and Vidal, 1980; Knoll, Calder, 1983). Дж. Шопф (Schopf, 1992) предположил, что бутылочковидные формы являются цистами раковинных амёб. Однако С.М. Портер и А.Х. Нолл (Porter, Khol, 2000) предложили отнести их (роды *Melanocyrrillium* и *Saraburina*) к самим раковинным амёбам. Такая интерпретация укрепляет ту точку зрения, согласно которой диверсификация эвкариот уже в среднепротерозойское время была достаточно продвинутой. Если предположить, что наши «бутылочки» одновозрастны с вмещающими их породами, а данных, опровергающих это, не обнаружено, то можно говорить о существовании в позднеархейских морях представителей эвкариот: либо водорослей, либо раковинных амёб. Однако наши находки единичны, имеют слишком высокую сохранность, и поэтому мы пока воздерживаемся от окончательных выводов.

Проведенные исследования позволяют предположить присутствие в позднеархейских морях Северной Карелии разнообразных микроорганизмов бактериальной природы, а также, возможно, и эвкариотных форм.

Я искренне благодарна А.Б. Вревскому, Т.Н. Герман, В.Н. Подковырову, Н.А. Алфимовой, В.А. Матреничеву, Я.Е. Малаховской, Л.М. Герасименко, М.А. Федонкину за помощь в сборе материалов, за ценные советы, обсуждение рукописи в процессе работы, а также А.В. Кравцеву и Л.Т. Протасевичу за помощь в работе на электронном сканирующем микроскопе CamScan-4.

Работа выполнена по программе Президиума РАН «Возникновение и эволюция биосферы», подпрограмма II («Возникновение жизни и эволюция геобиологических систем»). Она поддержана грантами РФФИ 05-04-48008, 03-05-64499 и НШ-974.2003.5.

Литература

- Весталл Ф., Велш М. 2002. Раннеархейские ископаемые бактерии // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 84–90
- Кожеников В.Н. 2000. Архейские зеленокаменные пояса Карельского кратона как аккреционные орогены. Петрозаводск: Карельск. Научн. центр РАН. 223 с.
- Крылов И.Н., Тихомирова Н.С. 1988. К образованию кремнистых микрофоссилий // Палеонтол. журн. № 3. С.3–9.

- Розанов А.Ю. 2003. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. № 6. С. 41–49.
- Сергеев В.Н. 2002. Окремненные микрофоссилии // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 91–96.
- Тимофеев Б.В. 1982. Микрофитофоссилии раннего докембрия. Л.: Наука. 128 с.
- Ушатинская Г.Т. Процесс окремнения // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН. С. 66–67.
- Astafieva M.M., Hoover R.B., Rozanov A. Yu., Vrevskiy A.B. 2005. Fossil microorganisms in Archaean deposits of Northern Karelia // Proceed. SPIE. Vol. 5906. Instruments, Methods, and Missions for Astrobiology. Bellingham. P. 5906-1 – 5906-6.
- Barghoorn E.S., Tylor S.A. 1965. Microorganisms from the Gunflint cherts // Science. Vol. 147. No 3658. P. 563–577.
- Bloeser B. 1985. *Melanocyrrillium* a new genus of structurally complex Late Proterozoic microfossils from the Kwaguant formation (Chuar Group), Grand Canyon, Arizona // J. Paleontol. Vol. 59. No. 5. P. 741–765.
- Bloeser B., Schopf J.W., Horodyski R.J., Breed W.J. 1977. Chitinozoan from the Late Precambrian Chuar Group of the Grand Canyon, Arizona // Science. Vol. 195. P. 676–679.
- Fairchild T.R., Barbour A.P., Haralyi N.L.E. 1978. Microfossils in the «Eopaleozoic» Jacadigo Group at Urucum, Mato Grosso, south-west Brazil // Bol. Inst. Geoscien. Univ. Sao Paulo. No. 9. P. 74–79.
- Horodyski R.J. 1987. A new occurrence of the vase-shaped fossil *Melanocyrrillium* and new data on this relatively complex Late Precambrian fossil // Geol. Soc. Amer. Abstr. with Programs. No. 19. P. 707.
- Knoll, A.H. 1994. Neozoic evolution and end nomenal change // Early life on Earth. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 439–449.
- Knoll, A.H., Calder S. 1983. Microbiotas of the late Precambrian Rysso Formation, Nordaustlandet, Svalbard // Paleontology. Vol. 26. P. 467–496.
- Knoll A.H., Vidal G. 1980. Late Proterozoic vase-shaped microfossils from the Visingso Beds, Sweden // Geol. Foreningens I Stockholm Forhandlingar. Bd. 102. S. 207–211.
- Porter S.M., Kholm A.H. 2000. Testate amoebae in the Neoproterozoic Era: evidence from vase-shaped microfossils in the Chuar Group, Grand Canyon // Paleobiology. Vol. 26. No. 3. P. 360–385.
- Rozanov A.Yu. 2005. Geological events in the Precambrian Era // Proc. SPIE. Instruments, Methods and Mission for Astrobiology. SPIE Bellingham, San Diego, California: 5906. 59060N-1– 59060N-9.
- Schopf J.W., eds. 1983. Earth's biosphere, its origin and evolution. Princeton: Univ. Press. 544 p.
- Schopf J.W. 1992. Evolution of the Proterozoic biosphere: benchmarks, tempo, and mode // Schopf J.W., Klein C., eds. The Proterozoic biosphere: a multidisciplinary study. Cambridge: Univ. Press. P. 585–600.
- Westall F., Folk R.L. 2003. Exogenous carbonaceous microstructures in Early Archaean cherts and BIFs from the Isua Greenstone Belt: implications for the search for life in ancient rocks // Precambrian Research. 2003. Vol. 126. P. 313–330.

УДК 778.317.571.61

Изучение в сканирующем электронном микроскопе континентальных фосфоритов из Амурской области

Е.А. Жегалло ¹, Э.Л. Школьник ²

¹ Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: zheg@paleo.ru

² Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток

E-mail: gelik@mai.ru

Впервые в сканирующем электронном микроскопе изучены континентальные тонкозернистые фосфориты, обнаруженные в верхнемеловой цагайской свите около Благовещенска. Установлено, что в отличие от известных озерных фосфоритов Закавказья они содержат ограниченное количество фосфатизированных диатомовых водорослей, но в основном состоят их разнообразных по форме микробных, а также, вероятно, и растительных остатков. Подобный фосфатогенез, видимо, характерен для загишных пойменных и старичных озер влажных, умеренно теплых районов.

Ключевые слова: континентальные фосфориты, фосфатогенез, микробные остатки, бактерии, диатомовые водоросли.

Как известно, именно морские фосфориты составляют подавляющую и экономическую наиболее важную часть накоплений фосфата кальция в осадочных отложениях мира. Тем не менее, фосфатная седиментация уже достаточно давно установлена и в континентальных отложениях. В свое время один из авторов настоящей статьи описал такие образования в верхнемеловой цагайской свите Амуро-Зейской низменности, в том числе и впервые найденные у г. Благовещенска (Школьник, 1973).

Фосфатносные породы близкого характера установлены также в континентальных нижнемеловых толщах Читинской области и Бурятии (Школьник, 1973). Фосфатность, связанная с озерными диатомовыми накоплениями, описана из Закавказья (Карпов и др., 1977). Возможно, последние являются близким аналогом пока единственного разрабатываемого, довольно крупного месторождения континентальных фосфоритов в Танзании (Notholt, 1990). Фосфориты здесь приурочены к плейстоценовым озерным осадкам в южной части оз. Маньяра на северо-востоке этой страны, недалеко от вулкана Килиманджаро, в 600–700 км от побережья Индийского океана. Запасы кремнистых рыхлых тонкозернистых руд с содержанием 18,5% P_2O_5 оценены в 10 млн. т, твердых и полутвердых руд с 10% P_2O_5 — 6 млн. т. Они разрабатываются открытым способом. Как видно, даже столь экзотические образования, как континентальные фосфориты, могут

иногда представлять экономический интерес, и изучение их нельзя заранее считать бесперспективным.

С другой стороны, наш интерес к изучению континентальных фосфоритов связан с решением общих проблем фосфатогенеза и его причин. Поэтому нам представлялось важным изучить в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) именно фосфориты цагайской свиты, в которых, в отличие от фосфоритов Закавказья с их прекрасно выраженной фосфатизацией диатомовых илов, при оптическом изучении, кроме крайне редких остатков, похожих на спикулы губок, ничего не было обнаружено. В свете полученных данных о биологической основе морских фосфоритов мира (Школьник и др., 1999) такое изучение могло бы пролить свет на специфику фосфатогенеза в озерно-аллювиальных фациях цагайских слоев, тем более, что до сих пор такие исследования не проводились ни в России, ни за рубежом.

Объектом изучения послужили наиболее богатые по содержанию фосфора (27–29% P_2O_5) образцы фосфоритов из района г. Благовещенка (Школьник, 1973). Здесь, вдоль правого берега р. Зеи, в русловых отложениях у берегового уступа на расстоянии до 1 км встречаются плитчатые плотные гальки размером до 20×30×7 см. Они содержат спорово-пыльцевой комплекс цагайской свиты, широко распространенной в южной части Амуро-Зейской низменности. Фосфатность цагайской свиты была подтверждена целым рядом находок фосфоритных слоев в этом районе и севернее. Изучались наиболее тонкозернистые, слоистые (слойки 0,5–1,0 см) алевроитовые разности, в которых в преобладающей массе очень тонко- и скрытокристаллического фосфата присутствуют алевроитовые зерна кварца и полевого шпата, редкие глинистые частицы, тонкие включения сидерита (участками до 7–9%), гидроксиды железа, редко — пирит. Фосфат и редкие включения минералов иногда цементируются тонкими полосками кварца или опала(?) и сидерита.

Образцы исследовались в СЭМ (Cam-Scan-4). Для этого использовались свежие сколы породы и непокрытые шлифы. Лишь после значительного (до 15 мин.) протравливания 5% соляной кислотой удалось получить реальное строение основной массы фосфата, хотя определенные формы видны и без травления. Исследования были проведены в ПИН РАН.

Основная масса фосфата при детальном изучении оказалась сложенной достаточно сложно построенными микробными массами. в основном кокковидной, реже нитчатой, формы, и отдельными панцирями диатомовых водорослей (табл. 1, фиг. 1). Кокковидные формы, слагающие основную массу фосфоритов представляют собой шаровидные бактерии, диаметром до 3 мкм. Они образуют плотные скопления, в которых отдельные кокки сливаются, и только при протравливании можно увидеть отдельные экземпляры (табл. 1, фиг. 2). Нитчатые формы встречаются значительно реже. Они образуют прослойки (табл. 1,

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ 1

Все образцы взяты из коллекции Э.Л.Школьника, собранной им в 1972 г. из верхнемеловой цагайской свиты у Благовещенка и принадлежащей ДВГИ ДВО РАН.

Фиг. 1. Общий вид фосфоритов, состоящих из кокковидных форм, обломка панциря диатомеи и пучка нитчатых бактерий; образец нетравленный.

Фиг. 2. Фосфорит, состоящий из фосфатизированных кокковидных бактерий; образец протравлен соляной кислотой.

Фиг. 3. Фосфорит, содержащий прослой нитчатых бактерий; образец нетравленный.

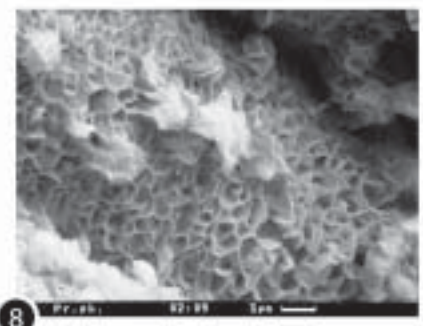
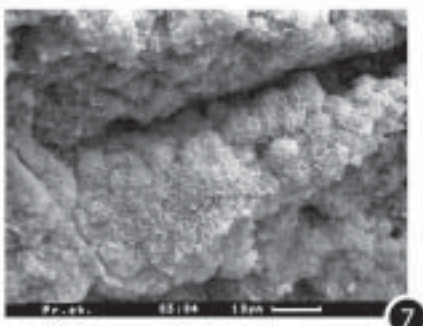
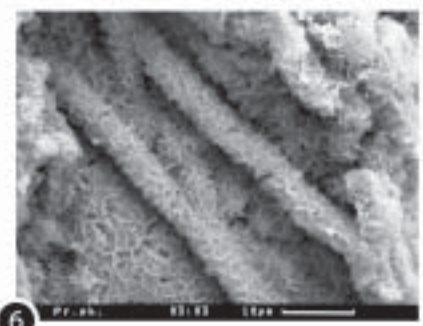
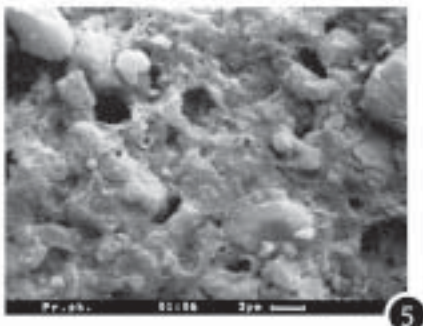
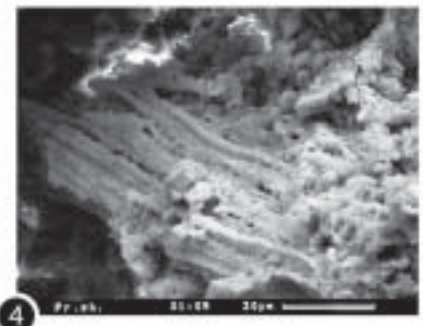
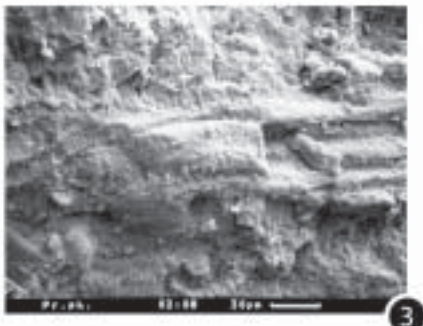
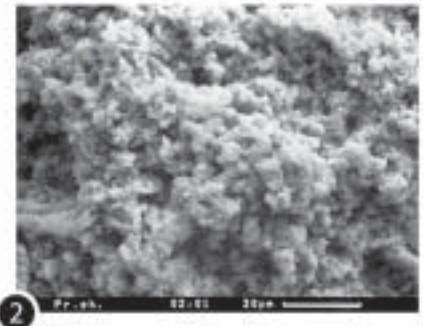
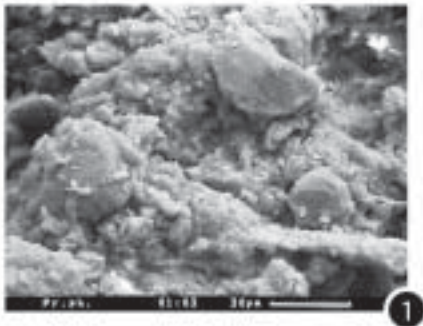
Фиг. 4. Фосфатизированные нитчатые и кокковидные бактерии; образец протравлен.

Фиг. 5. Маленькие полые трубочки — чехлы нитчатых бактерий в среди общей массы; образец нетравленный.

Фиг. 6. Нитчатые бактерии с гликокаликсом; образец протравлен.

Фиг. 7. Скопление кокковидных бактерий с гликокаликсом; образец протравлен.

ТАБЛИЦА I



фиг. 3, 4) или отдельные пучки (табл. I, фиг. 1) среди кокковидных форм. Внешне в породе они выглядят как микрослойки (табл. I, фиг. 3), но при протравливании хорошо видны тонкие нити диаметром 3 мкм (табл. I, фиг. 4). Кроме этого, среди коккоидов присутствуют отдельные мелкие нитчатые формы диаметром 1,5 мкм в виде полых трубочек, скорее всего представляющих чехлы нитей (табл. I, фиг. 5). Особый интерес вызывают находки нитчатых и коккоидных бактерий, поверхность которых и окружающая порода покрыты ячеисто-сетчатыми образованиями из сложного сочетания (по данным микронзондового анализа) фосфата, железа, карбоната и кремнезема (табл. I фиг. 6–8). Высотой до 1–1,5 мкм и с ячейкой до 3 мкм они полностью без каких-либо перерывов покрывают указанные поверхности, явно сохраняясь при травлении. Подобные образования похожи на минерализованный гликокаликс — гликопротеидную слизь, обычно выделяемую клетками бактериального сообщества в процессе своей жизнедеятельности и выполняющую защитную функцию (Жмур, Горленко, 1989; Бактериальная палеонтология, 2002).

Как уже было сказано, среди микробной массы встречаются фосфатизированные панцири диатомовых водорослей, от которых сохраняется только общая форма створок (рис. 1, а, б). В основном они представляют собой отдельные экземпляры, но иногда участками порода даже приближается к диатомитам, но все же с преобладанием микробных матов.

Изредка встречаются неясные остатки — своеобразные трубкообразные, конусовидные образования (рис. 1, в), не очень понятного происхождения; возможно, это растительные остатки.

Особую группу составляют шаровидные формы на фоне основных сложных микробных войлоков (рис. 1, г).

Характер фосфатизированных слоев достаточно специфичен и, вероятно, отражает условия седиментации как в терригенной цагайской свите, так и вообще в озерно-аллювиальных системах с влажным, умеренно теплым климатом, но с относительно свободной циркуляцией, без значительного отложения карбонатных осадков. Присутствие, хотя и ограниченного, диатомового планктона может ассоциироваться с заметным присутствием туфогенных пород в разрезах свиты. Сравнительно грубая слоистость, но без признаков ее нарушения при тонкоалевритовом характере детрита, говорит об осадках либо временных пойменных или более стабильных старичных, либо вообще постоянных озер со сравнительно ограниченной циркуляцией и водообменом, по крайней мере, участками и эпизодического характера. Эпифитовые маты из синезеленых бактерий обычны в современных и древних озерах различного типа (Обстановки осадконакопления..., 1990). Тесная ассоциация с сидеритом говорит об умеренно восстановительных условиях в осадке существенно микробных матов, в различной степени разубоженных притоком терригенных частиц, при чем образование таких биогенных отложений было эпизодическим; может быть, играли роль даже сезонные факторы, поскольку мощность фосфатных прослоев не превышает первые десятки сантиметров.

Таким образом, в условиях аллювиально-озерных фаций гумидных зон при умеренно теплом климате главную роль в начальной фосфатизации играют микробные отложения, включающие диатомовые водоросли и, вероятно, небольшие фрагменты растительности от микрофитов до макрофитов. Именно такие осадки в относительно восстановительных условиях стягивали фосфор из окружающей среды с абсолютно точным фосфатным замещением всех органических остатков этого осадка. Мы не можем считать такой фосфатогенез принципиально отличным от морского фосфатогенеза, который происходит, очевидно, в более восстановительных условиях, с сульфат-редукцией и формированием пирита, а не сидерита. Может быть, последнее и является единственным заметным раз-

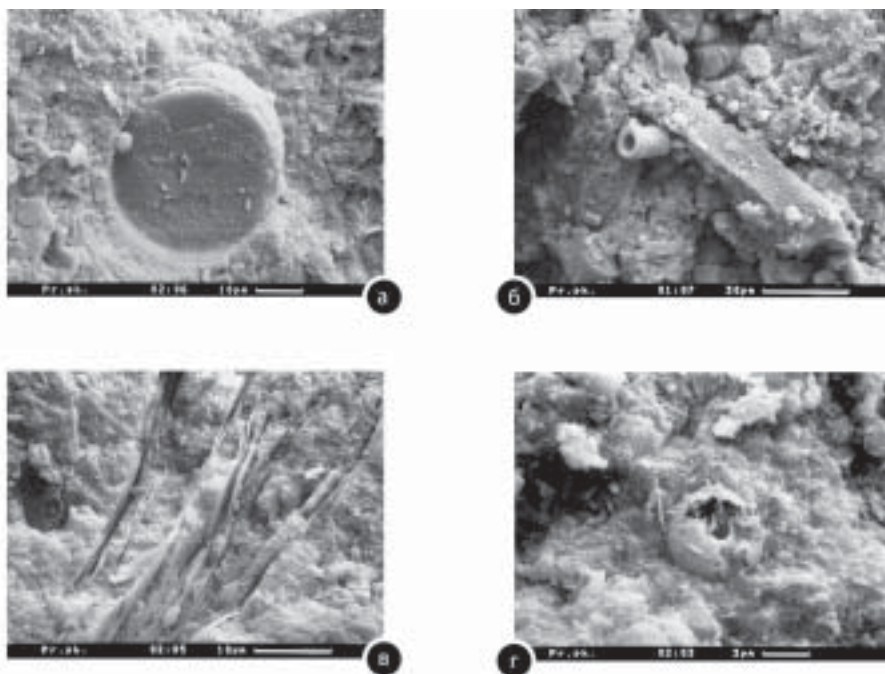


Рис. 1. Фосфориты цагайанской свиты с органическими остатками: а — фосфатизированный панцирь диатомей, б — протравленный образец с панцирями диатомовых водорослей, в — фосфатизированные трубкообразные, конусовидные образования, возможно, растительные остатки, г — шаровидная форма на фоне микробного войлока.

lichem, но случаи возникновения таких условий в континентальных обстановках, очевидно, сравнительно редки. По-видимому, фосфатизированные, существенно диатомовые, осадки чаще отлагались в озерных обстановках, особенно последние 10–15 млн. лет, и возможности выявления заметных концентраций фосфатов в них кажутся, весьма вероятными и более масштабными, особенно в вулканических областях.

Работа выполнена по программе Президиума РАН «Возникновение и эволюция биосферы», подпрограмма II, и при поддержке ведущей научной школы № НШ-974.2003.5

Литература

- Бактериальная палеонтология. 2002. / А.Ю. Розанов (ред.). М.: ПИН РАН. 188 с.
- Жмур С.И., Горленко В.М. 1989. Роль цианобактерий в формировании черных сланцев докембрия // 9-й Межд. симпозиум по биогеохимии окружающей среды: Тезисы. М. С. 218.
- Карпов М.И., Михайлов А.С., Озол А.А. и др. 1977. Фосфориты в озерных отложениях Закавказья // Сов. геология. № 8. С. 124–130.
- Обстановки осадконакопления и фации. 1990. Под. ред. Х. Реддинга. Т.1. М.: Мир. 350 с.
- Школьник Э.Л. 1973. Фосфориты в верхнемеловых континентальных отложениях Амуро-Зейской впадины // Геология и геофизика. № 12. С. 136–142.
- Школьник Э.Л., Тан Т., Еганов Э.А. и др. 1997. Природа фосфатных зерен и фосфоритов крупнейших бассейнов мира. Владивосток: Дальнаука. 207 с.
- Notholt A. 1990. Mining of Tanzania // Min. Ann. Rev. June. P. 124–125.

УДК 575.26:56

Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии

С.В. Рожнов

Палеонтологический институт РАН

E-mail: rozhnov@paleo.ru

Палеонтологические данные показывают, что гомологические ряды признаков и архаическое морфологическое многообразие являются отражением закономерного развития системы признаков и последовательного формирования иерархии планов строения таксонов. Становление высших таксонов многоклеточных животных было направлено от выработки общего плана строения к появлению на этой основе более частных деталей и новых планов строения, характеризующих таксоны менее высокого ранга.

Ключевые слова: архаическое многообразие, закон гомологических рядов, кембрий, ордовик, археосиаты, иглокожие, эокриноиды, морские лилии.

Многообразие животного мира не сводится к таксономическому разнообразию. Каждая особь, даже если она получена в результате клонирования, в чем-то своеобразна и неповторима. Охватить целиком это многообразие было бы невозможно, если бы не его структурированность, в первую очередь иерархическая. Каждое животное, каждый организм состоит как бы из наложенных одна на другую систем признаков разного уровня сложности, последовательно или параллельно развивающихся в онтогенезе. Одна система образует общий план строения организма, его архетип. Другие системы признаков формируют его более частные особенности. Все эти системы признаков выстраиваются в стройную иерархию, которой в систематическом плане более или менее соответствует иерархия таксонов. Одни признаки, таким образом, характерны для большого массива организмов, характеризуя, например, тип. Другие признаки характерны для объединений меньшего размера — классов, отрядов, семейств и родов. На каждом таком систематическом уровне определяющие этот уровень признаки, с одной стороны, постоянны и неизменны, а с другой, в разной степени изменчивы. Желание выявить в этой изменчивости порядок привело к формулированию Н.И. Вавиловым (1920) закона гомологических рядов, согласно которому в близких таксонах многие признаки проявляются параллельно. Сравнение морфологических различий в высших и низших группах одного филогенетического ствола выявило еще одну особенность распределения признаков разного уровня, названную исходным, архаическим или конструктивным морфологическим многообразием (Мамкаев, 1991). Оба этих явления были продемонстрированы сначала

на современных организмах, то есть на одном временном «срезе», хотя и были интерпретированы как результат исторического развития. И гомологические ряды, и архаическое многообразие можно изучать с позиции генетики и биологии развития. Но как не велики достижения современной молекулярной генетики и биологии развития, процесс изменения в реальном геологическом времени может реконструировать только палеонтология. И это принесло неожиданные и важные результаты, касающиеся в первую очередь происхождения высших таксонов. Поэтому в этой статье рассмотрим обе этих концепции с точки зрения палеонтологии.

Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова

Н.И. Вавилов в 1920 г. впервые вывел закон гомологичных рядов, показывающий параллельную изменчивость ряда признаков у близких таксонов. На этом законе была основана надежда на создание гипотетической таблицы биологических новаций, аналогичной периодической системе элементов. Наиболее полный параллелизм признаков обнаруживается внутри вида. Гомологические ряды были основаны на существовании видового радикала, то есть признака, общего для всех форм вида и отличающих его от других видов. Другие признаки варьируют, и могут быть идентичными у разных видов. Как раз эти варьирующие признаки и составляют гомологические ряды у разных видов. Проявляются гомологические ряды признаков и среди таксонов более высокого ранга, хотя и не столь полно, как у видов. Но именно эта параллельная изменчивость признаков наиболее интересна, особенно для палеонтологов, так как имеет отношение к макроэволюции.

Закон гомологических рядов вызвал большой интерес у генетиков. Первоначально казалось, что важно различать гомологию ложную и истинную (Медников, 1980). Ведь сходные признаки могли кодироваться разными генами. К настоящему времени генетики показали огромную сложность пути от гена до признака, многоступенчатость и многофакторность проявления признака в фенотипе (см., например, статью в настоящем сборнике: Колчанов, Суслов, 2006). Соответственно, и понятие о гомологии признаков стало более сложным и неопределенным с точки зрения генетики. Отличить истинную и ложную гомологию по принципу гомологии гена оказывается просто невозможно, так как проявление признака контролируется не отдельным геном, а геной сетью, которая может иметь изменчивую конфигурацию. Это означает, что гомология определяется не генетикой, а историческим развитием признака, которое наиболее полно фиксируется в рамках палеонтологии. Именно поэтому построение гомологических рядов оказалось возможным на палеонтологическом материале, где говорить о генетической подоплеке признаков не представляется возможным.

Одновременно с Н.И. Вавиловым и независимо от него гомологическая изменчивость была показана на палеонтологическом материале Д. Соболевым (1923). Изучая филогению гониатидных аммонитов, он составил таблицу, в которой показано параллельное развитие многих признаков. Собрав большое количество других примеров параллельного развития, Соболев считает, что «параллельное развитие является типичным способом преобразования органического мира» (с. 64).

Трагическая судьба Н.И. Вавилова, как и всей биологической науки в СССР, надолго увела в тень исследования гомологических рядов. И одним из первых, кто снова вывел эти идеи в свет, был А.Ю. Розанов (1961). Прежде всего, он показал, что параллельная изменчивость очень широко распространена среди археоциат и поэтому большинство попыток систематизации этой кембрийской группы невольно делалось на основе анализа

закономерностей гомологической изменчивости. Начиная с шестидесятых годов прошлого века, он постоянно исследовал гомологическую изменчивость у археоциат (Розанов, 1961; Розанов, Миссаржевский, 1966), и объединил результаты этих исследований в известной монографии «Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия» (Розанов, 1973). По его данным, наиболее отчетливо наличие гомологических рядов прослеживается на уровне рода. Представленная им таблица гомологических рядов правильных археоциат, включающая 140 родов, позволяла предсказывать существование новых родов. Поэтому дальнейшие исследования археоциат позволили ему заполнить таблицу уже 221 родом (Дебрени, Журавлев, Розанов, 1989). Таким образом, Розанов показал на примере археоциат, что выявление гомологической изменчивости, во-первых, имеет большое значение для систематики организмов, а во-вторых, позволяет оценивать полноту геологической летописи и валидность данных по той или иной группе организмов.

Другая важная закономерность, показанная А.Ю. Розановым (1973) при анализе гомологических рядов археоциат, связана с выявлением этапов развития основных признаков археоциат. Оказалось, что выявленные в истории четыре этапа в развитии правильных археоциат могут быть положены в основу расчленения нижнего кембрия, а строгая выдержанность их смены во времени и пространстве позволяет создать единую глобальную ярусную и зональную шкалы. Такая практическая значимость выявленных этапов свидетельствует об их высокой достоверности. Для биологии наличие гомологических рядов и их закономерных изменений в геологическом времени свидетельствует о том, что признаки таксона представляют собой развивающуюся во времени систему со своими обратными связями. Системность изменения признаков таксона подтверждает показанное Розановым соотношение между появлением признаков правильных археоциат и количеством их родов (рис. 1). Оказалось, что количество новых признаков прибавлялось постепенно в течение томмотского и атдабанского ярусов, но на границах

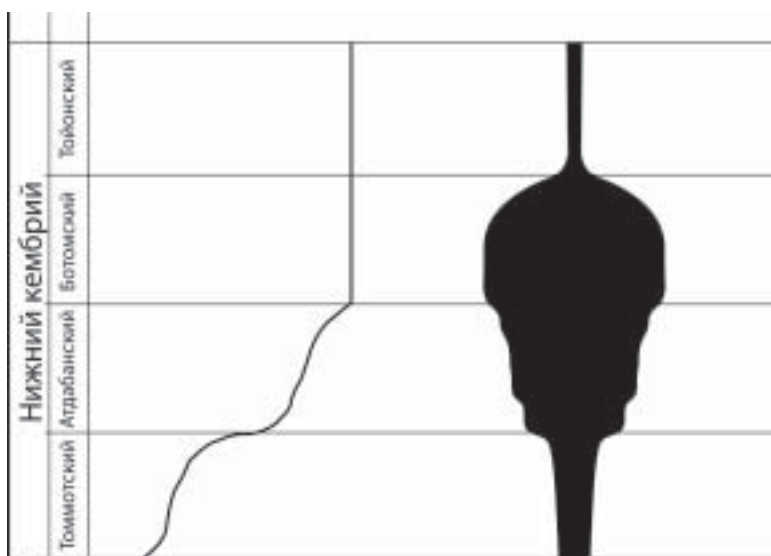


Рис. 1. Схема соотношения появления признаков правильных археоциат и количества их родов (из Розанов, 1973, с изменениями).

этих ярусов их число увеличивалось более резко. Число родов увеличивалось пропорционально числу появившихся признаков. Но с начала ботомского яруса новые признаки у археоциат больше не появлялись. Таким образом, в ботоме новые таксоны, причем в количестве не меньшем, чем раньше, появлялись за счет перекомбинации уже выработанных признаков. Для того, чтобы понять особенности этой развивающейся системы признаков, необходимо сопоставить закон гомологических рядов с принципом архаического многообразия и полифилетическими особенностями становления планов строения высших таксонов, известными под названиями «маммализация» (Татаринов, 1976), «артроподизация» (Пономаренко, 1993, 2004), «криноидизация» (Рожнов, 2002, 2005) и др.

Архаическое многообразие

План строения и архаическое многообразие

Каждый таксон обладает определенным планом строения. С морфологической точки зрения план строения представляет собой неразрывное единство признаков определенного уровня. С морфогенетической точки зрения это единство определенных морфогенетических возможностей. Иерархии таксонов должна соответствовать определенная иерархия планов строения, или архетипов, как морфологических, так и морфогенетических. Но немалое число групп самого разного ранга нарушают эту иерархию. То вдруг в небольшом семействе мы наблюдаем изменчивость признаков, обычно постоянных в родственных семействах и характерных для отрядного уровня или выше. То в примитивной по многим признакам группе обнаруживается признак, характеризующий более высокоразвитые таксоны. То совсем маленькая группа, буквально несколько родов, имеет столь необычное сочетание признаков высокого таксономического ранга, что ее выделяют в самостоятельный класс. Круг этих явлений связывают со становлением конструкции организма на том или ином систематическом уровне (Мамкаев, 1991). Поэтому оно получило название конструктивного, или исходного морфологического многообразия. Этими названиями акцентируется внимание на том, что такое многообразие отражает особенности конструирования плана строения организма, типа организации того или иного систематического уровня. Но среди палеонтологов утвердилось другое название для этого явления — архаическое многообразие.

Мамкаев (1991, с. 50) следующим образом формулирует выявленную им при сравнении таксонов по характеру их многообразия закономерность: «чем ближе таксон к тому эволюционному этапу, на котором формировалась данная морфофункциональная система, тем больше конструктивное многообразие этой системы в данном таксоне». С этим выводом трудно не согласиться, так как он основан на большом фактическом материале. Но этот фактический материал ограничен практически только ныне живущими организмами, в первую очередь ресничными червями, которые не сохраняются в ископаемом состоянии и поэтому не отражены в палеонтологической летописи. А многие важные особенности конкретного протекания формирования морфологического многообразия невозможно выявить без обращения к палеонтологическому материалу (Воробьева, Хинчлифф, 1991).

Разнообразие классов иглокожих

Попытаемся развернуть процесс формирования морфологического многообразия и формирования типа организации в реальном геологическом времени, используя для этих

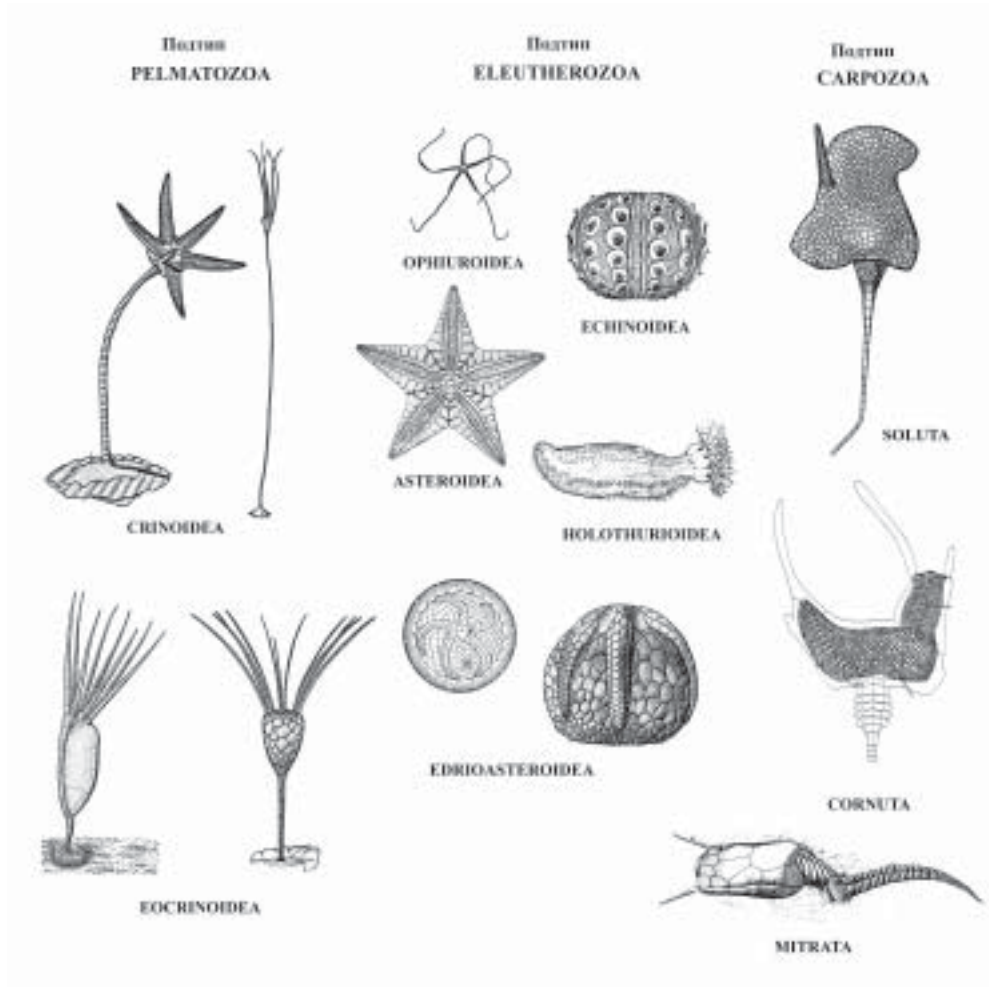


Рис. 2. Некоторые представители трех подтипов иглокожих (из Рожнов, 2005).

целей данные по иглокожим (рису 2). Скелет иглокожих обладает богатой морфологией и хорошо отражает строение мягкого тела. История их эволюционного развития подробно представлена в геологической летописи. Поэтому иглокожие и являются одной из наиболее подходящих групп для этих целей. Мы рассмотрим особенности архаического многообразия иглокожих на уровне классов.

В типе иглокожих в настоящее время признается около 20 классов (рис. 3). Эти классы содержат разное число родов и имеют разную продолжительность существования. Больших классов, число родов в которых значительно больше сотни и существовавших не менее 500 млн. лет, всего пять. Это те классы, которые существуют в настоящее время: морские лилии, морские ежи, морские звезды, офиуры и голотурии. Средних классов, число родов в которых значительно больше десяти, но не превышает сотни, а длительность существования больше сотни миллионов лет, но не превышает значительно трехсот млн. лет, семь. Малых классов, число родов в которых не превышает обычно десятка, а длительность существования — нескольких

<i>Геологический в возраст</i>	Малые классы (меньше 20 родов)	Средние классы (20 – 100 родов)	Большие классы (более 100 родов)
<i>Силур</i>		Blastoidea	
<i>Ордовик</i>	Paracrinoidea Parablastoidea Coronata Ophiocystoidea Cyclocystoidea	Rhombifera Diploporita	Crinoidea Echinoidea Asteroidea Ophiuroidea ?Holothuroidea
<i>Кембрий</i>	Ctenocystoidea Cincta Helicoplacoidea	Stylophora Soluta Eocrinoidea Edrioasteroidea	

Рис. 2. Первое появление классов иглокожих в геологической летописи и их разделение по числу родов.

десятков миллионов лет, — около 8. Большие классы появились в ордовике и дожили до современности. Средние классы существовали только в палеозое, преимущественно в раннем и среднем, малые классы — только в раннем палеозое. Главным критерием выделения классов является невозможность вывести план строения одного класса из плана строения другого. Как только такая возможность появляется, даже не очень хорошо обоснованная, классы обычно объединяются в один. Примером может служить объединение офиур и морских звезд в единый класс стеллероидей, так как их древнейшие представители сходны между собой по морфологии скелета. Но по особенностям личиночного развития офиуры ближе к морским ежам. Поэтому такое объединение признается не всеми. Так же обстоит дело и с малыми классами. Некоторые малые классы аннулируются и входят в состав других классов при новой интерпретации морфологии или при появлении новых данных. Примером могут служить классы *Nemistreptocrinoidea* и *Edrioblastoidea*.

Становление классов иглокожих во времени

В истории развития иглокожих, как и всей морской бентосной биоты, выделяется несколько крупных рубежей, на каждом из которых происходят значительные изменения таксономического состава различных групп животных и их численного соотношения, происходит смена лидирующих групп (Rozhnov, 2002; Рожнов, 2005). Каждый из этих рубежей значительно отличается от других многими особенностями, главная из которых — это максимальный таксономический ранг, подверженный изменению (рис. 4). Так, к границе кембрия и докембрия было приурочено, видимо, возникновение всех 33 типов многоклеточных животных, доживших до современности, а может, и некоторых надтипов (Valentine, 2004). На границе кембрия и ордовика возникали таксоны рангом не выше класса или иногда подтипа. Например, из 20 классов иглокожих 12 впервые появились в ордовике, в том числе все пять, доживших до современности. После этого времени больше ни одного нового класса не появилось. На пермо-триасовой границе ранг новых таксонов не превышал подкласса и обычно был на уровне отряда, а на границе мела и палеогена он ограничивался уровнем семейств и надсемейств и лишь иногда отрядов. Это однозначно указывает на то, что фауна морских беспозвоночных развивалась в значительной степени синхронно и направленно от выработки общего плана строения к совер-

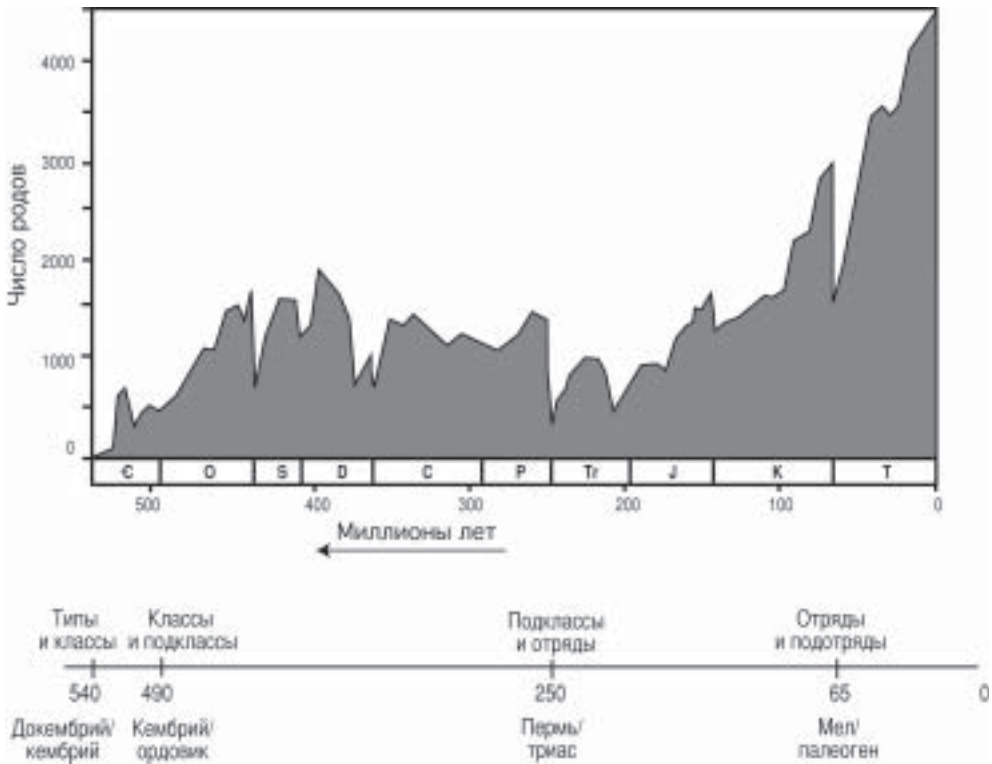


Рис. 4. Изменение числа родов морских животных в фанерозое (по Sepkoski, 1995) и наибольший таксономический уровень эволюционной радиации морских животных на основных границах фанерозоя (по Rozhnov, 2002).

шенствованию частных структур, и в определенные короткие периоды времени формирование новых структур резко ускорялось.

Ордовикская эволюционная радиация: особенности появления новых классов пельматозойных иглокожих

Во время ордовикской радиации сформировалось большинство классов иглокожих. Самый обширный в ордовике подтип *Pelmatozoa* включает 7–8 классов. К нему относятся иглокожие, имеющие пищевоборные выросты, руки или брахиолы, в той или иной степени выраженную пятилучевую симметрию и обычно стебель, которым они прикреплялись к субстрату. Это морские лилии, ромбиферы, диплопориты, бластоидеи с предковыми для них коронатами, паракриноидеи, парабластоидеи и эокриноидеи. Лишь один из этих классов, эокриноидеи, существовал в кембрии, а остальные появились в ордовике¹. Именно этот класс, скорее всего, и дал начало всем остальным классам пельматозойных иглокожих в ордовике. Для понимания процесса эволюции иглокожих важно обрисовать возможность перестройки эокриноидного плана строения в планы строения производных, более поздних классов, прежде всего в криноидный план строения.

¹ Бластоидеи, самые ранние представители которых пока известны только из силура, являются исключением, подтверждающим общее правило

Для перехода от эокриноидного плана строения к криноидному было необходимо по крайней мере семь параллельных изменений структур скелета, а не только перестройка брахиолонесущих амбулакров в руки, как обычно принято считать (Rozhnov, 2002; Рожнов, 2005). Поэтому протокриноидеи, описанные из нижнего ордовика Юты (Guensburg, Sprinkle, 2001, 2003) являются скорее отдельной ветвью эокриноидей с криноидными чертами, давшей начало камератам, или тупиковой ветвью, чем исходной группой для всех криноидей.

Появление криноидных признаков среди эокриноидей было неоднократным. В течение кембрия и раннего ордовика происходило накопление таких признаков в морфологии эокриноидей или, по крайней мере, морфогенетических возможностей для их появления у взрослых особей. Путем различного рода гетерохроний (Смирнов, 1991; McKinney, McNamara, 1991), прежде всего педоморфоза (сохранением во взрослом состоянии потомков ювенильных признаков предков), эти признаки могли комбинироваться у взрослых особей в самых разных сочетаниях, нередко очень необычных. Это и обеспечивало явление «архаического многообразия», столь характерное для таксономических групп в начальной стадии своего развития. В результате среди эокриноидей мы можем наблюдать практически все признаки, которые позже стали определяющими для морских лилий, но сочетание этих признаков часто необычное и всегда неполное — каких-нибудь криноидных признаков обязательно не хватает. Лишь комбинация всех семи структур приводила к типичному криноидному плану строения.

Кроме криноидного плана строения, таким же образом, путем комбинаторики ряда других структур, возникли планы строения и других классов. Малые классы иглокожих также имеют свою особенную комбинацию признаков того же ранга, что и большие классы. Поэтому они и были обособлены именно как классы. Но в отличие от других классов, эта комбинация признаков была малоперспективной для широкого и длительного развития.

Таким образом, появление признаков, составляющих план строения нового таксона, происходило еще в рамках предкового таксона, причем не обязательно у взрослых особей и в полностью сформированном виде. Комбинаторика этих признаков, основанная на различного рода гетерохрониях в онтогенезе, приводила к стабильному сочетанию признаков, образующих план строения нового таксона.

Комбинация признаков: появление ограничений при формировании нового плана строения

В чем же различие между признаками, появившимися у предка и не входящих в его план строения, и таким же признаком, но уже входящим в план строения нового таксона? На этот вопрос молекулярная генетика и биология развития могут дать какой-то конкретный «механический» ответ. Например, подчинение формирования этих признаков на одной из стадий онтогенеза особым регуляторным генам, влияющим на реализацию плана строения организма (Гилберт и др., 1997). Эмбриологи свяжут эти признаки архетипа с формированием в онтогенезе особых «узлов сходства» (Белоусов, 1993). Палеонтология же лишь показывает, что до определенного момента в историческом развитии эти признаки могли появляться, существовать и изменяться независимо друг от друга, а после их вхождения в план строения нового таксона они становятся связанными в единое целое и друг без друга уже существовать не могут. И этот вывод можно сделать несмотря на то, что в дальнейшей эволюции отдельные признаки плана строения иногда могут исчезать у некоторых таксонов. Например, изредка могут появляться морские ли-

лии без рук или без стебля. Эти случаи не опровергают общего правила, потому что, во-первых, исчезновение таких признаков наблюдается лишь в маленьких тупиковых линиях развития, а во-вторых, они на самом деле все равно присутствуют в виде неразвившихся зачатков (например, как особая табличка вместо стебля). Иногда такой неразвившийся зачаток незрим для палеонтолога, и можно лишь предположить его присутствие в виде несохранившейся бесскелетной структуры. Поэтому данные палеонтологии определенно свидетельствуют о том, что различия между признаками еще не вошедшими в план строения и уже вошедшими отражают изменение во времени особенностей вовлеченности признаков и структур в систему развивающегося организма по определенным законам. Признаки, вошедшие в план строения организма, в дальнейшей эволюции организмов уже из него не исчезают, а сохраняются хотя бы в виде нереализованных возможностей.

Эти особенности формирования планов строения видны и в других подтипах иглокожих.

Ордовикская радиация: модель формирования планов строения классов элевтероидных иглокожих

Подтип Eleutherozoa признается не всеми исследователями. Действительно, голотурии требуют особого подхода, так как их палеонтологическая летопись слишком скудна для сравнительно-морфологических обобщений. Сильно различается морфология морских ежей, морских звезд и офиур. Их эмбриональное развитие и личинки отличаются не менее сильно. Но с точки зрения палеонтологии корни этих современных классов, кроме, может быть, голотурий, следует искать среди кембрийских эдриоастероидей. Не вдаваясь в подробности морфологии, можно сказать, что предков этих животных просто больше негде искать, кроме как среди эдриоастероидей. Предположение о происхождении их непосредственно от каких-либо бесскелетных предков кажется совсем невероятным. Кембрийские эдриоастероидеи по характеру своего многообразия вполне аналогичны кембрийским эокриноидеям. Поэтому в кембрии оба эти таксона, эокриноидеи и эдриоастероидеи, с точки зрения сочетания признаков, вошедших в ордовике в планы строения появившихся классов, представляют собой именно подтипы, не разделенные на классы.

Карпозойные иглокожие: различия между кембрийской и ордовикской эволюционными радиациями иглокожих

Эдриоастероидеи и эокриноидеи дали начало многочисленным новым классам во время ордовикской эволюционной радиации. Все классы карпозойных иглокожих появились в кембрии. Характерной чертой подтипа Carozoa является полное отсутствие радиальной симметрии. К нему относятся несколько резко различающихся между собой классов, интерпретация морфологии которых до сих пор неоднозначна. Примером может служить непрекращающийся спор между сторонниками кальциохордатной и аулокофорной теории строения стилофор — раннепалеозойских животных, имевших типичный иглокожный скелет, но без радиальной симметрии, и, видимо, амбулакальной системы (Jefferies, 1986). Членистый отросток стилофор сторонниками кальциохордатной теории считается хвостом, гомологичным хвосту современных хордовых, а согласно аулокофорной теории этот отросток является пищесборным, похожим на руку офиур.

Другая группа карпозойных иглокожих, солюты, обладала типичным иглокожным скелетом из монокристаллических кальцитовых табличек со стереомной структурой и

двумя членистыми отростками (Rozhnov, Jefferies, 1996). Солоты несомненно имели амбулакральную систему, о чем свидетельствует пронизанная многочисленными порами мадрепоритовая табличка у основания одного из членистых отростков — руки. Детально изученная морфология руки показывает, что она выполняла пищесборную функцию и функционировала так же, как и рука современных морских лилий: триада щупалец в каждом метамере руки работала с разделением функций (Jefferies, 1990). Таким образом, амбулакральная система солот функционально была такой же, как у морских лилий, но морфологически сильно отличалась, обладая единственным радиальным каналом, отходящим, очевидно, от мешковидного гидроцеля, а не от кольцевого амбулакального канала, как у радиально симметричных иглокожих. Другой членистый отросток представлял собой хвост, вполне гомологичный хвосту хордовых, но не гомологичный стеблю морских лилий (Rozhnov, 2002). Таким образом, у этих животных наблюдается сочетание некоторых признаков двух типов животного мира — иглокожих и хордовых. Это в той или иной степени касается и других карпозойных групп. Но как бы ни интерпретировать их строение, оно в любом случае отражает комбинаторику признаков очень высокого ранга, возникавшую при обособлении планов строения иглокожих и хордовых.

Таким образом, палеонтологические данные свидетельствуют, что становление плана строения высших таксонов раннепалеозойских иглокожих шло путем комбинаторики ранее появившихся признаков, которые приобрели высокий таксономический ранг только после их соединения в единый архетип. Механизм этой комбинаторики был обусловлен разнообразными проявлениями гетерохроний, в первую очередь педоморфозом. Здесь следует представить себе картину чередования наращивания онтогенеза у разных представителей иглокожих, связанного с увеличением размера тела и его последующего «оседания», смещения на более ранние онтогенетические стадии и сокращения, обусловленные усовершенствованием морфогенетических процессов. Неравномерность этого оседания и приводила к различного рода гетерохрониям. При этом наиболее конструктивно подогнанные сочетания признаков определили становление новых крупных таксонов, приуроченное к определенным рубежам в развитии морской биоты, обусловленным быстрыми изменениями внешней среды. С точки зрения возможности сочетания признаков, составляющих планы строения, эокриноидеи и эдриоастероидеи в кембрии являлись неразделенными на классы подтипами, тогда как в ордовике эти подтипы не были едиными, а были разделены на классы, в каждом из которых были собственные ограничения на сочетания признаков, и соответственно, собственное архаическое многообразие. Такую таксономическую дифференцировку в филогенезе, по аналогии с так называемым эпигенетическим ландшафтом, предложенным Уоддингтоном (Waddington, 1957) для иллюстрации канализированности морфогенетических процессов в онтогенезе, можно представить в виде периодически разветвляющихся наклонных желобов, разделенных гребнями. Шарик, символизирующий развитие таксона, спускаясь вниз по такому желобу, из-за неровностей дна может перекачываться от одного борта желоба до другого. Это символизирует возможности изменчивости таксона. При разветвлении долины шарик попадает в более узкий желоб — размах изменчивости становится меньшим и имеет иной характер. Это символизирует уменьшение ранга таксонов, которые могут возникнуть после попадания шарика в новый желоб после ветвления. Малые классы особенно ярко подчеркивают эти особенности появления новых классов и не являются переходными группами между более крупными классами. С этой точки зрения малые классы иглокожих, появившиеся в кембрии, являются по своему уровню организации плана строения скорее монотипическими подтипами, чем собствен-

но классами. Это отражается в их архаическом многообразии — сочетании признаков хордовых и иглокожих. Классы, появившиеся в ордовике — это именно классы по уровню организации, что отражено в характерной комбинаторике признаков. Таким образом, представленные данные свидетельствуют о направленности эволюции иглокожих от формирования архетипа, выработки общего плана строения, к появлению более частных деталей, в значительной степени основанных на комбинаторике и обусловленных процессами гетерохроний.

Экстраполяция полученных данных по формированию высших таксонов иглокожих на более древние фауны многоклеточных приводит к точке зрения, согласно которой докембрийские, вендские многоклеточные являются «чистыми» надтипами или группами сходного ранга и невозможно их относить к конкретным более поздним типам и классам, хотя многие признаки их как бы уже существуют. В таком случае одновременное возникновение минерализованного скелета сразу во многих группах многоклеточных животных объясняется, с одной стороны, близостью первого появления этих групп во времени, а с другой, во многих случаях параллельно возникшей возможностью выделять минеральный скелет согласно закону гомологических рядов.

Роль параллельного появления признаков при становлении высших таксонов

Архаическое многообразие, выражающееся в появлении короткоживущих малых таксонов с планами строения, включающими необычные признаки по сравнению с планом строения долгоживущего крупного таксона, является, по данным палеонтологии, характерным явлением при возникновении высших таксонов. Вместе с тем, в рамках архаического многообразия мы видим одинаковые признаки у разных таксонов одного ранга. Они, как мы видели на примере археоциат, могут составлять хорошие гомологические ряды. Подобные гомологические ряды можно составить из этих же признаков до того момента, как они вошли в состав плана строения, появляясь широким фронтом среди многих групп предкового таксона. С существованием именно таких гомологических рядов было связано формирование плана строения нового таксона на основе параллельного развития нескольких близкородственных групп. Это явление было убедительно показано на примере появления признаков млекопитающих в морфологии звероподобных рептилий и было названо маммализацией (Татаринов, 1976). Появление широким фронтом признаков артропод во время кембрийской эволюционной радиации было описано Пономаренко (2005). С таким же процессом, который можно назвать криноидезацией, было связано появление плана строения морских лилий (Rozhnov, 2002; Рожнов, 2005). Известны и многие другие примеры, которые показывают широкое распространение этого явления и доказывают способность близкородственных групп сформировать единый план строения нового таксона на основе существования гомологических рядов.

Заключение

Гомологические ряды и архаическое многообразие являются разными сторонами единого процесса системного развития признаков в таксонах, и поэтому их яркое и постоянное проявление при формировании новых планов строения на всех таксономических уровнях является неотъемлемой чертой эволюции. Палеонтологические данные о становлении высших таксонов в геологическом времени убедительно свидетельствуют о

направленности эволюции многоклеточных животных от формирования архетипа, выработки общего плана строения, к появлению более частных деталей, на основе которых возникают новые планы строения таксонов менее высокого ранга. Новые планы строения возникают на основе комбинаций признаков путем разного рода гетерохроний в онтогенезе сразу нескольких близкородственных групп.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ 05-04-49244 и 06-05-64641 и является вкладом в программы президиума РАН № 18 «Происхождение и эволюция биосферы» (подпрограмма 2) и № 11 «Биоразнообразии и динамика генофондов».

Литература

- Белоусов Л.В. 1993. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ. 304 с.
- Вавилов Н.И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов. 16 с.
- Воробьева Э.И., Хинчлифф Р. 1991. Проблема трансформаций плавников рыб в тетраподные конечности // Журн. общ. биол. Т. 52. № 2. С. 192–204.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А. 1997. Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. Т. 28. № 5. С. 325–343.
- Дебрени Ф., Журавлев А.Ю., Розанов А.Ю. 1989. Правильные археоциаты // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 233. М.: Наука. 198 с.
- Колчанов Н.А., Суслов В.В. 2006. Кодирование и эволюция сложности биологической организации // Эволюция биосферы биоразнообразия. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 60–96.
- Мамкаев Ю.В. 1991. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология / Воробьева Э.И., Вронский А.А. (ред.). Киев: Наукова Думка. С. 88–103.
- Медников Б.М. 1980. Закон гомологической изменчивости. М.: Знание. 64 с.
- Пономаренко А.Г. 2005. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира / Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научных изданий КМК. С. 146–155.
- Рожнов С.В. 2005. Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов иглокожих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира / Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научных изданий КМК. С. 156–170.
- Розанов А.Ю. 1961. Некоторые закономерности эволюции археоциат // Бюлл. Моск. об-ва испытю природы. Отд. Геол. Т. 36. № 6. С. 118–119
- Розанов А.Ю. 1973. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука. 164 с.
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В. 1966. Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия // Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 148. М.: Наука. 120 с.
- Смирнов С.В. 1991. Педоморфоз как механизм эволюционных преобразований организмов // Современная эволюционная морфология. / Воробьева Э.И., Вронский А.А. (ред.). Киев: Наукова Думка. С. 88–103.
- Соболев Д. 1924. Начала исторической биогенетики. Симферополь: гос. изд-тво Украины. 203 с.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 257 с.
- Guensburg T.E., Sprinkle J. 2001. Earliest crinoids: new evidence for the origin of the dominant Paleozoic echinoderms // Geology. Vol. 29. P. 131–134.
- Guensburg T.E., Sprinkle J. 2003. The oldest known crinoids (Early Ordovician, Utah) and a new crinoid plate homology system // Bull. Amer. Paleontol. No. 364. Pp. 1–43.
- Jefferies R.P.S. 1986. The ancestry of the vertebrates. London: British Museum (Natural History). 376 p.
- Jefferies R.P.S. 1990. The solute *Dendrocystoides scoticus* from the Upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordates and echinoderms. Paleontology. 1990. Vol. 33. Part 3. P. 631–679.

- McKinney M.L., McNamara K.J. 1991. Heterochrony: the evolution of ontogeny. New York: Plenum. P. i–xix. 1–437.
- Rozhnov S.V. 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic. // *Paleontol. Journl.* Vol. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
- Rozhnov S.V., Jefferies R.P.S. 1996. A new stem-chordate solute from the the Middle Ordovician of Estonia // *Geobios.* Vol. 29. No. 1. P. 91–109.
- Sepkoski J.J., Jr. 1995. The Ordovician radiations: diversification and extinction shown by global genus-level taxonomic data // *Ordovician Odyssey: short papers, 7th International symposium on the Ordovician system.* Book 77. Pacific Section Society for Sedimentary Geology (SEPM), Fullerton, California. P. 393–396.
- Valentine J.W. 2004. On the origin of phyla. Univ. Chicago Press. 614 p.
- Waddington C.H. 1957. The strategy of the genes (a discussion of some aspects of theoretical biology). London: Allen and Unwin. IX+262 p.

УДК 561.232 (235.223)

Новые морфологические элементы у рода *Epiphyton* Bornemann, 1886

А.А. Терлеев, В.А. Лучинина

Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН
им. А.А. Трофимука, Новосибирск
E.mail: veronika@uiggm.nsc.ru

В нижнем кембрии р. Кия (Кузнецкий Алатау) в первой пачке усть-кундатской свиты (томмотский-агдабанский ярусы) у представителей известковых водорослей рода *Epiphyton* в основании членистого таллома впервые обнаружены тонкие боковые ветки (нити) с ясно выраженным клеточным строением, похожие на нематении современных красных водорослей, а в периферических частях ветвей наблюдались круглые светлые образования, возможно, представляющие собой следы пор, через которые проходили плазматесмы.

Ключевые слова: палеоальгология, красные известковые водоросли, клеточное строение, кембрий, Восточный Саян

Известковые водоросли рода *Epiphyton* были впервые описаны Д.Г. Борнеманом (Bornemann, 1886) из нижнего кембрия Италии, и с тех пор продолжается дискуссия по поводу их природы и систематического положения. В силу того, что представители этого рода активно образовывали рифовые постройки в разных частях мира нередко без участия фауны в течение всего кембрия, гораздо реже на рубеже кембрия и ордовика и вновь дали о себе знать в девонском периоде, интерес исследователей к ним не пропадает. Крайне малое число морфологических признаков — кустистое слоевище до 1 мм высотой, дихотомическое ветвление, плотная карбонатная оболочка, внутри которой иногда наблюдалась узкая полость, заполненная более светлым кальцитом, — явилось причиной того, что исследователи на первых стадиях изучения объединяли их то в группу неясного систематического положения (Bornemann, 1886), то относили к цианобактериям (Pia, 1927; Маслов, 1956; Лучинина, 1975, 1988), то выделяли родственные роды и помещали их либо в цианобактерии, например, род *Tubomorphophyton* (Дроздова, 1980; Riding, Voronova, 1982; Riding, 1990) или в случае различной степени сохранности и кажущихся признаков выделяли нескольких родов, ранее описанных под одним названием *Epiphyton* и считали их красными водорослями (Кордэ, 1961, 1973; Вологдин, 1962; Воронова, Радионова, 1976; Дроздова, 1980). Споры о природе *Epiphyton* отражали субъективную точку зрения исследователей, каждый из которых, как показали последующие работы, оказался в чем-то прав и не прав. Первый толчок к рассмотрению особенностей строения с новых позиций дал Б. Пратт (Pratt, 1984), который установил, что

у *Epiphyton* известковый чехол вторично изменялся карбонатообразующими коккоидными цианобактериями. Вслед за этим А.А. Терлевым и В.А. Лучининой (2000) были получены новые данные, уточнившие ранее предполагаемое (Кордэ, 1973) клеточное строение у *Epiphyton*, что явилось возможным благодаря уникальным условиям фоссилизации талломов и микроскопу с высокоразрешающими свойствами. Так, на ветвях *Epiphyton* местами было зафиксировано клеточное строение, не уничтоженное ассоциациями бактерий и цианобактерий, использовавших вымершие колонии известковых водорослей как благоприятный для своего развития субстрат. Кроме того, на апикальных концах веточек располагались шарообразные формы, возможно, являющиеся остатками органов размножения. Это открытие позволило с уверенностью классифицировать род *Epiphyton* как красную водоросль, выделяющую карбонат кальция внутриклеточно, что способствовало сохранению клеточных структур у ископаемых форм.

Благодаря доказательству неоспоримого, а не кажущегося, клеточного строения у *Epiphyton* стало ясным, какие особенности фоссилизации позволяют обнаружить новые морфологические признаки: они оставались у водорослей с черной контрастной (повидимому, фосфатизированной), а не серой карбонатной оболочкой. Такой тип захоронения альгофлоры характерен в большей степени для складчатых, а не платформенных областей. Обладая таким опытом, мы просмотрели материал из нижнего кембрия р. Кия (Кузнецкий Алатау), содержащий известковые водоросли, в результате чего обнаружили ранее неизвестные морфологические элементы у рода *Epiphyton* (рис. 1).

Так, при изучении многоосевого таллома (слоевища) *Epiphyton* (рис. 1, а) высотой до 3,5 мм, имеющего кустистое строение, было установлено, что в ископаемом состоянии отсутствует связь между веточками, т.е. веточки ограниченного роста развивались вдоль таллома прерывистыми рядами. Такая сохранность таллома характерна для всех кембрийских *Epiphyton*. Отсутствие переходных участков между ветвями свидетельствует о том, что они не инкрустировались карбонатом кальция. Подобное явление хорошо известно у современных членистых кораллиновых водорослей (род *Corallina*), у которых необызвествленные или слабообызвествленные членики, состоящие из осевых нитей, чередовались с обызвествленными участками (Водоросли, 1989; Саут, Уиттик, 1990).

Не менее интересной явилась находка многочисленных светлых мелких (5 мкм) шариков, закономерно расположенных по краям веточек *Epiphyton* (рис. 1, б–г). Если проводить аналогию с современными представителями багряннок, то у них такие образования называются порами, через которые проходили плазматические нити (плазмодесмы), соединяющие клетки, обеспечивающие межклеточный транспорт веществ и структурную прочность таллома водоросли (Саут, Уиттик, 1990). На рис 1, б у одной из веточек *Epiphyton*, изображенной слева, хорошо видна нить, соединяющая горизонтальные ряды клеток.

Далее, при детальном исследовании таллома были обнаружены пучки тонких нитей с хорошо сохранившимися овальными клетками, размером 5–8 мкм. Пучки находились

Рис. 1. *Epiphyton induratum* Korde, 1961; обр. КД-7; таллом и его фрагменты; р. Кия; томмот-атдабан, усть-кундатская свита; а — кустистый многоосевой таллом (×60), поверхность которого покрыта бактериально-цианобактериальными известьосаждающими ассоциациями. В более светлых участках, не занятых микробами, иногда сохранялось первичное клеточное строение; б, в, г — фрагменты нитей таллома (б, в — ×150, на боковых частях которых видны поры для плазмодесм; г — ×300); д — пучок тонких нитей с овальными клетками (×150), растущий в междоузлиях. Обычно в таких пучках находятся спорангии современных водорослей; е — прямой таллом (×150), с помощью которого, возможно, кустик *Epiphyton* крепился к субстрату.

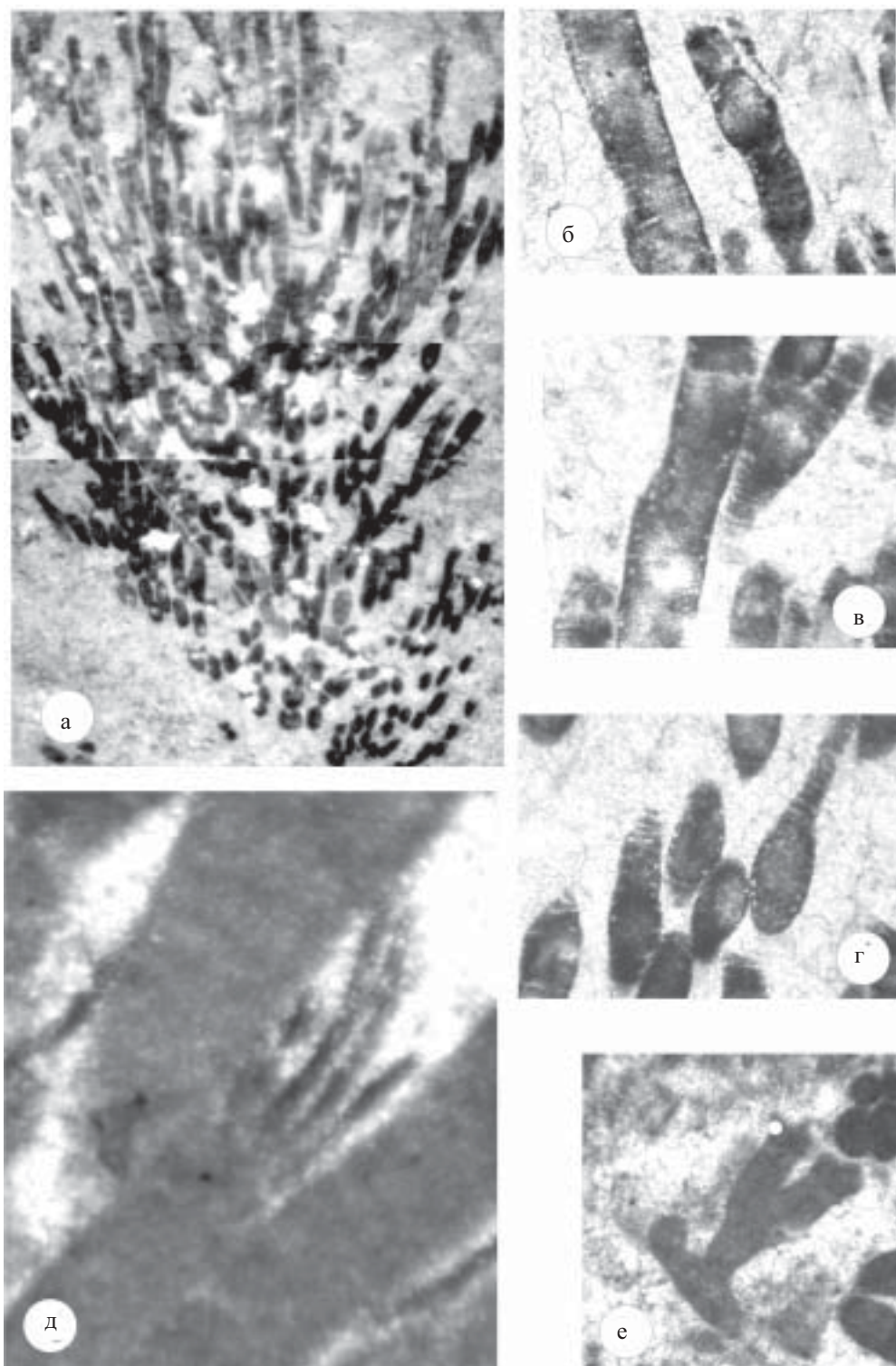


Рис. 1

в междоузлиях, расположенных на концах ветвей или сбоку (рис.1, д). Похожие формы у современных красных водорослей называются нематедиями и представляют собой бугорки на поверхности слоевища, состоящие из коротких нитей, среди которых развиваются органы размножения (Зинова, 1967). Возможно, описанные нами клеточные нити являются аналогами современных нематедий.

Последний, впервые найденный нами морфологический элемент у *Epiphyton* касается органа, с помощью которого кустистые талломы прикреплялись к субстрату (рис.1, е). Если обратиться к современным водорослям, то оказывается, что багрянки с ветвящимся прямостоячим нитчатым талломом прикреплялись к субстрату простым диском, образованным базальной клеткой, либо стелющимися нитями или прямым талломом (Водоросли, 1989). В ископаемом состоянии органы прикрепления *Epiphyton* ни разу не были найдены, поскольку не обывествлялись. Изображение, приведенное на рис.1, е, может быть либо игрой природы, либо действительно являлось местом прикрепления, которое описывается у современных водорослей как стелющееся основание или прямой таллом.

В заключение можно констатировать, что у ископаемых известковых водорослей сохранялись первичные морфологические признаки при условии посмертной частичной фосфатизации их талломов. Благодаря такому типу сохранности, нами ранее было обнаружено клеточное строение нитей у древнего рода *Epiphyton*, а в представленной статье у этого же рода описываются находки пор и пучки нитей с клеточным строением, в которых могли формироваться спорангии, а также приводится первый пример возможного прикрепления кустика водоросли с помощью стелющегося основания. Мы надеемся, что продолжение работ в этом направлении значительно сократит число родов кембрийских известковых водорослей с неопределенным систематическим положением.

Работа выполнена в соответствии с программой Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы»

Литература

- Водоросли: Справочник. 1989. Киев: Наукова Думка. 604 с.
- Вологдин А.Г. 1962. Древнейшие водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР. 655 с.
- Воронова Л.Г., Радионова Э.П. 1976. Водоросли и микрофитолиты палеозоя. М.: Наука. 219 с.
- Дроздова Н.А. 1980. Водоросли в органогенных постройках нижнего кембрия Западной Монголии. М.: Наука. 136 с.
- Зинова А.Д. 1967. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.-Л.: Наука. 396 с.
- Кордэ К.Б. 1961. Водоросли кембрия юго-востока Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР. 146 с.
- Кордэ К.Б. 1973. Водоросли кембрия. М.: Наука. 349 с.
- Лучинина В.А. 1975. Палеоальгологическая характеристика раннего кембрия Сибирской платформы. Новосибирск: Наука. 97 с.
- Лучинина В.А. 1988. *Epiphyton* Born.— типичный представитель Calcibionta — группы вымерших известковых водорослей // Кембрий Сибири и Средней Азии. Новосибирск: Наука. С.168–176
- Маслов В.П. 1956. Ископаемые известковые водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР. 300 с.
- Саут Р., Уиттик А. 1990. Основы альгологии. М.: Мир. 595 с.
- Терлеев А.А., Лучинина В.А. 2000. Новые факты по установлению природы рода *Epiphyton* Bornemann, 1886 // Новости палеонтологии и стратиграфии. Прил. к журн. «Геология и геофизика». Вып. 2–3. С.173–177.

- Bornemann J.G. Geologische Algenstudien // Jahrb. Preuss Geol. S.116–131.
- Pia J. 1927. Thallophyta // Handbuch der Paläobotanik. Bd. 1. Ed. Hirmer. München: Oldenbourg. S. 31–136.
- Pratt B.R. 1984. *Epiphyton* and *Renalcis* – diagenetic microfossils from calcification of coccoid blue-green algae // J. Sediment. Petrol. Vol. 54. No. 3. P. 948–971.
- Riding R. 1990. Calcified Cyanobacteria // *Calcareous Algae and Stromatolites*. Berlin: Springer. P. 55–87.
- Riding R., Voronova L. 1982. Affinity of the Cambrian algae *Tubomorphophyton* and its significance for the Epiphytaceae // *Palaeontology*. Vol. 25. P. 869–878.

УДК 564.714: 551.73

Морфология, эволюция и биогеография палеозойских мшанок рода *Ascopora* Trautschold, 1876

Р.В. Горюнова, Е.Б. Наймарк

Палеонтологический институт РАН, Москва
E-mail: rgoryunova@mail.ru

В результате комплексного изучения морфологии, динамики разнообразия и пространственно-временного распределения видов рода *Ascopora* установлено, что многие признаки у аскопор изменялись направленно: увеличивались диаметр колоний, ширина экзозоны, размеры осевого пучка и число зооэциев в нем, длина апертур и диаметр акантозооэциев. Эти признаки, вероятно, обеспечили приспособленность данного рода к относительно глубоководным местообитаниям. Эволюция аскопор проходила преимущественно в пределах субтропической зоны; лишь в среднем карбоне они смогли освоить бассейны умеренного климата. В артинском веке ареал аскопор, как и ареалы многих других морских животных ранней перми, стал биполярным.

Ключевые слова: палеозой, мшанки, морфология, эволюция, биогеография.

Анализ таксономического разнообразия мшанок с учетом изменений их морфологии и пространственного распределения оказывается зачастую весьма плодотворным при изучении хода и механизмов эволюции, как это было показано нами ранее на примере развития рода *Rhombotrypella* (Наймарк, Горюнова, 2004). Этот подход позволяет проследживать морфологические и биогеографические изменения одновременно с хронологическими в противовес кладистическому методу и вместе с тем увязывает морфогенез с пространственно-временной динамикой таксона в отличие от классического филогенетического подхода. В данном исследовании применялся именно такой комплексный подход для анализа эволюционных изменений. В его основу легла история развития интересного и достаточно хорошо изученного рода *Ascopora*.

Ascopora — один из родов высокоинтегрированной группы мшанок отряда Rhabdomesida. Его своеобразие обусловлено сложным планом строения ветвистых колоний, в центре которых пучок вертикально и параллельно растущих осевых зооэциев окружен автозооэциями, почкующимися последовательно вверх по спирали и формирующими в свою очередь шипообразные акантозооэциии.

Начальный этап изучения рода *Ascopora* связан с именами выдающихся российских палеонтологов XIX в. Г.И. Фишера фон Вальдгейма и Г.А. Траутшоляда. Изучая отложения мячковского горизонта Подмосковья, Фишер обнаружил в них многочисленные фрагменты ветвистых колоний мшанок, поверхность которых была покрыта крупными и

Таблица 1. Стратиграфическое и географическое распространение мшанок рода *Ascopora*

Вид	C1vt	C1val	C1vm	C1v-s	C1s	C1s-C2b	C2b	C2m	C3k	C3g	P1as	P1s	P1ar
<i>A. primitiva</i> Sch.-Nest., 1955	Pn												
<i>A. mstensis</i> Sch.-Nest., 1955		Pn											
<i>A. persimilis</i> Ulrich, 1884			Ам	Ам									
<i>A. worthenoides</i> McKinney, 1972			Ам	Ам									
<i>A. djeskazganica</i> Nekhoroshev, 1953					Кз								
<i>A. tricellata</i> Morozova, 1955						Рп,Пр,Ал,С							
<i>A. laklyensis</i> Trizna, 1961							Б						
<i>A. oblonga</i> (Nikiforova, 1933)							Пр	Рп,Д					
<i>A. triseriata</i> Sch.-Nest., 1955								Рп					
<i>A. sokolovae</i> Sch.-Nest., 1955								Рп					
<i>A. florata</i> Sch.-Nest. 1955								Рп					
<i>A. duplicata</i> Sch.-Nest., 1955								Рп					
<i>A. absoluta</i> Sch.-Nest., 1955								Рп					
<i>A. nodosa</i> (Fischer, 1837)								Рп					
<i>A. nesviti</i> Trizna, 1961								Пр					
<i>A. miliradovitchi</i> Trizna, 1961								Пр					
<i>A. proukensis</i> Trizna, 1961								Б					
<i>A. elanyensis</i> Trizna, 1961								Б					
<i>A. latiaxis</i> Sch.-Nest., 1955								Рп	Рп				
<i>A. muromensis</i> Sch.-Nest., 1955									Рп				
<i>A. dentata</i> Sch.-Nest., 1955										Рп			
<i>A. magniseptata</i> Sch.-Nest., 1955										Рп			
<i>A. ukensis</i> Trizna, 1961										Б			
<i>A. alani</i> Fritz, 1963										Ка			
<i>A. postukensis</i> Trizna, 1961											Б		
<i>A. sterlitamakensis</i> Nikiforova, 1939												Б	
<i>A. mixta</i> Nikiforova, 1939												Б	
<i>A. irregularis</i> Nikiforova, 1939													Б
<i>A. attenuata</i> Trizna, 1950													Б
<i>A. nakornsrui</i> Sakagami, 1968													Тд
<i>A. yanagodae</i> Sakagami, 1968													Тд
<i>A. asiatica</i> Sakagami, 1968													Тд
<i>A. magna</i> Sakagami, 1971													Тд
<i>A. burtoni</i> Sakagami, 1971													Тд

Условные обозначения: Ал — Алтай, Ам — Америка (США), Б — Башкирия, Д — Донбасс, Ка — Канада, Кз — Казахстан, Пр — Приуралье, Рп — Русская платформа, С — Сибирь, Тд — Таиланд; C1 vt — карбон, визе, тульский горизонт, C1 al — визе, алексинский горизонт, C1 vm — визе, михайловский горизонт, C1 v-s — визе-серпухов, C1s-C2b — граница нижнего и среднего карбона, серпухов-башкир, C2 b — башкирский ярус, C2 m — московский ярус, C3 k — верхний карбон, касимов, C3 g — гжель, P1 as — нижняя пермь, ассель, P1 s — сакмара, P1 ar — артинский ярус

правильно расположенными бугорками. Включив этих мшанок в состав современного рода *Cerriopora*, он дал им новое видовое название *C. nodosa* (Fischer, 1837). Позднее Траутшольд (Trautschold, 1876), усомнившись в принадлежности каменноугольного вида Фишера к современным мшанкам, отнес его к новому роду *Ascopora*. Так появился род *Ascopora* Trautschold, 1876 с типовым видом *Cerriopora nodosa* Fischer, 1837, официально утвержденным недавно в этом статусе Комиссией по зоологической номенклатуре (Wyse Jackson, 1993).

В настоящее время род *Ascopora* объединяет 34 вида из карбона и нижней перми (табл. 1). 26 из них (76%) происходят с территории России, Украины (Донбасс) и Казахстана и только 8 видов (24%) — из США, Канады и Таиланда.

Морфология 13 видов аскопор уточнена Р.В. Горюновой (1985) при изучении типовых материалов в коллекциях ЦНИГРмузея (С.-Петербург) к работам В.П. Нехорошева

(1953, 1956) и А.И. Никифоровой (1933, 1938 1939), а также в коллекциях музея ВНИГРИ (С.-Петербург) к работам В.Б. Тризны (1950, 1961). Другие 13 видов этого рода из карбона Русской платформы (Шульга-Нестеренко, 1955, 1960) ревизованы Р.В. Горюновой с использованием материалов, собранных в последние годы А.С. Алексеевым и П.Б. Кабановым. Для них составлены новые описания (Gorjunova, 2002).

Цель данной работы — проследить пространственно-временную эволюцию этого разнообразного рода. Для этого необходимо было изучить изменения морфологических признаков видов (всего 25 признаков) во времени и их пространственное распределение. При переизучении материала были проведены измерения основных морфологических признаков видов этого рода. И лишь сведения о морфологии восьми видов аскопор взяты из работ зарубежных коллег (Ulrich, 1884; Fritz, 1963; Sakagami, 1968, 1971; McKinney, 1972). Данные о количественных оценках их морфологических признаков взяты из текстовых описаний; для признаков, отсутствующих в описаниях, проводились замеры по фотографиям в соответствующих публикациях.

Основная часть изученного материала хранится в Палеонтологическом институте РАН (коллекции № № 136, 198, 1050).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 04-05-65054).

Морфологическая характеристика рода *Ascopora*

К о л о н и я. Аскопоры обладают ветвистыми колониями (стержневидными, столбчатыми, разветвленными или дихотомирующими), круглыми в поперечном сечении (рис. 1, а). Диаметр их колеблется от нитевидного (около 1 мм) до сравнительно крупного (5 мм и более). Колония условно делится на эндозону и экзозону. Эндозона — это центр колонии, где тесно примыкающие друг к другу осевые зооэци и автозооэци одинаково тонкостенные (рис. 1, а, б). Экзозона начинается с момента утолщения стенок и размежевания автозооэциев дистально на то или иное расстояние друг от друга при выходе их апертур на поверхность колонии. К сожалению, целые колонии, а также фрагменты с базальным основанием, т.е. с начальными стадиями роста, пока не найдены, поэтому пока не удалось изучить астогенез аскопор в полном объеме. Чаще всего встречаются различные фрагменты колоний, морфологически соответствующие, как правило, зоне астогенетических повторений.

П л а н с т р о е н и я к о л о н и й основан на различных способах почкования. У аскопор он комплексный, сочетающий простой план с более сложным, спиральным планом. Первый план строения формировался на ранней стадии роста колоний, когда шло почкование осевых зооэциев базально-латеральным способом при наличии у них изменчивого положения локуса почкования. Осевые зооэци в разном количестве (до целого пучка) росли параллельно друг другу и вертикально по отношению к субстрату (рис. 1, б). На последующих стадиях астогенеза вокруг последнего ряда пучка осевых зооэциев по спирали почковались автозооэци, имеющие строго фиксированный локус почкования, отраженный на внешней поверхности колоний закономерным расположением всех морфологических структур (рис. 1, в).

О с е в ы е з о о э ц и и представляют собой прямые, длинные, тонкостенные призматические трубочки полигонального сечения (см. рис. 1, а, б). В центре колоний они, как правило, собраны в пучок, включающий от четырех до 30 и более зооэциев у разных видов, хорошо различимых в поперечных и продольных сечениях (табл. I, фиг. 1б, 1в, 2 б, 2 в). Форма, размеры и число осевых зооэциев в пучке широко варьируют. Морфологически изменчиво также и строение самого пучка. В одних случаях осевой

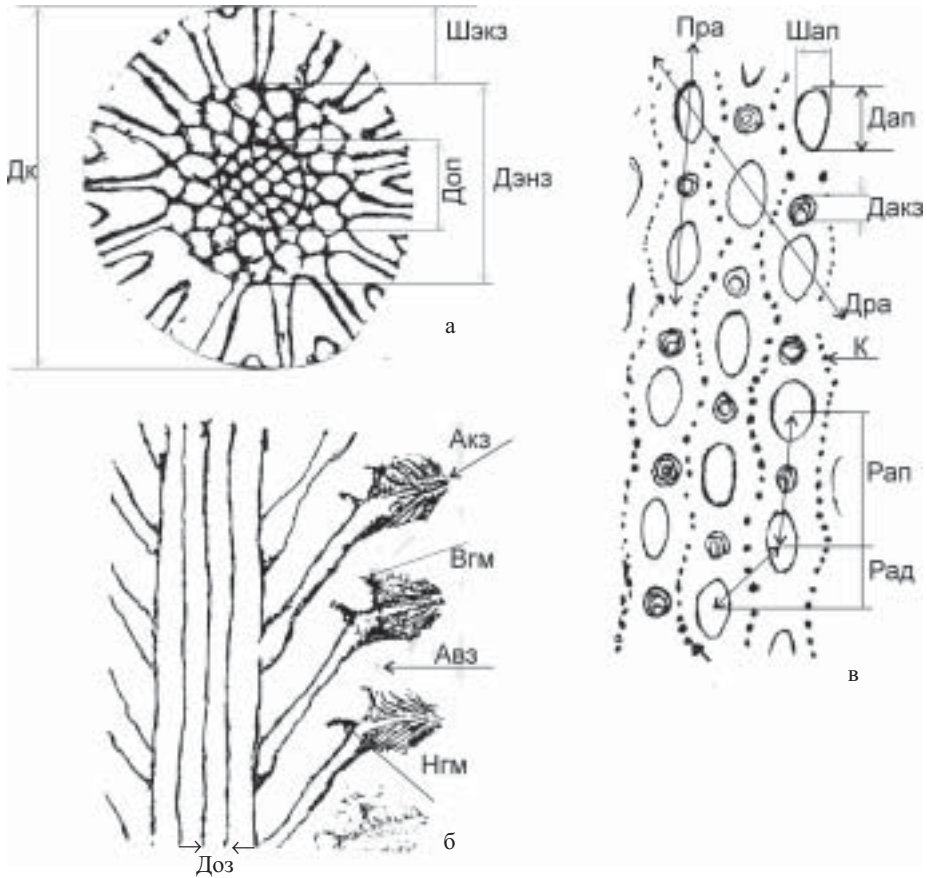
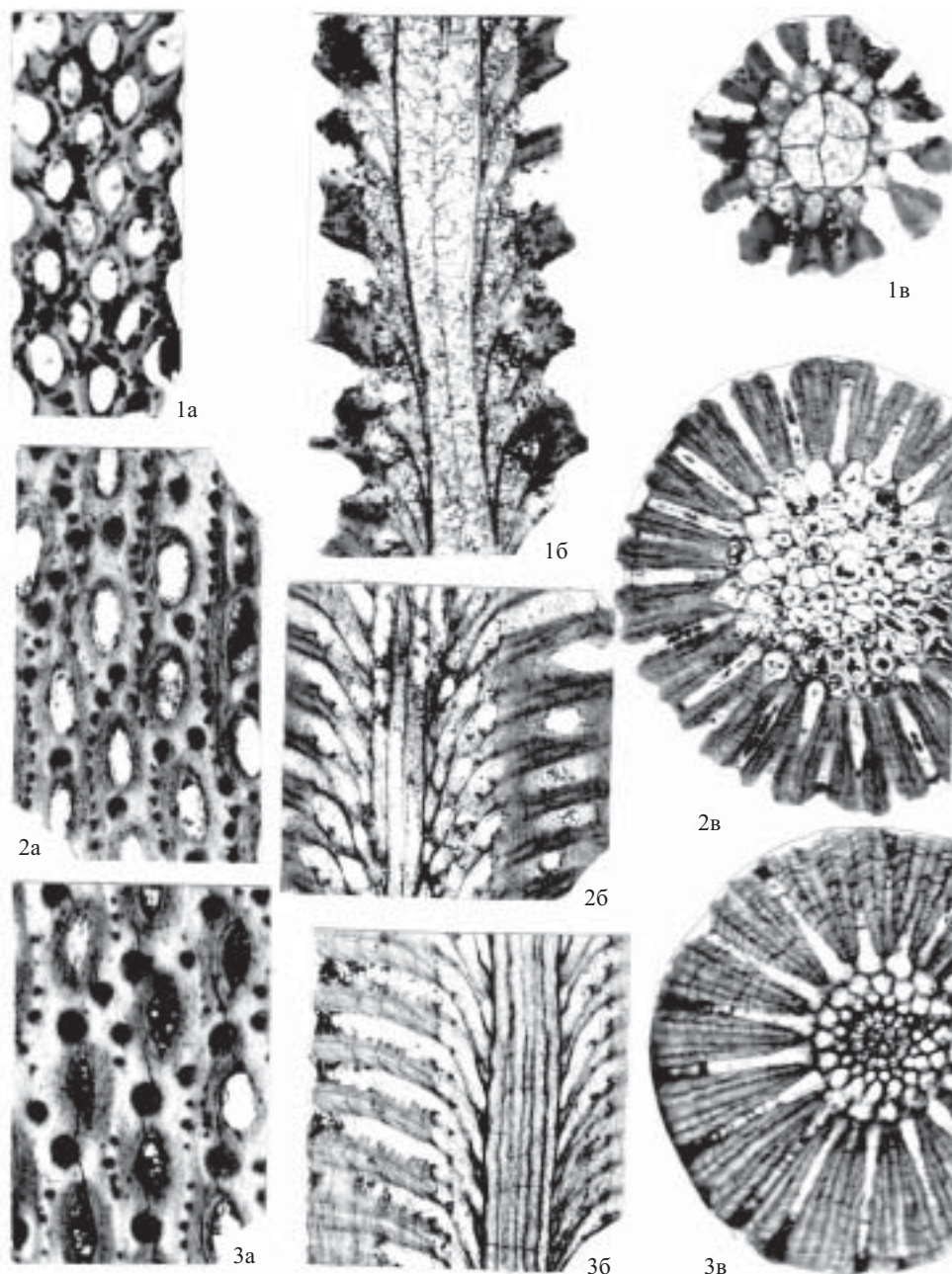


Рис. 1. Морфология и основные параметры аскопор: а — поперечное сечение, б — продольное сечение, в — тангенциальное сечение.

Условные обозначения: Дк — диаметр колонии, Дэнз — диаметр эндозоны, Шэкз — ширина экзозоны, Доп — диаметр пучка осевых зооциев, Доз — диаметр осевых зооциев, Оз — осевые зооциевы, Авз — автозооциевы, Акз — акантозооциевы, Вгм — верхняя гемисепта, Нгм — нижняя гемисепта, Пра — продольные ряды апертур, Дра — диагональные ряды апертур, Дап — длина апертур, Шап — ширина апертур, Рап — расстояние между центрами апертур в продольных рядах, Рад — расстояние между центрами апертур в диагональных рядах, Дакз — диаметр акантозооциев, К — капилляры.

пучок несет более примитивные черты строения. Он не имеет четких границ на поперечных сечениях, но в продольных срезах выражен достаточно ярко (табл. I, фиг. 2 б, 2 в). Границы пучка большинства видов аскопор обозначены утолщением наружных стенок крайнего ряда осевых зооциев. В поперечном сечении колоний продвинутых видов пучок осевых зооциев выглядит весьма красочно. Он, как правило, состоит из двух или трех концентрически очерченных утолщенной стенкой осевых зооциев поясов. Центральный или внутренний пучок содержит обычно небольшое число укрупненных осевых зооциев. Его окружает второй пояс, состоящий из расположенных в один ряд однородных, идентичных по морфологии 12–14 осевых зооциев (табл. I, фиг. 3 б, 3 в). Вот эти два центральных пояса вместе составляют диаметр осевого пучка. Все последующие пояса, последовательно охватывающие осевой пучок, пред-

ТАБЛИЦА I



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ I

Фиг. 1. *Ascopora primitiva* Schulga-Nesterenko, 1955; голотип — ПИН, № 136/478 ($\times 40$): 1а — тангенциальное сечение с продольно-диагональными рядами овальных апертур, 1б — продольное сечение с двумя осевыми зооцеями в эндозоне, 1в — поперечное сечение четырех осевых зооциев в центре колонии; Московская обл., Бобриковский район, Клинский овраг; визе, тульский горизонт.

Фиг. 2. *Ascopora latiaxis* Schulga-Nesterenko, 1955; голотип — ПИН, № 136/49: 2 а — тангенциальное сечение с овальными аперттурами, акантозооeciями и капиллярами ($\times 40$), 2 б — продольное сечение пучка осевых зооeciев в центре ($\times 20$), 2 в — поперечное сечение не обрамленного темной линией пучка осевых зооeciев ($\times 20$); Московская обл., Гжель; гжель, русавкинская свита.

Фиг. 3. *Ascopora dentata* Schulga-Nesterenko, 1955; голотип — ПИН, № 136/47: 3 а — тангенциальное сечение апертур, акантозооeciев и капилляров ($\times 40$), 3 б — продольное сечение пучка осевых зооeciев в центре ($\times 20$), 3 в — поперечное сечение сложно устроенного пучка осевых зооeciев ($\times 20$); местонахождение и возраст те же, что на фиг. 2.

ставляют собой поперечные сечения автозооeciев на разных стадиях их «онтогенеза». За неимением находок аскопор с сохранившимися базальными частями колоний мы лишены возможности проследить изменения осевых зооeciев в астогенезе. Также не встречены пока и вершины веточек колоний с сохранившейся зоной генерации, где можно было бы изучить аперттуры осевых зооeciев, их форму, размеры и взаимосвязь с автозооeciями.

А в т о з о о е ц и аскопор трубчатые, укороченные или, напротив, удлиненные, зауженные проксимально, плавно расширенные и слабо коленчато-изогнутые на границе с экзозоной. Располагаясь, как правило, под углом $30\text{--}35^\circ$ к осевым зооeciям, они, плотно прилегая друг к другу в эндозоне, путем утолщения стенок в экзозоне размежеваются на то или иное расстояние (см. рис. 1, б).

Д и а ф р а г м ы прямые или слабо вогнутые, тонкие, очень редко развитые в автозооeciях и еще реже в осевых зооeciях, чаще всего отсутствуют.

Г е м и с е п т ы в автозооeciях хорошо развиты. Их морфология отражается в продольных сечениях колоний (см. рис. 1, б). Это короткие крючкообразные структуры, развитые или в эндозоне, близ ее границы с экзозоной, или на самой границе этих зон. Чаще всего наблюдается нижняя гемисепта, повернутая загнутым концом в направлении проксимального конца автозооeciев. Верхняя гемисепта, если присутствует в автозооeciях, то обязательно в паре с нижней, располагаясь на той же или противоположной стенке, но ближе к их дистальному концу (см. рис. 1, б). Кроме гемисепт, в автозооeciях развивались частые зубчики, имеющие разную высоту и расположенные на проксимальной стенке в виде пилки (табл. I, фиг. 3 б).

А п е р т у р ы автозооeciев овальные классической формы, широкоовальные или узкоовальные. В зависимости от формы размеры их варьируют, но в пределах вида, как правило, мало изменчивы (см. рис. 1, в). На поверхности колоний аперттуры располагаются продольными и диагональными рядами или в шахматном порядке (табл. I, фиг. 1а, 2а, 3а). Правильная закономерность их расположения лишь изредка нарушается, по-видимому, под влиянием неблагоприятных условий среды обитания.

А к а н т о з о о е ц и хорошо развиты. Они приурочены, как правило, к толстым стенкам экзозоны по одному, очень редко по два между автозооeciями продольных рядов и тяготеют к дистальным концам апертур, располагаясь, как и аперттуры, в шахматном порядке (см. рис. 1, в). Нарушение такой закономерности иногда наблюдается, но исключительно редко и только на отдельных участках колоний.

К а п и л л ы или капиллярные скопления, четко выраженные на поверхности колоний, развивались, как и акантозооeciи, в экзозоне. Однако различие между этими структурами четко выражено и хорошо прослеживается в поперечных сечениях: акантозооeciи имеют концентрическое строение (см. рис. 1, в), а капиллярные скопления — точечное (сечение отдельных капиллярных трубочек). Капилляры тоже обладали тенденцией к закономерному расположению. Обычно они концентрировались в один ряд в

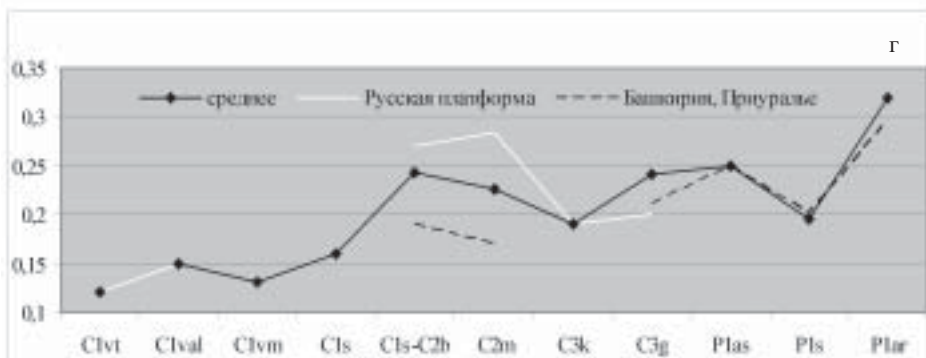
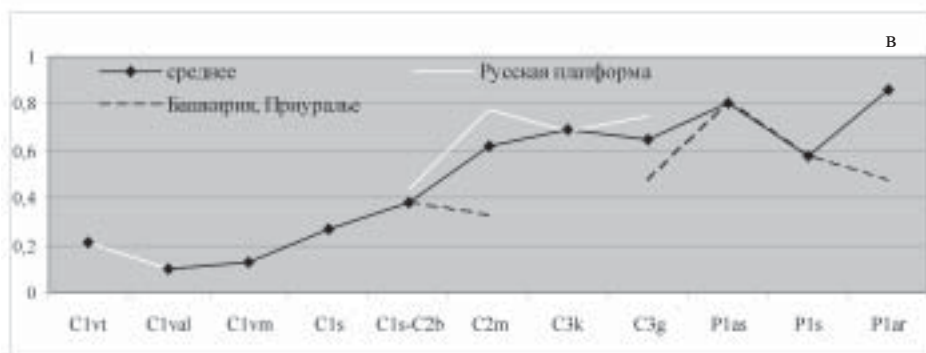
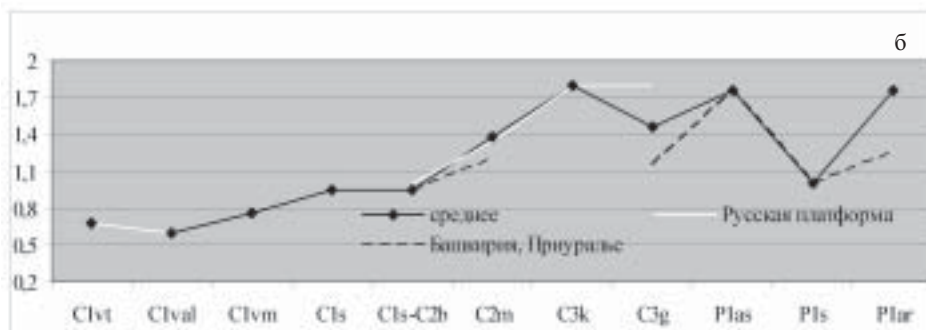
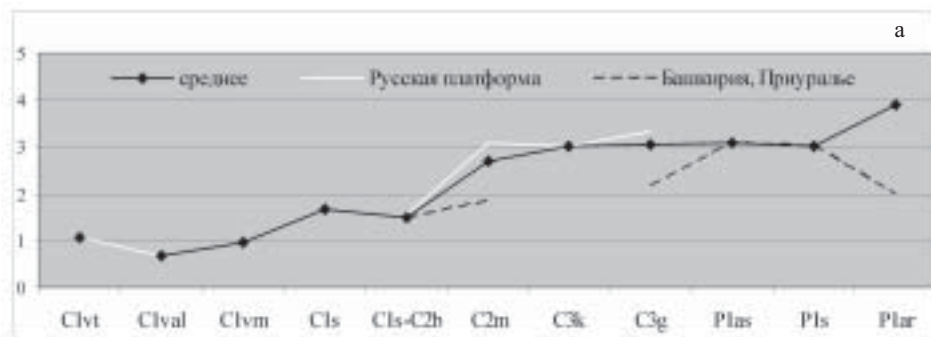


Рис. 2

Рис. 2. Изменения параметров колоний аскопор во времени и по регионам: диаметра колоний (а), диаметра эндозоны (б), ширины экзозоны (в) и отношения ширины экзозоны к диаметру колонии (г). По оси ординат — геологическое время, по оси абсцисс — размеры в мм и отношения.

Условные обозначения: C_1^{Vt} — ранний карбон, визе, тульское время; C_1^{Val} — визе, алексинское время; C_1^{Vm} — визе, михайловское время; $C_1^s-C_2^b$ — ранний-средний карбон, серпухов-башкир; C_2^m — московский век; C_3^k — поздний карбон, касимов; C_3^g — гжель; P_1^{as} — ранняя пермь, ассель; P_1^s — сакмара; P_1^{ar} — артинский век.

возвышающихся стенках, разделяющих продольные ряды апертур, или же в один ряд, окружая апертуры и нередко акантозооцеи.

Морфологический анализ видов рода *Ascopora*

К основным признакам, определяющим виды аскопор, относятся 1) диаметр колонии, включая размеры эндо- и экзозоны, 2) размерные характеристики осевого пучка зооцеиев, 3) параметры апертур, 4) диаметр акантозооцеиев и их число вокруг апертур, 5) диаметр капилляров и их расположение вокруг апертур.

Диаметр колоний у видов данного рода постепенно увеличивался со временем (рис. 2, а; табл. I, фиг. 1 в, 2 в, 3 в). Примитивные виды, обитавшие в бассейнах Русской платформы, имели мелкие колонии с размером в среднем 1 мм, к середине карбона увеличиваются в среднем в два раза, а к артинскому веку — еще в два раза. При этом поднимаются и нижние и верхние пределы варьирования этого признака. Вместе с увеличением диаметра колонии возрастают диаметр эндозоны и ширина экзозоны, причем относительная ширина экзозоны растет быстрее, чем диаметр эндозоны: в ходе развития диаметр эндозоны увеличивался в среднем в три раза (рис. 2, б), тогда как ширина экзозоны — в восемь раз (рис. 2, в). В бассейнах Русской платформы, где проходила основная эволюция аскопор, изменения этого признака более значительны, чем в бассейнах Приуралья. Последние представители рода, преодолевшие экваториальный барьер, имели сравнительно широкую экзозону (от 0,5 мм до 1 мм), чем синхронные представители Приуральских палеобассейнов.

Ширина экзозоны и ее относительные размеры рассматривались нами ранее для рода *Rhombotrypella* (Горюнова, Наймарк, 2004). В той статье было сделано заключение о хаотическом характере изменения ширины экзозоны среди ромботрипелл, что определяло скорее экологическое, а не эволюционное значение этого признака. По-видимому, данный признак определял глубоководную эволюционную и экологическую стратегию *Ascopora*.

О с е в ы е с т р у к т у р ы. Основной диагностический признак рода *Ascopora* — пучок осевых зооцеиев. Логично ожидать, что именно признаки, характеризующие строение осевого пучка, будут демонстрировать стабильные эволюционные изменения. Изучались диаметр пучка осевых зооцеиев, их число в пучке и размеры.

Диаметр пучка действительно увеличивается по мере развития рода (рис. 3, а). Резкий скачок этого параметра замечен в среднем и позднем карбоне. Эта тенденция поддерживается и последними представителями аскопор из южного полушария. Разнообразие видов с различными размерами осевого пучка резко увеличивается также в среднем карбоне. У представителей аскопор с Русской платформы диаметр пучка больше, чем у синхронных видов из Башкирии и Приуралья.

Диаметр пучка мог увеличиваться как за счет возрастания числа зооцеиев в нем, так и за счет увеличения диаметра самих зооцеиев. Число зооцеиев в пучке увеличивается от 4–5 зооцеиев у раннекаменноугольных представителей аскопор до 20 у серпуховских

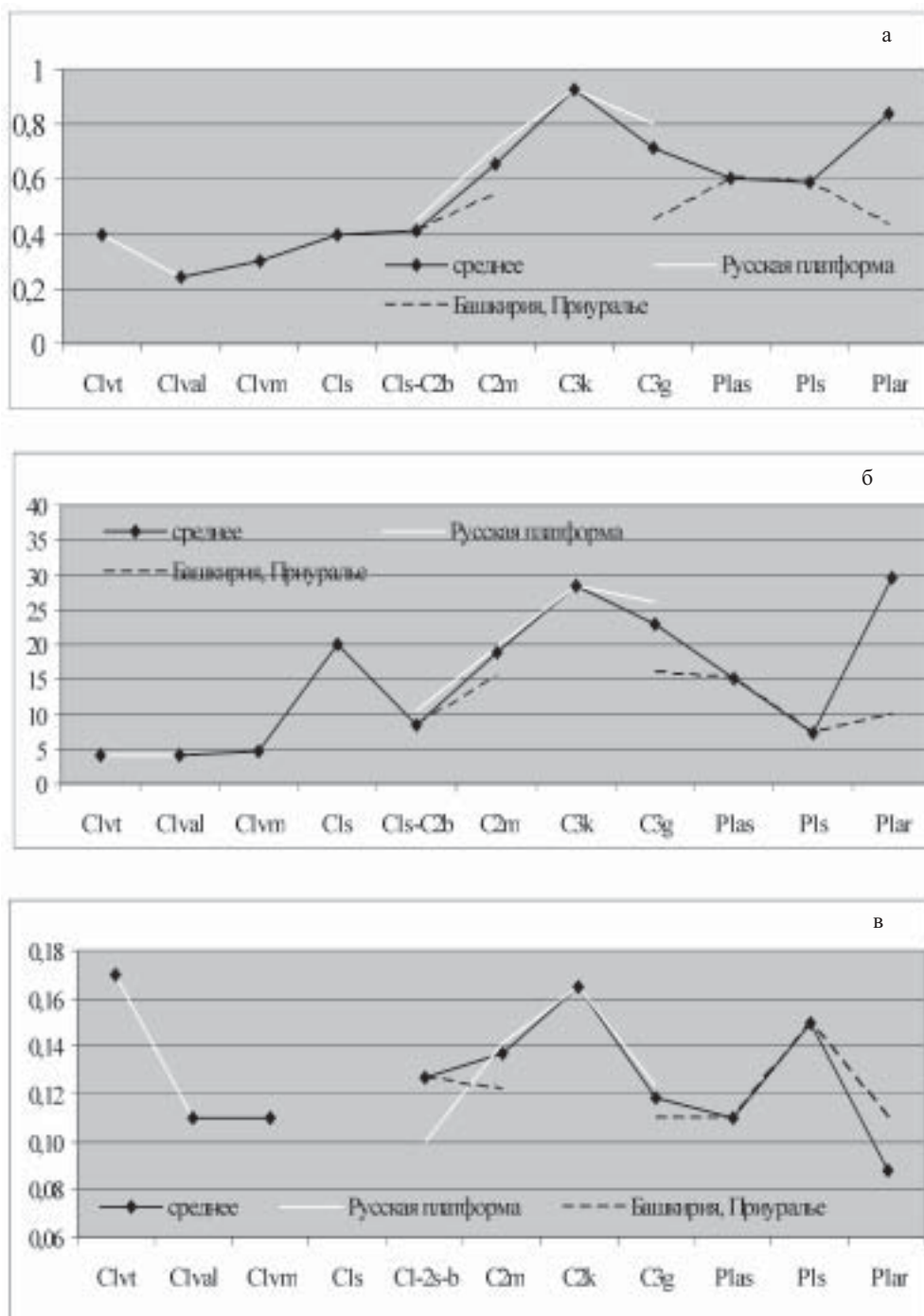


Рис. 3. Изменения диаметра пучка осевых структур у аскопор во времени и по регионам: диаметра пучка осевых зооциев (а), числа осевых зооциев в пучке (б), диаметра осевых зооциев (в). По оси ординат — геологическое время, по оси абсцисс — размеры и число. Условные обозначения см. на рис. 2.

и московских и 30 у одного из артинских видов (рис. 3, б). Однако этот признак сильно варьирует в региональных фаунах. У аскопор Русской платформы число зооциев в пучке больше, чем у синхронных видов из Башкирии; максимальное число зооциев в пучке у артинских тайландских видов. Усредненная кривая на рис. 3, б отражает эти различия. Нужно подчеркнуть, что именно за счет видов из палеобассейнов Башкирии усредненные показатели и диаметра осевого пучка, и числа зооциев в пучке снизились в гжельском, ассельском и сакмарском веках.

Размеры самих зооциев не только не увеличиваются по мере диверсификации рода, но даже несколько снижаются, если сравнивать раннекаменноугольные и артинские виды. Диаметр зооциев в пучке сильно варьирует у разных представителей и в разных бассейнах (рис. 3, в). Вероятно, этот параметр находился вне русла основных экологических приспособлений рода.

Таким образом, некоторые признаки центрального пучка зооциев проявляют тенденцию к направленному изменению: увеличиваются и диаметр центрального пучка, и число слагающих его зооциев. При этом данные признаки в разных бассейнах имеют некоторые вариации. Более всего выражены указанные тенденции в бассейнах Русской платформы и Юго-Восточной Азии. В Башкирии и Приуралья, напротив, изменение этих признаков незначительно. У последних представителей из артинского века Таиланда, напротив, изменение этих признаков максимально. В связи с этим допустимо предположить, что увеличение диаметра осевого пучка и числа зооциев в нем способствует освоению относительно глубоководных участков океанического дна, позволившему мшанкам трансэкваториальные прохорезы, а малые размеры пучка и небольшое число укрупненных зооциев указывают на относительно мелководные местообитания. По-видимому, в среднем карбоне бассейны Казахстана, Башкирии, Приуралья представляли собой акватории с небольшими глубинами или, по крайней мере, с меньшим разнообразием условий обитания.

Были изучены также п а р а м е т р ы а п е р т у р. Как показывают графики, только длина апертур увеличивалась в ходе эволюции рода (рис. 4, а), а их ширина и число на 2 мм по вертикали оставались относительно постоянными. Таким образом, приспособительное значение у аскопор имела форма апертур: в процессе эволюции она становилась более вытянутой. И опять все же у видов с Русской платформы эти изменения более выражены по сравнению с видами из Башкирии и Приуралья. Увеличение длины апертур прослеживается также и в эволюции рода *Rhombotrypella*. Вариации параметров апертур, в частности, их удлинение, представляют более общее морфогенетическое эволюционное преобразование *Rhabdomesida*, а характеристики апертур являются признаками отрядного ранга.

Возрастает и д и а м е т р а к а н т о з о о ц и е в (рис. 5, а), хотя число их вокруг апертур не меняется и по всей видимости, минимально — 1, редко — 2.

Был проанализирован также и р а з м е р к а п и л л я р о в. Кривая демонстрирует некоторое увеличение их диаметра, хотя эта характеристика имеет сложную региональную динамику (рис. 5, б). У видов с Русской платформы диаметр капилляров уменьшается, а у видов из Приуралья и Башкирии, напротив, имеет тенденцию к увеличению. К сожалению, из-за плохой сохранности не удалось оценить этот параметр у артинских видов аскопор из Таиланда. В результате кривая средних значений для данного признака отражает скорее представленность региональных видов в общей выборке, чем эволюционный тренд. Различная динамика изменений диаметра капилляров у видов Русской платформы и Башкирии говорит о том, что эта морфологическая структура имеет важное приспособительное значение и в конечном итоге отражает, вероятно, разницу в ус-

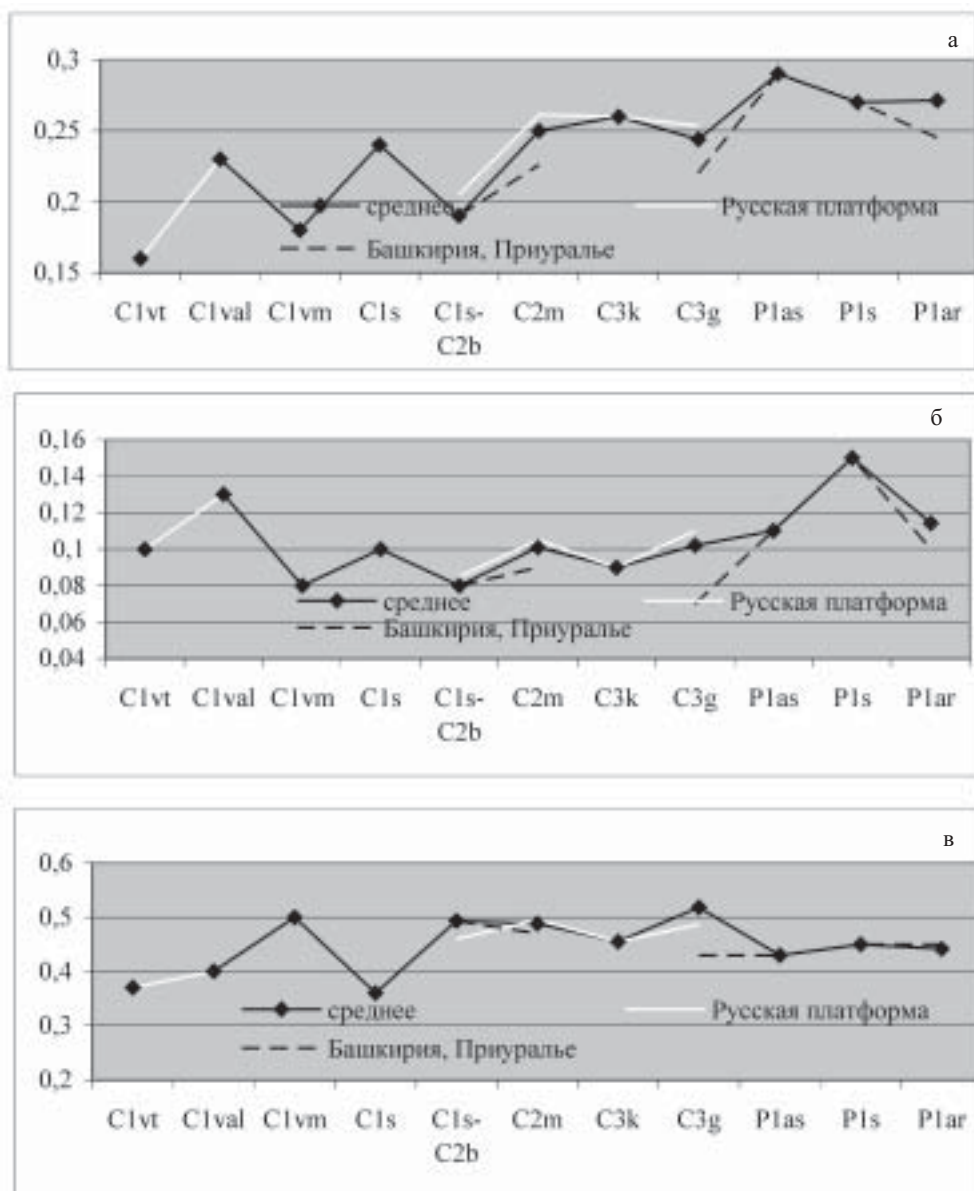


Рис. 4. Изменения параметров апертур у аскопор во времени и по регионам: длины (а), ширины (б), расстояния между центрами апертур по вертикали (в). По оси ординат — геологическое время, по оси абсцисс — размеры. Условные обозначения см. на рис. 2.

ловиях обитания мшанок в этих палеобассейнах. Ранее и для ромботрипелл было показано (Наймарк, Горюнова, 2004), что размер капилляров указывает на региональные особенности фаун, а не на общий эволюционный тренд.

Морфогенетические тенденции, показанные для аскопор, продолжают и дальше у других родов мшанок. Так, увеличение диаметра осевого пучка и числа зооциев в нем приводит в конечном итоге к появлению рода *Ascoporella*, видимо, производного от

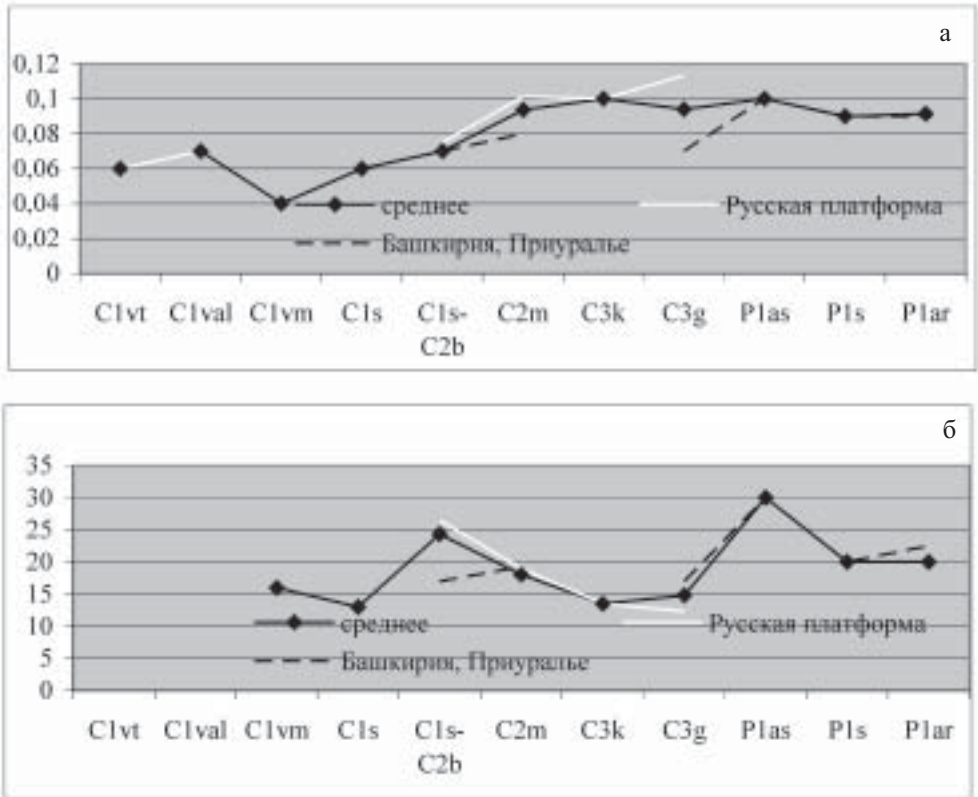


Рис. 5. Изменения диаметра акантозооциев (а) и диаметра капилляров (б) у аскопор.

По оси ординат — геологическое время, по оси абсцисс — размеры. Условные обозначения см. на рис. 2.

Ascopora. У аскопорелл осевой пучок занимает до двух третей диаметра колонии, а число зооциев в нем в среднем достигает 50. Один из последних представителей аскопор — *A. burtoni* уже напоминал по своей морфологии аскопорелл. Это, однако, не означает, что *A. burtoni* был родоначальником аскопорелл. Важно лишь то, что аскопореллы продолжили те эволюционные тенденции, которые прослеживаются у аскопор.

Исходя из перечисленных закономерностей, наиболее примитивными следует считать виды с мелкими колониями, узким пучком осевых зооциев, укороченными апертурами и с несколькими мелкими акантозооциями вокруг них (табл. I, фиг. 1). При этом число и диаметр капилляров, диаметр зооциев, число и диаметр апертур могли не быть жестко заданы. Именно такими и были первые виды аскопор, представлявшие собой относительно неспециализированные формы (табл. I, фиг. 1). В палеобассейнах Приуралья и Башкирии обитали более примитивные виды по сравнению с аскопорами из бассейнов Русской платформы. Артинские виды из Таиланда по всем признакам являются самыми специализированными аскопорами (см. рис. 2). Виды из палеобассейнов Русской платформы, по-видимому, приспособлялись к относительно глубоководным местообитаниям. В палеобассейнах Башкирии аскопоры обитали на меньших глубинах. С этим связана, вероятно, их более примитивная морфология.

По сравнению с тепловодными и обитающими на мелководьях ромботрипеллами у аскопор лучше прослеживаются морфологические преобразования, хотя изменчивость

всех признаков у них относительно меньше. Такая картина преобразования признаков аскопор, очевидно, объясняется более узкими экологическими рамками.

Палеогеография рода *Ascopora*

Первые аскопоры появляются в позднем визе. Они обнаружены в тульском горизонте Русской платформы (рис. 6, а). Более поздние находки их известны из центральных районов Северной Америки и Южного Казахстана. Дальнейшее распространение аскопор в среднем карбоне связано с освоением палеобассейнов Приуралья, Сибири, Алтая и Донбасса. Судя по числу видов и размеру ареала, расцвет этого рода приходится на средний карбон. В эту эпоху появляется вид *A. tricellata*, расселившийся относительно широко в палеобассейнах Русской платформы, Приуралья, Алтая и Сибири. Указанные палеобассейны в среднем карбоне располагались не только в экваториальном, но и в субтропи-

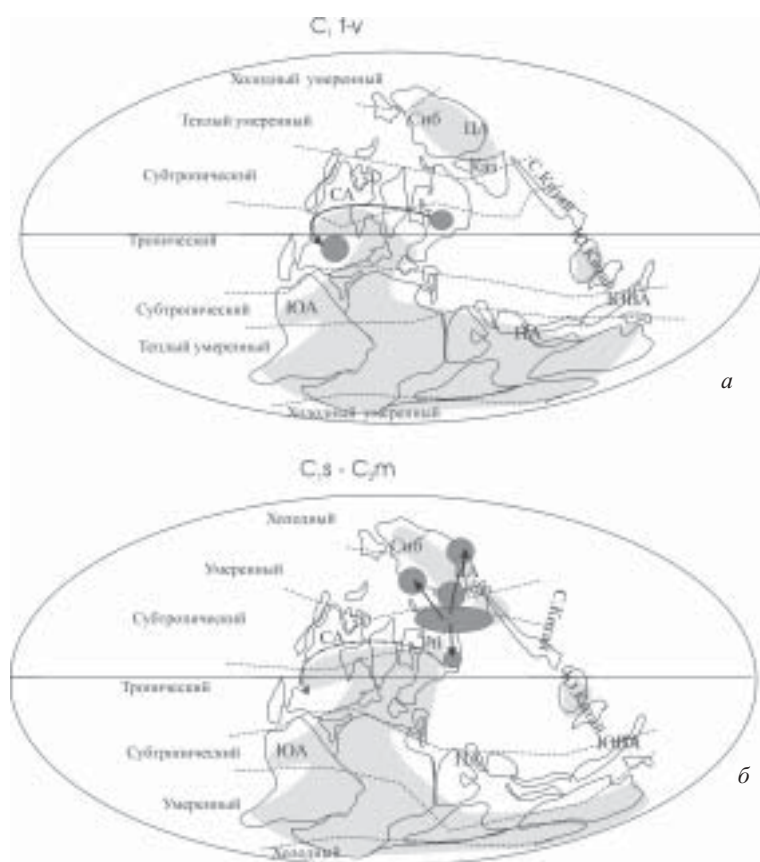


Рис. 6. Ареал аскопор в раннем карбоне (а) и среднем карбоне (б). Палеогеографические и палеоклиматические реконструкции по Paleomap Project, C. Scotese — <http://www.scotese.com>. Районы распространения видов отмечены серыми кружками; сплошная стрелка — прохорезы *Ascopora*, штрихпунктирная стрелка — синхронные прохорезы *Rhombotrypella*, пунктир — границы климатических поясов. Сокращения: Сиб — Сибирская платформа, ЦА — Центральная Азия, Каз — Казахстан, С. и Ю. Китай — Северный и Южный Китай, ЮВА — Юго-Восточная Азия, ПА — Передняя Азия, РП — Русская платформа, СА и ЮА — Северная и Южная Америка.

ческом и умеренном климатических поясах. Как показали недавно проведенные фацциальные исследования на Русской платформе, виды рода *Ascopora* тяготели к относительно глубоководным экотопам (Горюнова, 2005). В связи с этим широкое расселение видов этого рода в период расцвета скорее всего объясняется именно предпочтением относительно глубоководных местообитаний, чем эврибионтностью. Родственный, но тепловодный род *Rhombortypella* в это время распространялся в пределах тепловодных бассейнов (штрихпунктирная стрелка на рис. 6, б).

В позднем карбоне ареал рода сокращается (рис. 7, а), несколько видов продолжают существовать в палеобассейнах Русской платформы, а один вид — *A. alani* — известен из западной Канады, а второй — *A. ukensis* — из Башкирии. Все находки приурочены к субтропическому поясу позднего карбона. *Rhombortypella* в это время вообще перестают расселяться (на рис. 7,а стрелка отсутствует). Это опять-таки косвенно свидетельствует о различной экологической стратегии двух родов. Сокращение ареала и регионального разнообразия продолжается и в ранней перми (рис. 7, б), причем последние представители аскопор описаны из палеобассейнов Юго-Восточной Азии (Таиланд). Это тоже субтропические палеобассейны. Ареал раннепермских аскопор, таким образом, был биполярным, как и ареалы многих морских обитателей этого времени (Устрицкий и др.

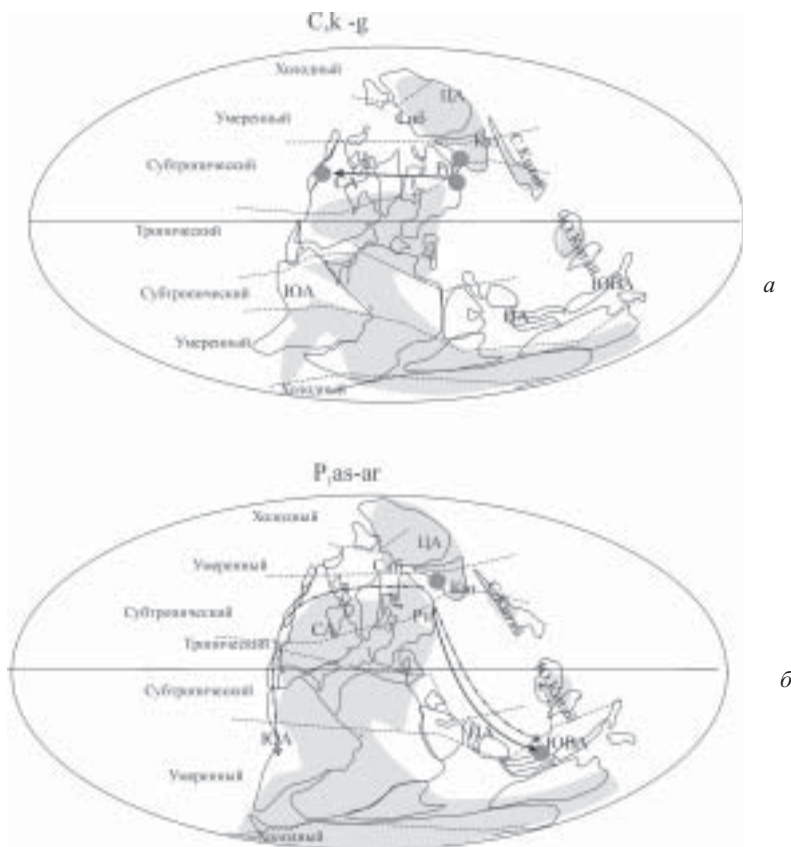


Рис. 7. Ареал аскопор в позднем карбоне (а) и ранней перми (б). Условные обозначения как на рис. 6.

1981). Тепловодные *Rhombotrypella* повторяют путь аскопор только из северного полушария в южное, подтверждая тем самым эту общую закономерность расселения пермской фауны. Остальные прохорезы у этих родов различаются.

Выводы

1. Многие морфологические признаки аскопор (диаметр колоний, ширина экзоны, диаметр пучка осевых зооциев и число зооциев в нем, диаметр акантозооциев и длина апертур) обнаруживают четкий эволюционный тренд, который можно объяснить приспособлением к жизни в относительно глубоководных условиях. Адаптация к глубоководным условиям у этого рода дала более четкую картину изменения морфологии в ходе эволюции, чем для мелководного рода *Rhombotrypella*.

2. Увеличение длины апертур характерно не только для рода *Ascopora*, но является общей закономерностью морфогенеза мшанок отряда Rhabdomesida.

3. Род *Ascopora* появился в раннекаменноугольном тепловодном экваториальном палеобассейне, в период расцвета в среднем карбоне эволюция его проходила в субтропическом и умеренном климатических поясах, а дальнейшее развитие аскопор полностью ограничилось палеобассейнами субтропического пояса, приобретя в ранней перми биполярный характер.

Литература

- Горюнова Р.В. 1985. Морфология, система и филогения мшанок: Отряд Rhabdomesida // Тр. ПИН АН СССР. Т. 208. М.: Наука. 152 с.
- Горюнова Р.В. 2005. Фациальное распределение мшанок в домодедовской циклотеме разрезов Пески и его связь с эвстатическими колебаниями среднекаменноугольного моря Русской плиты // Палеострат-2005. Программа и тезисы докладов. М. С. 15–16.
- Наймарк Е.Б., Горюнова Р.В. 2004. Биогеография и эволюция палеозойских мшанок рода *Rhombotrypella* // Палеонтол. журн. № 6. С. 50–63.
- Нехорошев В.П. 1953. Нижнекаменноугольные мшанки Казахстана. М.: Изд-во АН СССР. 236 с.
- Нехорошев В.П. 1956. Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. Сер. Т. 13. М.: Недра. 418 с.
- Никифорова А.И. 1933. Среднекаменноугольные мшанки Донецкого бассейна // Тр. Всесоюз. геол.-развед. об-ния. Вып. 237. Л.-М. С. 1–45
- Никифорова А.И. 1938. Типы каменноугольных мшанок Европейской части СССР // Палеонтология СССР. Т. 4. Ч. 5. С. 1–390.
- Никифорова А.И. 1939. Новые виды верхнепалеозойских мшанок Предгорной полосы Башкирии // Тр. Нефт. геол.-развед. ин-та. Сер. А. Вып. 115. С. 70–102.
- Тризна В.Б. 1950. К характеристике рифовых и слоистых фаций центральной части Уфимского плато // Микрофауна СССР // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. Вып. 50. Сб. 3. М.: Госнаучтехиздат. С. 47–144
- Тризна В.Б. 1961. Мшанки раннего и среднего карбона некоторых районов западного склона Урала // Микрофауна СССР / Тр. ВНИГРИ. Вып. 179. Сб. 13. М.: Госнаучтехиздат. С. 27–136.
- Устрицкий В.И., Черняк Г.Е., Мейен С.В. 1981. Палеобиогеография карбона и перми и проблема перемещения материков // Тр. 31 сессии Палеонтол. о-ва. Л.: Наука. С. 82–90.
- Шульга-Нестеренко М.И. 1955. Каменноугольные мшанки Русской платформы // Тр. ПИН АН СССР. Т. 58. М.: Изд-во АН СССР. 207 с.
- Шульга-Нестеренко М.И. 1960. Развитие каменноугольных мшанок Русской платформы // Сб. трудов по геол. и палеонтол. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР. С. 250–272.
- Gorjunova R.V. 2002. Middle Carboniferous bryozoans of the Russian Platform // Paleontol. Journ. Vol. 36. Suppl. 4. P. S261–S352.

- Fischer de Waldheim G. 1837. *Oryctographie du Gouvernement de Moscou*. M.: Soc. Imp. Natur. Moscou, 203 p.
- Fritz M.A. 1963. An Early Middle Pennsylvanian bryozoan fauna from the Banff. area, Alberta // *Bull. Canada Petrol. Geol.* Vol. 11. No. 1. P. 54–58.
- McKinney F.K. 1972. Nonfenestrate Ectoprocta (Bryozoa) of the Bangor Limestone (Chester) of Alabama // *Bull. Geol. Surv. Alabama*. No. 98. P. 1–144.
- Sakagami S. 1968. Permian Bryozoa from Khao Phrik, near Rat Buri, Thailand // *Geol. and Palaeontol. Southeast Asia*. Vol. 4. P. 45–66.
- Sakagami S. 1971. On the Palaeozoic Bryozoa collected by Burten from Chumphon, Peninsular Thailand // *Geol. and Paleontol. Southeast Asia*. Vol. 9. P. 135–136.
- Trautschold H. 1876. Bryozoa // *Nouv. Mem. Soc. Imp. Moscow*. Vol. 5. P. 367.
- Ulrich E.O. 1884. American Paleozoic Bryozoa // *J. Cincinnati Soc. Natur. Hist.* Vol. 8. P. 24–51.
- Wyse Jackson P.N. 1993. *Ascopora* Trautschold, 1876 (Bryozoa, Cryptostomata): proposed designation of *Ceripora nodosa* Fischer, 1837 as type species // *Bull. Zool. Nomencl.* Vol. 50. P. 13–15.

УДК 564. 7.713.551. 762.31

Диверсификация юрских мшанок (Stenolaemata) Русской платформы

Л.А. Вискова

Палеонтологический институт РАН

E-mail: oweiss@mail.ru (viskova)

Из средней и верхней юры Русской платформы известно 34 вида 22 родов, входящих в состав 13 семейств и трех отрядов класса Stenolaemata. Установлено, что в среднем келловее произошло значительное становление функционального полиморфизма зооидов, связанное с внезапным и одновременным появлением разнообразных морфологических новаций, сформировались основные типы роста колоний (открытый, закрытый и комбинированный) почти со всеми их вариациями, расширилось разнообразие поведенческих реакций мшанок, связанных с индивидуальной и групповой активностью зооидов.

Ключевые слова: мшанки, Stenolaemata, юра, Русская платформа

Пермско-триасовый кризис, согласно имеющимся фактическим данным, мшанки класса Stenolaemata пережили с большими потерями: в ранний триас перешли пять родов из отряда Tubuliporida, четыре — из Trepostomida и один — из Cystoporida (Афанасьева и др., 1998). К концу триаса последние два отряда вымерли, при этом Trepostomida дали начало отряду Cerioporida, а Tubuliporida пополнились несколькими новыми родами. Первая заметная радиация стенолемных мшанок произошла только в среднеюрскую эпоху. Однако до последнего времени эта радиация устанавливалась лишь на основании результатов изучения западноевропейских мшанок (Haime, 1854; Gregory, 1896, 1899; Canu, Bassler, 1922, 1926; Illies, 1963; Walter, 1969; Nye, 1976; Taylor, 1976, 1978, 1981; Jablonski et al., 1997 и др.), очевидно, из-за слабой их изученности в других регионах. Анализ данных по исследованиям мшанок из юры центральной части европейской России (Rouillier, 1847; Trautschold, 1861; Герасимов, 1955; Герасимов и др., 1995, 1996; Завьялов, 1998; Вискова, 2005б, 2006а, б, 2007а, б, в печати) позволяет эти результаты существенно дополнить.

Почти половина из всех известных юрских родов Stenolaemata (всего их около 50) обнаружена в средней и частично в верхней юре Русской платформы — 22 рода. При этом только в среднем келловее выявлено 19 родов (1 новый), к которым относятся 23 вида (6 новых), а всего зарегистрировано 34 вида (табл. 1) из общего числа всех известных (около 100) юрских видов. Районы местонахождений мшанок на Русской платформе представляли собой средне- и позднеюрские морские бассейны на территории Москвы, Московской, Брянской, Костромской, Нижегородской, Самарской, Рязанской и Саратовской областей (сборы А.С. Алексева, П.А. Герасимова, А.С. Гужова,

В.В. Митта). Эти моря, очевидно, входили в Восточно-Европейскую провинцию, выделенную по аммонитам и другим группам организмов (Шевырев, 1979; Невеская, 1999 и др.). Исходя из данных Б. Вальтера (Walter, 1969) в среднеюрскую эпоху Западно-Европейская и Средиземноморская провинции характеризовались как местными, так и общими видами мшанок. Смещение бореальных и тетических элементов мшанковой фауны, а также её обновление во всех морях Западной Европы происходили, как отмечает Вальтер, в байосском и батском веках. На Русской платформе (район г. Саратова) известен пока только одиночный вид-вселенец раннебатского возраста — *Reptomultisparsa cobergonensis*, который был распространен в бассейнах Франции в позднем аалене — раннем байосе. Полученные автором от В.В. Митта мшанки этого вида, отличающиеся мультисериальными колониями, были упомянуты в списке фауны из нижнего бата окрестностей Саратова под названием *Berenicea* sp. (Митта и др., 2004).

Во время обширной келловейской трансгрессии (Шевырев, 1979) личинки западноевропейских мшанок, переносимые теплыми течениями, попали в бассейны Восточно-Европейской провинции. В среднем келловее, на который приходился первый максимум юрского повышения уровня моря, многие вселившиеся западноевропейские мшанки смогли успешно приспособиться к новым местам обитания, особенно в бассейнах центра платформы, в которых *Stenolaemata* продолжали оставаться единственными мшанками с известковым скелетом.

На небольших глубинах, с хорошей аэрацией и высокой гидродинамикой, которыми характеризовались прибрежные участки среднекелловейских морей Русской платформы (Сазонова, Сазонов, 1967), виды-вселенцы были представлены как разнообразными инкрустирующими, так и различными прямыми вертикально растущими и массивными колониями. При этом, как правило, они поселялись и развивались на приподнятых над твердым дном (известняки карбона) субстратах. Это были створки раковин брахиопод и двустворчатых моллюсков, особенно устриц, трубки серпулид, крупные колонии других мшанок, галка и пр. Высокое расположение спасало их колонии от заиливания и позволяло эффективно извлекать пищевые частицы из воды.

Из 14 среднекелловейских видов мшанок, впервые кратко описанных П.А. Герасимовым (1955), к вселенцам, очевидно, относятся следующие виды, систематическая принадлежность которых уточнена согласно новым данным (Вискова, 2007 а, в печати). Это — *Stomatopora dichotoma* и *S. waltoni*, имеющие инкрустирующие, в разной степени разветвленные унисериальные колонии, *Proboscina morinica* — с олигосериальными, а *Plagioecia orbiculata* и *Mesenteripora undulata* — с мультисериальными инкрустирующими колониями (у последнего вида они могли быть и многослойными). Прямые разветвленные колонии со слоями нарастания были у *Terebellaria ramossissima* и у *Multisparsa lamellosa*. Кроме того, в коллекциях Герасимова были обнаружены среднекелловейские мшанки, определенные нами как *Stomatopora bajocensis* и *Proboscina alfredi*, соответственно с унисериальными и олигосериальными инкрустирующими колониями, *Neuropora spinosa* с ветвисто-массивными и *Reptomulticava ?collis* с массивно-компактными колониями (в виде миниатюрной шляпки с полями). Все выше названные виды (табл. 1), за исключением *R. ?collis*, были более или менее широко распространены в бассейнах Западной Европы на протяжении ааленского-батского веков, при этом *S. dichotoma*, *S. waltoni*, *M. undulata*, *T. ramossissima* и *M. lamellosa* продолжали существовать в этих бассейнах и в раннем келловее, а *S. bajocensis* и *N. spinosa* — в оксфорде (Walter, 1969; Gardiner, Taylor, 1982).

Наряду с видами-вселенцами в среднекелловейских морях Восточной Европы появились и эндемичные виды мшанок, отличающиеся новыми элементами в структуре

колоний и организации жизненных форм. Только в среднекелловейских бассейнах на территории Москвы и Московской области возникло 12 новых видов. Из них 6 были впервые установлены П.А. Герасимовым: *Diastopora gzheliensis* с листовидными колониями, свернутыми в полу трубку, *Spiropora pseudostraminea* и *S. nodosa*, отличающиеся вертикально растущими колониями, *Reptonodicava conviva* и *Ceripora? simplex* с более или менее массивными колониями и *Lichenopora mosquensis* с характерными дискovidными инкрустирующими колониями (табл. 1). Последний вид, исходя из его описания и изображения (Герасимов, 1955, с. 40, табл. XIII, фиг. 9), согласно новым исследованиям (Gordon, Taylor, 1997), должен быть отнесен к роду *Disporella* Grey, 1848: дискovidные колонии инкрустируют субстрат всей базальной поверхностью, фасцикли автозооциев радиально расходятся от центра, между фасциклями — поры (альвеолы); виды рода *Lichenopora* Defrance, 1823 характеризуются конусовидными колониями, которые прикрепляются к субстрату вершины конуса или короткой ножкой. В юре оба эти рода до настоящего времени не регистрировались.

Другие шесть новых видов обнаружены недавно в материалах Герасимова и в коллекциях мшанок, переданных автору А.С. Алексеевым (Вискова, 2006а, б, 2007а, б, в печати). Они появились в среднекелловейских морях Москвы и Московской области и принадлежат к следующим родам: *Entalophora* Lamouroux, 1821, *Siphodictyum* Lonsdale, 1849 и *Ceata* Strand, 1928, имеющим вертикально растущие колонии, *Cellulipora* d'Orbigny, 1849 со сложными кубковидными колониями, *Diplosolen* Canu, 1918, инкрустирующие колонии которого мультисериальные, и к новому роду *Stoporatoma* Viskova, 2006 также с инкрустирующими, но унисериальными колониями (табл. 1). Виды рода *Entalophora*, характеризующиеся мономорфными зооэциями — автозооэциями, уже неоднократно отмечались в бассейнах средней юры Западной Европы (D'Orbigny, 1851–1854; Gregory, 1896; Walter, 1969 и др.), в то время как *Siphodictyum*, *Ceata*, *Cellulipora* и *Diplosolen* не были известны из отложений древнее раннего мела.

Мшанки рода *Siphodictyum* впервые в средней юре были найдены Герасимовым, который ошибочно отнёс их к роду *Crisina* d'Orbigny, 1852, возможно, из-за наличия поперечных рядов зооэциев, или фасциклей (Герасимов, 1955, с. 38, табл. XIII, фиг. 10). Род *Siphodictyum* характеризуется развитием вакуолярных зооэциев, или вакуолей между дистальными частями автозооэциев на фронтальной стороне прямых колоний и на дорсальной, лишенной автозооэциев (Canu, Bassler, 1926; Pitt, Taylor, 1990), тогда как *Crisina* отличается развитием тергозооэциев, формирующих только дорсальную сторону ветвей колонии (Canu, Bassler, 1922, с. 116; Вискова, 1972, с. 42). Следует отметить, что вакуоли у аптского вида *S. gracile* Lonsdale, 1849 имеют вид тонких трубочек и упорядоченное расположение. Не устоявшиеся форма и характер развития вакуолей у нового вида *Siphodictyum* могут свидетельствовать о начале их становления у данного рода в среднем келловее. До сих пор *Siphodictyum* был известен только из нижнего мела (баррем-апт) Западной Европы (Canu, Bassler, 1926; Walter, Busnardo, 1971; Pitt, Taylor, 1990 и др.).

Прямые многослойные колонии нового вида, относящегося к роду *Ceata*, отличаются навиванием слоев обрастания из автозооэциев, расширяющихся у своего дистального конца, по восходящей спирали вокруг укороченной срединной пластины, что характерно для этого рода. Насколько известно в настоящее время он существовали только в морях раннего мела (баррем-апт) Западной Европы (Canu, Bassler, 1926; Walter et al., 1975; Pitt, Taylor, 1990). Возможно, становление этого рода началось в среднеюрских бассейнах Восточной Европы.

Новые своеобразные мшанки рода *Cellulipora* характеризуются сложными колониями, состоящими из однослойных субколоний, формирующихся цилиндрическими

автозоооцеями и поверхностными гетерозоооцеями — лакунами. Кубковидная или грибовидная форма таких колоний мшанок является результатом комбинированного роста (Вискова, 2001) субколоний друг над другом (сочетание закрытого и открытого типов роста); к субстрату они прикрепляются небольшим основанием. До сих пор виды рода *Cellulipora* были известны в Западной Европе из нижнего мела и первой половины верхнего (D'Orbigny, 1851–1854; Gregory, 1899; Vuge, Voigt, 1972 и др.). Можно предположить, что новый вид *Cellulipora* sp. nov. 1 является предковым видом данного рода, который впервые появился в среднекелловейском море Русской платформы.

Самые древние виды рода *Diplosolen* отмечались только в морях позднего мела Западно-Европейской и Восточно-Европейской провинций (Voigt, 1929, 1951; Brood, 1972; Вискова, 1992, 2005б, 2006а и др.). От меловых и более поздних видов этого рода новый вид отличается отсутствием строгой закономерности в характере почкования и расположения наноооцеив между автозоооцеями. Это позволяет предположить, что становление рода *Diplosolen* произошло в среднем келловее в бассейнах Восточно — Европейской провинции.

Наконец, недавно был описан новый вид среднекелловейской мшанки, отнесенный к новому роду *Stoporatoma* — *St. gerasimovi* (Вискова, 2006б). От близкого рода *Stomatopora* Bronn, 1825 с такими же инкрустирующими унисериальными колониями, но с мономорфными зоооцеями, новый род отличается развитием гетерозоооцеив, названных циркулярными рептозоооцеями, и трубчатых отростков, напоминающих ризоиды.

Возникновение всех новых мшанок, рассмотренных выше, позволяет предположить, что их радиация, начавшаяся в Западной Европе в морях байоса и бата, особенно заметно продолжилась в бассейнах Восточной Европы во время среднекелловейской трансгрессии. Интересно заметить, что Вальтер с соавторами (Walter, Busnardo, 1971; Walter et al., 1975) отмечали внезапное появление мшанок родов *Siphodictyum* и *Ceata* в раннемеловых бассейнах Западной Европы и связывали это с их миграцией, пути которой оставались неясными. В настоящее время можно предположить, что виды последних двух родов, также как и виды *Cellulipora* и *Disporella*, мигрировали в западноевропейские моря из бассейнов Восточной Европы, с которыми теперь связывается их происхождение в среднекелловейском веке.

Позднекелловейский возраст имеет только одна инкрустирующая мшанка с мульти-сериальными колониями, обнаруженная недавно в глинистых сланцах в окрестностях г. Саратова (сборы С.Б. Сельцера). Её компьютерное изображение, которое любезно передал мне В.В. Митта, позволяет определить эту мшанку как *Reptomultisparsa* sp. (табл. 1).

Выявленные П.А. Герасимовым (1955) оксфордские мшанки (районы Москвы, Костромская и Нижегородская области) относятся к инкрустирующим унисериальной *Stomatopora bouchardi* и мульти-сериальной *Rosacilla corallina* (Герасимов, 1955, с. 35, 36, табл. XIII, фиг. 4). Кроме того, в его коллекциях нами обнаружены инкрустирующие *Stomatopora* sp. и мульти-сериальная *Hyporosopora ?portlandica*. Недавно в глинистых сланцах оксфорда Костромской области был найден (сборы А.С. Гужова) новый вид мшанки, отнесенный к роду *Cellulipora*. Колонии этого вида состоят из нескольких дисковидных субколоний разного диаметра, различных стадий роста, одиночных или выросших одна на другую. Таким образом, род *Cellulipora*, появившийся в среднем келловее Русской платформы, представлен ещё одним оксфордским видом *Cellulipora* sp. nov. 2 (табл. 1).

Среди изученных Герасимовым средневожских мшанок (Самарская и Московская области) оказались инкрустирующие мульти-сериальные *Rosacilla cf. tenuis* и *R. centrifuga* (Герасимов, 1955, с. 36, 37, табл. XIII, фиг. 6-8). К новым видам он отнёс также инкрустирующих унисериальную *Stomatopora kashpirica* и мульти-сериальную *Diastopora?*

ambigua (Герасимов, 1955, с. 35, 38, табл. XIII, фиг. 12, 13, табл. XII, фиг. 18-20). К сожалению, экземпляры оксфордских и средневожских мшанок, описанных Герасимовым (табл. 1), в просмотренных коллекциях пока не обнаружены, но их идентификация не вызывает особых сомнений.

Итак, как было отмечено выше, роды *Siphodictyum*, *Ceata*, *Cellulipora*, *Diplosolen* и *Disporella* возникли не в мелу, а в средней юре, в среднем келловее. Впервые в среднем келловее регистрируются и семейства Celluliporidae (*Cellulipora*) из отряда Tubuliporida, Horneridae (*Siphodictyum*) и Lichenoporidae (*Disporella*) из отряда Cerioporida и Ceidae (*Ceata*) из отряда Melicerititida. Род *Diplosolen* относится к семейству Diastoporidae (Tubuliporida), существующему с триаса. Очевидно, в триасе появились и семейство Stomatoporidae (Tubuliporida), к которому принадлежит новый род *Stoporatoma*. Таким образом, рассмотренные мшанки из средней и поздней юры Русской платформы принадлежат, согласно принятой автором системе (Вискова, 1992), ко всем трем отрядам класса Stenolaemata. Очевидно, в среднем келловее от Tubuliporida ответвился отряд Melicerititida (*Ceata*). Отряд Tubuliporida заметно пополнился новыми мшанками (к нему относится большинство юрских видов и родов, входящих в состав девяти семейств). Возможно, также в среднем келловее появились два подотряда в отряде Cerioporida — *Hornerina* и *Lichenoporina*. Мшанки всех трёх отрядов достигли максимального расцвета в поздне меловых эпиконтинентальных морях Западной и Восточной Европы. Melicerititida почти полностью вымерли в конце маастрихта, а Tubuliporida и Cerioporida, претерпев значительное угасание в конце мела, в заметно сокращенном объеме продолжают существовать в современных морях одновременно с единственным родом из отряда Melicerititida (Вискова, 1992, 1995 и др.).

Находки в среднем келловее Русской платформы мшанок родов *Cellulipora*, *Diplosolen*, *Siphodictyum* и *Disporella*, а также нового рода *Stoporatoma* позволяют зафиксировать становление в средней юре функционального полиморфизма зооидов в классе Stenolaemata, который, как считалось раньше, у юрских мшанок был выражен очень слабо. Обычно отмечались лишь кенозооиды и выводковые камеры, в которых вынашивались личинки (Walter, 1969; Jablonski et al., 1997 и др.). Теперь наряду с этими гетерозооидами у среднекелловейских Stenolaemata зарегистрированы следующие биологически важные морфологические новации: альвеолы — у *Disporella*, вакуоли — у *Siphodictyum*, лакуны — у *Cellulipora*, нанозооиды — у *Diplosolen*, и, наконец, циркулярные рептозооиды и ризоиды — у *Stoporatoma*. Очевидно, необходимо отметить, что форма, расположение и размеры гетерозооидов у среднекелловейских *Cellulipora*, *Diplosolen* и *Siphodictyum*, отличаются неустойчивостью, что может свидетельствовать о начале становления этих структур в колониях данных мшанок. Следует ещё раз подчеркнуть, что все названные гетерозооиды, кроме возникших в среднем келловее циркулярных рептозооидов (Вискова, 2006б), ранее отмечались только у меловых и более поздних представителей стенолемных мшанок. С появлением новых элементов в колониях мшанок происходило усиление их структурной, физиологической и функциональной интеграции. Наряду с этим усложнялась в целом колониальная организация среднеюрских Stenolaemata и увеличивалась их таксономическая диверсификация. При этом одновременное возникновение разнообразных морфологических новаций у Stenolaemata в течение среднего келловоя (очевидно, на протяжении около одного миллиона лет) свидетельствует о взрывном характере их эволюции. В результате меняется существующее представление о том, что у мшанок этого класса новации возникали довольно равномерно на протяжении 100 млн. лет (Jablonski et al., 1997, с. 513), в интервале с позднего триаса до середины мела.

Характер жизненных форм изученных мшанок позволяет считать, что в среднем келловее завершилось формирование всех типов роста их колоний — открытый, закрытый и комбинированный. Первый включает всё разнообразие инкрустирующих колоний, представленных уни-, олиго- и полисериальными ветвями или лопастями, однослойными и многослойными, с дихотомической и латеральной рамификацией. Все эти особенности обеспечивали освоение мшанками максимальной площади субстрата. К открытому типу роста относятся и многочисленные вертикально растущие колонии (кроме членистых, появившихся в позднем мелу), поднятые в разной степени над субстратом, тонковетвистые и древовидные, с зооидами, открывающимися с одной стороны или вокруг ветвей. Наряду с простыми цилиндрическими и двухслойно-симметричными колониями, появившимися еще в ранней юре (Jablonski et al., 1997), в средней юре развиваются их вариации. Эти вариации включают многослойность ветвей с разными способами навивания слоев: концентрическим у *Multisparsa lamellosa*, по нисходящей спирали у *Terebellaria ramosissima* и по восходящей спирали у нового вида *Ceata* (Walter, 1969; Taylor, 1978; Вискова, 2005б, 2007а, б, в печати). Многослойность во всех случаях способствовала возрождению колоний при заливании, механических повреждениях, обрастании другими организмами и т.п. В среднем келловее впервые регистрируются инкрустирующие дисковидные колонии, характеризующие закрытый тип роста (*Disporella*), и первые кубковидные сложные колонии, состоящие из субколоний (*Cellulipora*), которые формировались в результате комбинированного роста.

Разнообразные стратегии роста колоний юрских мшанок в значительной степени были связаны с различными особенностями почкования и ростовых движений зооидов, а также с вариациями взаимного расположения окруженных перистомами отверстий зооидов на поверхности колонии. У рассмотренных мшанок они либо в разной степени равноудаленные (виды родов *Stomatopora*, *Stoporatoma*, *Proboscina*, *Entalophora*, *Multisparsa* и др.), либо собраны в различного типа пучки, или фасцикли: поперечные (*Siphodictyum*), кольцевые (*Spiropora*) и радиальные (*Disporella*). Исходя из сравнения с современными мшанками (Шунатова, 2002), можно считать, что относительная равноудаленность зооидов в колониях юрских *Stenolaemata* характеризовала их индивидуальную активность, а групповое расположение (фасцикли) соответствовало коллективной деятельности. Очевидно, как и у современных *Stenolaemata*, лофофор древних мшанок не полностью выступал над отверстием трубчатого перистома. В результате жесткий перистом ограничивал радиус действия щупалец. Расположение перистомов в фасциклях объединяло деятельность щупалец смежных зооидов как в создании направленного потока с пищевыми частицами к ротовому отверстию в центре воронки щупалец, так и направленного удаления отфильтрованной воды. Очевидно, дополнительную роль в регуляции движения водных потоков играли и различные гетерозооиды. Согласно данным Вальтера (Walter, 1969) радиальные фасцикли появились, очевидно, в позднем аалене (*Theonoe* Lamouroux, 1821), кольцевые — в раннем байоэе (*Spiropora* Lamouroux, 1821) и поперечные — в позднем бате (*Idmonea* Lamouroux, 1821). Таким образом, можно считать, что разнообразие поведенческих реакций стенолемных мшанок было заложено в начале средней юры, к концу которой оно заметно возросло.

В целом, среднеюрский этап развития стенолемных мшанок явился началом последовательного роста их таксономического разнообразия, продолжавшегося до самого конца позднего мела. В этом значительную роль играли также различные вариации как в индивидуальной, так и в групповой деятельности зооидов при доминировании последней.

Автор глубоко признателен А.С. Алексееву, А.С. Гужову и В.В. Митта за переданные коллекции юрских мшанок, полезные советы и неоднократные консультации, полученные

при подготовке статьи. Исследования проведены при поддержке Программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», проект «Эвстатические колебания уровня моря в фанерозое и реакция на них морской биоты» и РФФИ, проект 06-05-64641.

Литература

- Афанасьева Г.А., Вискова Л.А., Морозова И.П., Невеская Л.А. 1998. Последствия пермского кризиса для различных групп беспозвоночных // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 3. М.: ПИН РАН. С. 30–37.
- Вискова Л.А. 1972. Позднемеловые мшанки Cyclostomata Поволжья и Крыма // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 132. М.: Наука. 96 с.
- Вискова Л.А. 1992. Морские постпалеозойские мшанки // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 250. М.: Наука. 187 с.
- Вискова Л.А. 1995. Динамика родового разнообразия мшанок (классы Stenolaemata и Eurystomata) в интервале триас – ныне // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. С. 80–83.
- Вискова Л.А. 2001. Особенности роста сложных колоний постпалеозойских мшанок Stenolaemata и их новые виды // Палеонтол. журн. № 3. С. 46–53.
- Вискова Л.А. 2005а. Новые мшанки (Tubuliporina, Stenolaemata) из верхнего мела Среднего Поволжья (Россия) // Палеонтол. журн. № 4. С. 56–62.
- Вискова Л.А. 2005б. Среднеюрские мшанки Центральной части России // Палеострат-2005. Годичное собрание секции палеонтол. МОИП и московского отделения Палеонтол. о-ва. Тезисы докл. М. С.13.
- Вискова Л.А. 2006а. Среднеюрский этап развития мшанок класса Stenolaemata на Русской платформе // Палеострат-2006. Годичное собрание секции палеонтол. МОИП и московского отделения Палеонтол. о-ва. Тезисы докл. М. С. 13–14.
- Вискова Л.А. 2006б. Мшанки родов Stomatopora Bronn и Stoporatoma gen. nov. из средней юры Москвы и Московской области // Палеонтол. журн. № 4.
- Вискова Л.А. 2007а (в печати). Новые данные о среднеюрских мшанках центра европейской части России // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол.
- Вискова Л.А. 2007б (в печати). Новые мшанки Stenolaemata из средней юры Москвы и Подмосквья // Палеонтол. журн.
- Герасимов П.А. 1955. Руководящие ископаемые мезозоя Центральных областей Европейской части СССР. Часть 2. Иглокожие, ракообразные, черви, мшанки и кораллы юрских отложений. М.: Госгеолтехиздат. 90 с.
- Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д. 1995. Ископаемые волжского яруса Центральной России. М.: Всеросс. науч.-исслед. геол. нефт. ин-т; Моск. городская станция юных натуралистов. 65 с.
- Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д., Тесакова Е.М. 1996. Ископаемые келловейского яруса Центральной России. М.: Всеросс. науч.-исслед. геол. нефт. ин-т; Моск. городская станция юных натуралистов. 127 с.
- Завьялов М.А. 1988. Систематическое положение келловейских мшанок Подмосквья // Материалы Межд. конференции студентов и аспирантов по фундаментальным наукам «Ломоносов». Вып. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 222–225.
- Митта В.В., Барсков И.С., Грюндель И., Захаров В.А., Сельцер В.Б., Иванов А.В., Ростовцева Ю.А., Тарасова Л.О. 2004. Верхний байос и нижний бат в окрестностях Саратова // VM – Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. № 12. 39 с.
- Невеская Л.А. 1999. Этапы развития бенгоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой // Тр. Палеонтол. ин-та. М.: Наука. Т. 274. 503 с.
- Сазонова И.Г., Сазонов Н.Т. 1967. Палеогеография Русской платформы в юрское и раннемеловое время // Тр. Всес. науч.-исслед. геол.-развед. нефт. ин-та. Вып. 62. Л.: Недра. 260 с.
- Шевырев А.А. 1979. Биогеография юры // Итоги науки и техники. Стратигр. Палеонтол. М.: ВИНТИ. Т. 9. С. 29–58.

- Шунатова Н.Н. 2002. Пищевое поведение и особенности морфо-функциональной организации пищедобывающего аппарата морских мшанок (Bryozoa, Gymnolaemata). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН. 18 с.
- Brood K. 1972. Cyclostomatous Bryozoa from the Upper Cretaceous and Danian in Scandinavia // *Stockh. Contr. Geol.* Vol. 26. P. 1–464.
- Buge E., Voigt E. 1972. Les Cellulipora (Bryozoa, Cyclostomata) du Cénomanien Français et la famille des Celluliporidae // *Geobios.* Vol. 5. Fasc. 2. P. 121–150.
- Canu F., Bassler R.S. 1922. Studies on the cyclostomatous Bryozoa // *Proc. US Nat. Mus.* Vol. 61. Art. 22. P. 1–160.
- Canu F., Bassler R.S. 1926. Studies on the cyclostomatous Bryozoa // *Proc. US Nat. Mus.* Vol. 67. Art. 21. P. 1–124.
- Gardiner A.R., Taylor P.D. 1982. Computer modelling of branching growth in the bryozoan *Stomatopora* // *N. Jb. Geol. Palaeont. Abh.* Vol. 163. No 3. P. 389–416.
- Gordon D.P., Taylor P.D. 1997. The Cretaceous-Miocene genus *Lichenopora* (Bryozoa) with a description of a new species from New Zealand // *Bull. nat. Hist. Mus. Lond. (Geol.)*. Vol.53. No 1. P. 71–78.
- Gregory J.W. 1896. The Jurassic Bryozoa // *Catalogue of the fossil Bryozoa in the British Museum (Nat. Hist.)*. L. 239 p.
- Gregory J.W. 1899. The Cretaceous Bryozoa // *Catalogue of the fossil Bryozoa in the British Museum (Nat. Hist.)*. L. 457 p.
- Haime J. 1854. Description des Bryozoaires fossiles de la formation Jurassique // *Mém. Soc. Géol. France. Ser. 2. T. 5. Mem. 2.* P. 157–218.
- Illies G. 1963. Über *Stomatopora dichotoma* (Lamx.) und *St. dichotomoides* (Orb.) [Bryoz. Cycl.] aus dem Dogger des Oberrheingebietes // *Oberrhein. geol. Abh. Karlsruhe.* No 12. S. 45–80.
- Jablonski D., Lidgard S., Taylor P.D. 1997. Comparative ecology of bryozoan radiations: origin of novelties in cyclostomes and cheilostomes // *Palaios.* Vol. 12. P.505–523.
- Nye O.B.Jr. 1976. Generic revision and skeletal morphology of some cerioporid cyclostomes (Bryozoa) // *Bull. Amer. Paleontol.* Vol. 69. No 91. P. 1–222.
- Orbigny A.D. 1851–1854. Bryozoaires // *Paleontologie française. Terrains cretaces. Texte et atlas.* Paris. T. 5. P. 1–1192.
- Pitt L.J., Taylor P.D. 1990. Cretaceous Bryozoa from the Faringdon Sponge Gravel (Aptian) of Oxfordshire // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*. Vol. 46. No 1. P. 61–152.
- Rouillier C. 1847. Etude paleontologiques sur les environs de Moscou // *Jubilaeum semisecl. G. Fischer de Waldheim.* Moscou. P. 67.
- Taylor P.D. 1976. Multilamellar growth in two Jurassic cyclostomatous Bryozoa // *Palaeontology.* Vol. 19. Pt. 2. P. 293–306.
- Taylor P.D. 1978. The spiral bryozoan *Terebellaria* from the Jurassic of southern England and Normandy // *Palaeontology.* Vol. 21. Pt. 3. P. 357–391.
- Taylor P.D. 1981. Bryozoa from the Jurassic Portland beds of England // *Palaeontology.* Vol. 24. Pt. 4. P. 863–875.
- Trautschold H. 1861. Recherches geologiques aux environs de Moscou. Couche jurassiques de Mniovniki // *Bull. Soc. Natur. Moscou.* No 1. P. 66.
- Voigt E. 1929. Die Bryozoengattung *Diplosolen* in der Schreibkreide de von Ruegen // *Mitt. Naturwiss. Vereins Neuvorpommern und Ruegen Greifswald.* Bd. 52/56. S. 2–6.
- Voigt E. 1951. Das Maastricht-Vorkommen von *Ilkten* bei Hannover und seine Fauna mit besonderer Beruecksichtigung der Gross-Foraminiferen und Bryozoen // *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg.* No 20. S. 15–109.
- Walter B. 1969. Les Bryozoaires jurassiques en France. Etude systematique. Rapports avec la stratigraphie et la paléocéologie // *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon.* No 35. 328 p.
- Walter B., Arnaud-Vanneau A., Arnaud H. et al. 1975. Les Bryozoaires Barrémo-Aptiens du sud-est de la France: Gisements et paléocéologie, biostratigraphie // *Geobios.* Vol. 8. Fasc. 2. P. 83–117.
- Walter B., Busnardo R. 1971. Un gisement aptien de Bryozoaires dans les Alpes françaises (Vercors, Isère) // *Géobios.* Vol.4. Fasc. 2. P. 87–99.

УДК 564.5:551.732

Первые брахиоподы с карбонатным скелетом: появление, расселение, строение стенки раковины

Г.Т. Ушатинская, Я.Е. Малаховская

Палеонтологический институт РАН, Москва;

E-mail: gushat@paleo.ru

Самые ранние на Земле брахиоподы с карбонатной раковиной принадлежат отрядам *Obolellida* и *Kutorginida*. Впервые появившись на Сибирской платформе в середине томмотского века, оболеллиды в течение раннего кембрия широко расселились по земному шару. Первое появление куторгинид тоже отмечается в томмотское время в восточной Азии — в Монголии, а несколько позднее — в атдабанах и ботоме они распространились по всей Евразии и Северной Америке. К середине кембрия оба отряда вымерли. В морфологии раковин этих брахиопод и в их микроструктуре имеются признаки, которые по отдельности позднее повторялись у представителей других более молодых отрядов фанерозойских брахиопод — явление архаического многообразия, весьма распространенное на начальных этапах эволюции.

Ключевые слова: древнейшие брахиоподы, *Obolellidae*, *Kutorginidae*, центр происхождения, географическое распространение, замковое сочленение, строение стенки раковины

Начало раннего кембрия на Земле характеризовалось массовым появлением первых скелетных организмов: археоциат, губок, моллюсков, ископаемых неясного систематического положения, так называемых мелкокорачковидных ископаемых *small shelly fossils* (SSF); почти одновременно с названными животными появились и брахиоподы (Rozanov, Zhuravlev, 1992). Центром происхождения многих из этих групп, вероятно, явилась Сибирская платформа, располагавшаяся в начале кембрия в приэкваториальной зоне (Журавлева и др., 1964; McKerrow et al., 1992) и представлявшая собою в то время обширный теплопроводный эпиконтинентальный бассейн (рис. 1). В ее центральной части выделялась полоса, называемая переходной зоной, которая служила фациальным барьером на границе лагунной и нормально-морской частей бассейна. Это была спокойная, мелководная зона в несколько десятков километров шириною и протяженностью до 2000 км с рассеянными водорослевыми и археоциато-водорослевыми холмами — биогермами, между которыми накапливался тонкозернистый карбонатно-глинистый материал. В породах отмечается несколько повышенное содержание P_2O_5 , что было вообще характерно для томмотских отложений и отражало, вероятно, повышенную концентрацию фосфатов в морской воде (Розанов, 1980). Палеотемпературы, определенные по глаукониту, в



Рис. 1. Схема фациального районирования нижнекембрийских отложений Сибирской платформы (по Ярусное расчленение..., 1984). Условные обозначения: I–III — фациальные регионы: I — Турухано-Олекминский, II — Анабаро-Синский, III — Юдомо-Оленекский; 1 — отложения лагунного типа, 2 — рифогенные отложения, 3 — доманиковые отложения открытого шельфа, 4 — граница Сибирской платформы, 5 — граница рифовой зоны.

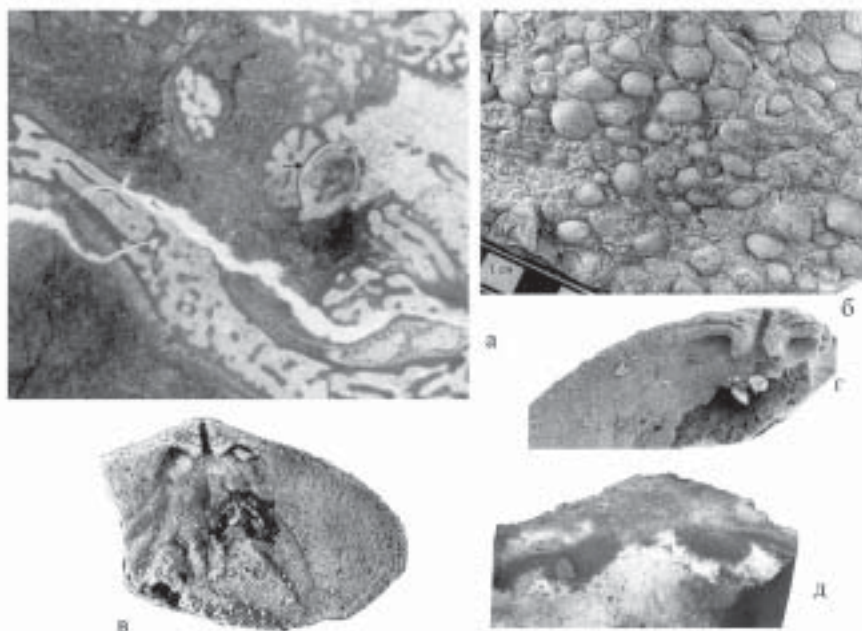


Рис. 2. Некоторые представители оболеллид: а — ПИН, шлиф № 3848/710, продольный разрез раковины *Obolella* sp. (указана стрелкой), прикрепившейся внутри рифовой постройки в полости, сформированной археоциатами. Видно, что ножка проходила между створками у заднего края, передний край приоткрыт ($\times 6$); Сибирская платформа, среднее течение Лены, Ой-Мурен; атдабанский ярус, пестроцветная свита; (фотография А.Ю. Журавлева); б — скопление створок рода *Magnicanalis* на поверхности напластования; Восточное Забайкалье, пос. Георгиевка; атдабанский-ботомский ярусы, быстринская свита; в-д — *Bicia sofia* Ushatinskaya, 1988; местонахождение и возраст те же; в — ПИН, экз. № 2019/527, брюшная створка изнутри ($\times 15$); г — ПИН, экз. № 2019/519, брюшная створка изнутри ($\times 25$); д — ПИН, экз. № 2019/504, примакушечная часть спинной створки изнутри ($\times 15$).

Таблица 1. Ярусное и зональное расчленение нижнего и среднего кембрия по археоциатам и трилобитам в среднем течении рек Лена и Алдан (Сибирская платформа) (Пельман и др., 1992)

Отдел	Ярус	Зоны по археоциатам	Зоны по трилобитам
Средний кембрий	Амгинский		<i>Tomagnostus fissis</i> – <i>Paradoxides sacheri</i>
			<i>Triplagnostus gibbus</i>
			<i>Kounamkites</i>
			<i>Schistocephalus</i>
Нижний кембрий	Тойон-		<i>Anabaraspis splendens</i>
		<i>Irinaecyathus grandiperformatus</i>	<i>Lermontovia grandis</i>
	Ботомский		<i>Bergeroniellus ketemensis</i>
			<i>Bergeroniaspis ornata</i>
			<i>Bergeroniellus asiaticus</i>
			<i>Bergeroniellus gurarii</i>
		<i>Carinocyathus squamosus</i> — <i>Botomocyathus zelenovi</i>	<i>Bergeroniellus micmacciformis</i> — <i>Erbrella</i>
	Атлабанский	<i>Fanscyathus lermontovae</i>	<i>Judomia</i>
		<i>Nochoroicyathus kokoulini</i>	
		<i>Carinacyathus pinus</i>	<i>Pagetiellus anabarus</i>
		<i>Retecoscinus zegebarti</i>	<i>Fallotaspis</i> <i>Prototallotaspis jakutensis</i>
	Томмотски ский	<i>Dokidocyathus lenaicus</i>	
<i>Dokidocyathus regularis</i>			
<i>Nochoroicyathus sunnaginicus</i>			

этом районе в томмотском веке приблизительно составляли 28–32 °С (Николаева, 1981). Наиболее полные разрезы нижнего кембрия переходной зоны располагаются в среднем течении рек Лена и Алдан. Именно оттуда из зоны *regularis* (второй снизу зоны томмотского яруса) известен самый ранний из описанных родов брахиопод, обладавших карбонатной раковиной — *Nochoroicella* Pelman, 1983 (табл. 1, 2). Ю.Л. Пельман (1983) отнес его к отряду *Obollelida*. В последнем издании «Treatise on invertebrate paleontology» (Williams et al., 2000, с. 206) высказывается сомнение в принадлежности его к оболеллидам и к брахиоподам вообще. Действительно, материала очень немного, раковинка совсем маленькая, внутреннее строение ее не известно, так что вопрос о ее систематическом положении

<i>Bicia</i> Walcott, 1901 <i>Brevipeila</i> Seyer, 1994 <i>Ivshinella</i> Koneva, 1979 <i>Trematobolus</i> Matthew, 1893	Скандинавия	Rowell, 1962
	Забайкалье	Ушатинская, 1987
	Сев. Америка, Нью-Йорк	Rowell, 1962
	Сев. Африка	Сейер, 1994
	Казахстан	Конева, 1979
Отряд KUTORGINIDA Семейств: Kutorginidae <i>Khasagatina</i> Ushatinskaya, 1988 <i>Kutorgina</i> Billings, 1861 <i>Yorkia</i> Walcott, 1897 <i>Agurekia</i> Koneva, 1979 <i>Naupiria</i> MacKinnon, 1983	Ближний Восток	Соорег, 1976
	Сев. Африка	Сейер, 1995
	Сев. Америка, Нью-Брансвик	Rowell, 1962
	Сибирская платформа	Горянский и др., 1964
	Испания	Mergl, Linan, 1986
<i>Khasagatina</i> Ushatinskaya, 1988	Монголия	Ушатинская, 1988
	Франция, Монтань Нуар	Kerber, 1988
	Алтае-Саянская область	Пельман, Аксарина, 1978
	Германия	Фейер, 1981
	Сев. Америка, Невада	Rowell, 1977
	Казахстан	Конева, 1979
	Восток Сев.Америки	Lochman, 1956
	Сибирская платформа	Горянский и др., 1964
	Австралия	Roberts, Jell, 1990
	Южный Китай	Huang et al., 1994
	Гренландия	Popov et al., 1997
	Сев. Америка, Нью-Йорк	Rowell, 1962
	Алтае-Саянская область	Аксарина, Пельман, 1978
	Новый Южный Уэльс	Brock, 1998
	Испания	Gil Gid, Melo, 1986
	Казахстан	Конева, 1979
	Австралия	Laurie, 1986
Гренландия	Popov et al., 1997	
Австралия	MacKinnon, 1983	

остается открытым. Но в том же регионе, немного выше по разрезу в третьей снизу зоне томмотского яруса — в зоне *lenaicus* появился род *Obolella* Billings, 1861, уже обладавший вполне определенными признаками брахиопод (табл. 2). Его первые находки известны на юго-востоке Сибирской платформы, в районе р. Джанда (Пельман и др., 1992). Это была маленькая (около 0,5 см в поперечнике), слабо двояковыпуклая карбонатная раковина, покрытая снаружи тонкими радиальными струйками, с узкими интерареями и ножкой, проходившей между створками. Об образе жизни оболеллид может свидетельствовать фотография, на которой видно, что *Obolella* обитала в полостях среди археоциатовых построек, прикрепляясь короткой массивной ножкой, проходившей между створками у заднего края (рис. 2а). В конце томмота и первой половине атдабана род *Obolella* широко распространился на всем пространстве переходной зоны, он встречается как в среднем течении рек Лена и Алдан, так и на севере — в горах Хараулах (табл. 1, 2; рис. 3). Но за пределами Сибирской платформы род еще не известен. В середине атдабанского века началась крупнейшая раннекембрийская трансгрессия (Розанов, 1984), и ареал оболеллид расширяется, а их таксономическое разнообразие начинает стремительно расти (табл. II, рис. 4). На Сибирской платформе, в Алтае-Саянской складчатой области и Забайкалье эти брахиоподы становятся весьма многочисленной группой. Среди них появилось несколько новых родов: *Sibiria* Gorjansky, 1977, *Monoconvexa* Pelman, 1977, *Magnicanalis* Rowell, 1962, *Bicia* Walcott, 1901 (табл. II). В среднем течении Лены в отложениях зон *Pagetiellus anabarus* и *Judomia* (атдабанский ярус) скопления разрозненных створок *Obolella* иногда образуют прослой мощностью 0,5–1 см и протяженностью в несколько метров. В Забайкалье в георгиевской свите (верхняя часть атдабанского — низы ботомского ярусов) наблюдались скопления раковин *Magnicanalis* в виде ракушечной мостовой (рис. 2,б). Роды *Sibiria* и *Monoconvexa* за пределами Сибирской платформы не известны, хотя род *Sibiria* был широко распространен на данной территории, и в его составе описано пять видов. Тогда же, во второй половине атдабанского века, род *Obolella* проник в Северную Америку и, вероятно, дал начало роду *Alisina* Rowell, 1962. Появление древних оболеллид отмечается в Северной Африке (род *Brevipelta* Geyer, 1994), где они также в некоторых слоях являются пороодообразующим элементом (Geyer, 1994). Все оболеллиды в атдабанское время встречаются исключительно среди карбонатных или глинисто-карбонатных осадков, накапливавшихся в мелководных бассейнах приэкваториальной зоны.

На протяжении следующего ботомского века трансгрессия, начавшаяся в середине



Рис. 3. Географическое распространение отрядов Obolellida (черный треугольник) и Kutorginida (черный квадрат) в верхней половине томмотского и нижней половине атдабанского веков (палеогеографические реконструкции здесь и далее по McKerrow et al., 1992).



Рис. 4. Географическое распространение отряда Obolellida (черный треугольник) в верхней половине атдабанского — ботомском веках.

атдабана, достигла своего максимума; обширные мелководные эпиконтинентальные моря занимали огромные пространства, широко распространились карбонатные и терригенно-карбонатные фации, и вместе с ними продолжалось расселение брахиопод. Ботомские отложения с остатками оболеллид известны на западе и востоке Северной Америки, на Сибирской платформе, в Алтае-Саянской складчатой области, в Монголии и Забайкалье, в Казахстане и Средней Азии, в Северной Африке, Южной Европе и на Ближнем Востоке, на юге Австралии (табл. 2, рис. 4). Намечаются некоторые различия в составе оболеллид из разных регионов. На Сибирской платформе и прилегающих к ней районах Забайкалья и Дальнего Востока, особенно многочисленны были *Obolella*, *Sibiria*, *Bicia*, *Magnicanalis*. На территории Казахстана и Средней Азии эти роды отсутствовали. Их здесь заменяли представители рода *Ivshinella*. В Северной Африке широко распространился род *Brevipelta* (Geyer, 1994). В Северной Америке часто встречается род *Alisina*, но присутствуют также роды *Obolella* и *Bicia* (табл. II). Во второй половине ботомского века на территории Ближнего Востока появился самый молодой из известных родов оболеллид — *Trematobolus* Matthew, 1983. В течение тойонского века он широко распространился в Северной Африке, в Испании, известен на территории Сибирской платформы и на востоке Северной Америки (табл. 2, рис. 5). К концу амгинского яруса все оболеллиды вымерли.

Из представителей другого древнего отряда брахиопод — Kutorginida, тоже обладавших карбонатной раковиной, ранее всех, вероятно, появился род *Khasagtina* Ushatinskaya, 1988, описанный из верхов томмотского и низов атдабанского ярусов на северо-западе Монголии (Ushatinskaya, 1987) (табл. 2, рис. 3). Вероятно, близка к нему форма, описанная М. Кербером как *Brachiopoda* gen. et sp. indet из аналогов ботомского яруса в горах Монтань-Нуар Франции (Kerber, 1988). Наиболее известен в отряде род *Kutorgina* Billings, 1861, в составе которого описано около 20 видов. Первые находки куторгин указываются из отложений атдабанского яруса р. Кия и Горной Шории (Алтае-Саянская область), более поздние их находки известны на территории Германии в слоях *Lusatiops* (нижняя половина ботомского яруса). В течение второй половины раннего кембрия куторгин широко распространились во многих районах мира: в Алтае-Саянской области, Сибирской платформе, южном и северо-восточном Казахстане, Киргизии, Дальнем Востоке, Северном Китае (табл. 2, рис. 6). Они известны и в Северной Америке, как в западной ее части (Невада, Калифорния, Большой бассейн), так и на востоке (Аппалачи, п-ов Лабра-



Рис. 5. Географическое распространение отряда Obolliida (черный треугольник) в тойонском-амгинском веках.

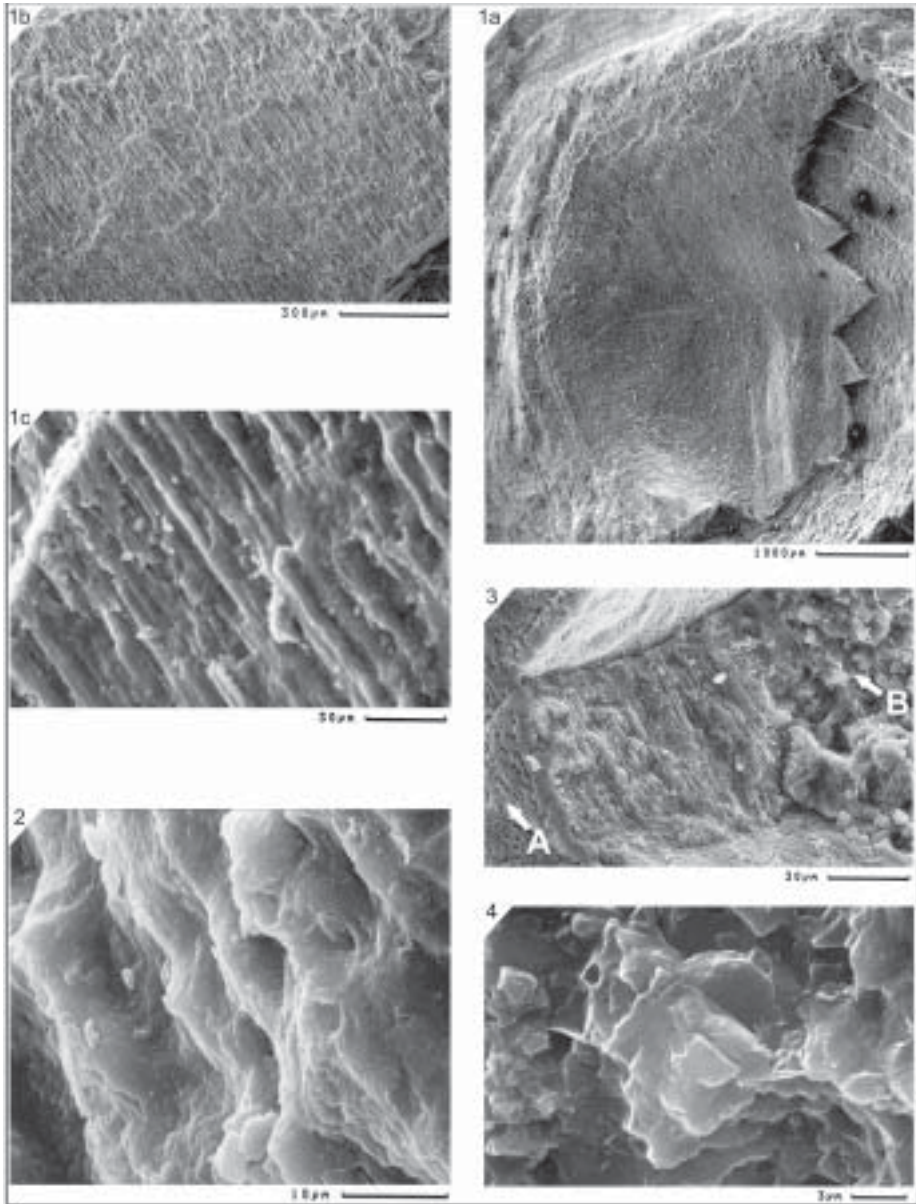


Рис. 6. Географическое распространение отряда Kutorginida (черный квадрат) во второй половине раннего и в начале среднего кембрия.

дор), а также на севере Гренландии. Самые поздние *Kutorgina* упоминаются из нижней половины среднего кембрия в Австралии и Южном Китае. Примечательно, что часто куторгины приурочены к доломитовым породам и несколько их местонахождений указывается на границе переходной и лагунной фациальных зон по краям Сибирского соленого бассейна (Пельман и др., 1992). Возможно, эти брахиоподы были приспособлены к жизни в условиях аномальной солености. Во второй половине ботомского века в составе куторгинид появились новые роды — *Yorkia* Walcott, 1897 на востоке Северной Америки и *Agyreikia* Копева, 1979 в Казахстане. Оба рода существовали в тойонском и амгинском веках; на протяжении этого времени они расширили свои ареалы (табл. 2). К середине среднего кембрия большинство куторгинид вымерло.

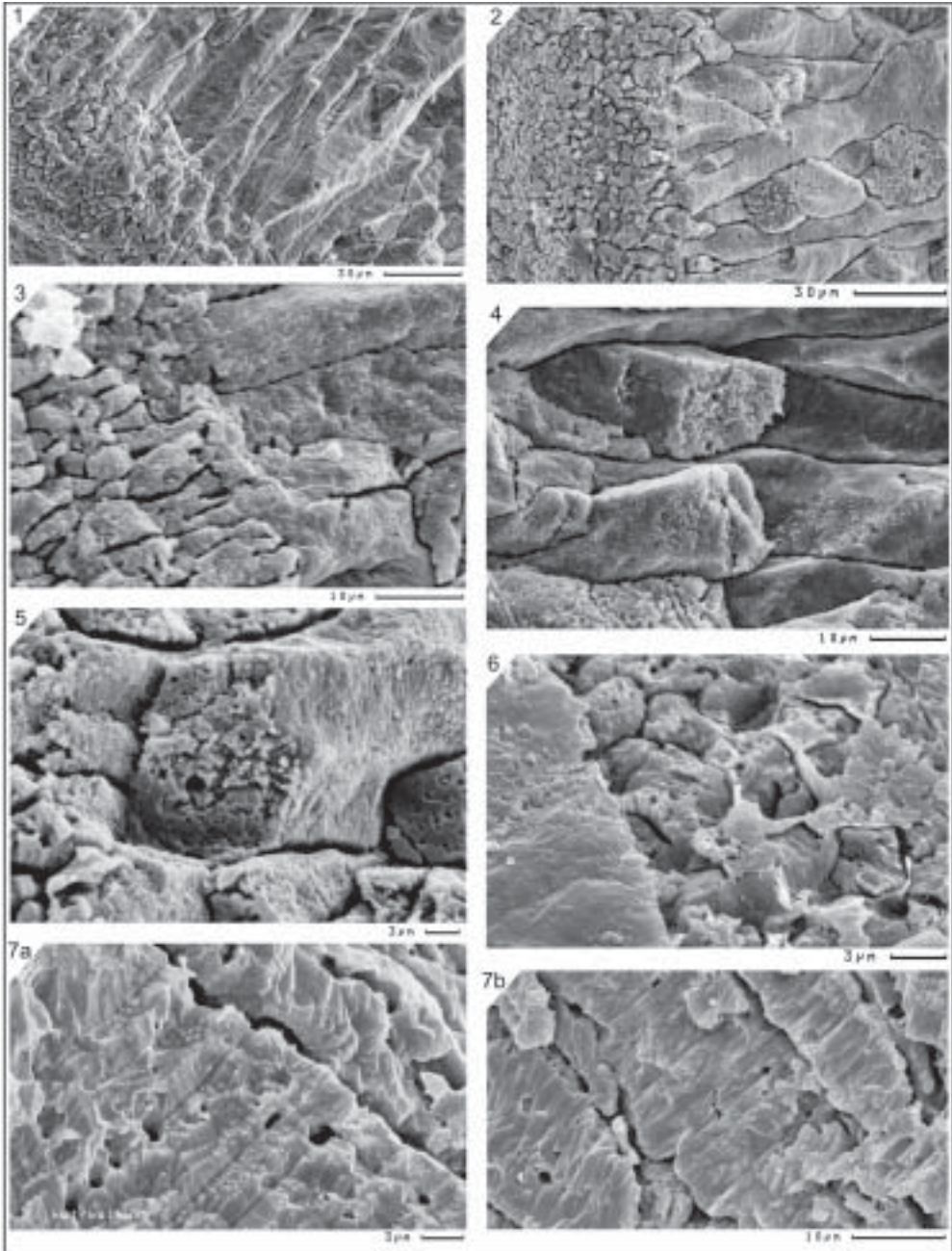
Представители этих древнейших отрядов долгое время рассматривались в составе беззамковых брахиопод в связи с тем, что у них отсутствовал четко выраженный замочный аппарат, состоящий из зубов и зубных ямок в задней части створок, который является важнейшей характеристикой для большинства брахиопод с карбонатной раковиной (Основы палеонтологии, 1960; Moore, 1965). Но и у оболеллид, и у куторгинид попытки

Таблица I



Фиг. 1–4. *Obolella chromatica* Billings; Сибирская платформа, бассейн р. Оленек, нижний кембрий, атдабанский ярус, зона *Judomia*; 1, 2 — ПИН, экз. № 4879/4; 1a — дорсальная створка: а — внутренняя поверхность, общий вид, макушка внизу, левый боковой край отколот, вдоль переднего и правого боковых краев — кайма, в пределах которой виден первичный слой ($\times 13$); 1b — краевая кайма крупным планом ($\times 67$); 1c — радиально ориентированные ламины первичного слоя ($\times 470$); 2 — участок продольного скола дорсальной створки ($\times 2000$); 3 — ПИН, экз. № 4879/1, дорсальная створка, продольный скол передне-бокового края; стрелкой с буквой А указана внешняя поверхность створки, стрелкой с буквой В указана вмещающая порода ($\times 500$); 4 — ПИН, экз. № 4879/5, участок внутренней поверхности вентральной ? створки, ламина вторичного слоя со следами спирального роста ($\times 3300$).

Таблица II



Фиг. 1–6. *Kutorgina pauciornata* Lermontova; 1–5 — Сибирская платформа, верхнее течение р. Лена, нижний — средний кембрий, ичерская свита; 1 — ПИН № 4879/11; вентральная створка, ко-сой скл, внешняя поверхность створки находится в левом нижнем углу ($\times 500$); 2–5 — ПИН, экз. № 4879/12, вентральная створка; 2 — косой скл, внешняя поверхность находится в левой части снимка ($\times 600$), 3 — граница между мелкопризматическим (слева) и крупнопризматическим (справа) слоями ($\times 1600$), 4 — крупнопризматический слой ($\times 1300$), 5 — граница между

мелкопризматическим и крупнопризматическим слоями ($\times 2000$); 6 — ПИН, экз. № 4879/3, внешняя поверхность вентральной створки приполированная и протравленная слабым раствором уксусной кислоты; буквами на фотографии указаны: а — вторично доломитизированный участок раковины, b — окремненные оболочки призм, с — карбонат кальция, которым сложены призмы, ($\times 3300$); Сибирская платформа, Оленекское поднятие, среднее течение р. Хорбосуонка, нижний — средний кембрий, еркекетская свита. фиг. 7. *Kutorgina cingulata* Billings; ПИН, экз. № 4879/14, дорсальная створка, участки продольных сколов, видны поперечные диски, из которых состоят пластинки, составляющие призмы; толстые щели на фотографиях — границы призм; 7a — внешняя поверхность створки находится сверху слева ($\times 2500$); 7b — внешняя поверхность створки находится внизу справа ($\times 1600$); Сибирская платформа, нижнее течение р. Лены, западный склон хр. Туора-Сис; нижний кембрий, ботомский ярус, зоны *Bergerioniaspis* — *Bergeroniellus*.

жесткого сочленения створок предпринимались неоднократно. Структуры, выполняющие роль зубов, у них возникали параллельно в разных родах. Ч. Уолкотт (Walcott, 1912, pt. 2, c. 307) отмечал наличие выростов по краям отверстия для прохода ножки у *Obolella*, *Bicia* и *Trematobolus*, которые могли предотвращать смещение створок друг относительно друга. В.Ю. Горянский и Л.Е. Попов (1985) описали возникновение примитивного зубного аппарата у брахиопод из родов *Alisina* и *Trematobolus*, у которых для прохода ножки в макушке имелся форамен. У родов с ножкой, проходившей между створками, по их мнению, замковое сочленение отсутствовало. Однако у родов *Magnicanalis* и *Bicia* из верхнеатдабанских – нижнеботомских отложений Забайкалья также наблюдалось примитивное замковое сочленение (Ушатинская, 1988). При этом структуры, служащие для замкового сочленения, по месту расположения и характеру роста иногда удивительно напоминают те же образования у замковых брахиопод. У *Magnicanalis* это были разросшиеся передние края арей в брюшной створке, входившие в углубления в задней части спинной. Они, вероятно, выполняли наиболее важные функции замкового сочленения — предотвращение смещения створок друг относительно друга и четкое положение оси вращения. У рода *Bicia* зубное сочленение створок имели только взрослые экземпляры. На брюшных створках у них можно видеть, как возникала данная структура (рис.2, в–д). В той части раковины, которая соответствовала ранней стадии онтогенеза, линии роста были параллельны друг другу, и лишь на поздних стадиях роста линии, прилегавшие к желобку, начинали сильно выгибаться вперед, в результате чего и возникали зубы, которые не были соединены с дном створки. В спинных створках им соответствуют неглубокие ямки.

У рода *Kutorgina* также имелся примитивный тип жесткого сочленения створок (Попов, Тихонов, 1990; Popov et al., 1997). Куторгиновый аппарат сильно отличался от типичных зубов у палеозойских брахиопод. Он состоял из двух узких выступающих треугольных пропарей в спинной створке и соответствующих им двух глубоких желобков по краям псевдодельтидия в брюшной створке. Такой же тип сочленения створок присутствует у других представителей отряда *Kutorginida* — *Agyreikia* и *Yorkia* (Popov et al., 1997).

Можно сказать, что ранние брахиоподы неоднократно пытались приобрести способность жесткого сочленения створок, но эти попытки окончательно увенчались успехом лишь у настоящих замковых брахиопод. Кстати, у некоторых брахиопод с фосфатной раковинной у заднего края тоже возникали жесткие структуры, препятствовавшие смещению створок друг относительно друга, но широкого развития они не приобрели (Ушатинская, 1998).

Другим важным отличием древнейших карбонатных брахиопод из отрядов *Obolellida* и *Kutorginida* от типичных замковых брахиопод является микроструктура раковины.

Микроструктура стенки раковины оболеллид ранее была описана на примере рода

Trematobolus Mathev, 1893 (*T. pristinus bicostatus* Gorjansky, 1964) из верхов нижнего кембрия севера Сибирской платформы (Williams, Wright, 1970). По их данным раковина *Trematobolus* состояла из первичного и вторичного слоев. Первичный слой толщиной 35–40 мкм у изученных образцов был полностью перекристаллизован. Вторичный слой состоял из ламин и нодулей. Ламин представляют собою плоские пластинки длиной до 10 мкм и толщиной до 0,4 мкм, располагающиеся параллельно поверхности створки. Нодули являются телами полусферической или овальной формы до 8 мкм в длину, выполненные грубокристаллическим кальцитом, они, вероятно, сингенетичны ламинам. По мнению А. Вильямса и А. Райта, при жизни ламин были отделены друг от друга протеиновыми перегородками, и их рост происходил по спирали, как у ламин вторичного слоя дорсальной створки современной кранииды *Neocrania anomalia* Muller (Williams, Wright, 1970, табл. 6, фиг. 3, 4). Нодули могли быть местами локализации временных выростов внешнего эпителия, связывавших раковину с мягким телом.

Позднее Я. Е. Малаховская (2003) описала микроструктуру раковины *Obolella chromatica* Billings 1861 из верхней части атдабанского яруса (зона *Judomia*) севера Сибирской платформы, т.е. одного из самых древних известных представителей отряда Obolellida. Как и у *Trematobolus*, стенка раковины у *Obolella* состояла из первичного и вторичного минеральных слоев. В коллекции есть один экземпляр дорсальной створки с сохранившимся первичным слоем, который виден в пределах краевой каймы. Он построен радиально ориентированными ламинами длиной до 70–80 мкм и шириной 5–10 мкм (табл. I, фиг. 1) Вторичный слой, слагающий всю остальную толщину раковины, подобно вторичному слою *Trematobolus* и *Neocrania*, состоял из ламин, ориентированных параллельно внешней поверхности створки и отделенных друг от друга тонкими полыми щелями (табл. I, фиг. 3). Ламин представляют собою пластинки субромбоэдральной формы, 10 мкм в поперечнике и 0,2–0,3 мкм в толщину, со следами спирального роста (табл. I, фиг. 4). Они группируются в слои толщиной 3–5 мкм и протяженностью не менее 60–70 мкм, также параллельные внешней поверхности створки. Как и отдельные ламин, слои разделены отчетливыми, протяженными полыми щелями, к которым приурочены полости линзовидной или полусферической формы. На сколах различной ориентации форма и размеры полостей (до 3 мкм в высоту, до 7–8 мкм в длину) не меняются. Полости и ближайšie к ним ламин образуют единую в структурном плане картину: ламин облекают полости или утыкаются в них под очень острым углом (табл. I, фиг. 2). По всей видимости полости и ламин сингенетичны. Вероятно, тонкие щели между отдельными ламинами и отчетливые протяженные щели с полостями, разделяющие слои ламин, являются следами растворившихся в процессе диагенеза протеиновых перегородок. Полости скорее всего соответствуют нодулям у *Trematobolus* (Williams, Wright, 1970). При жизни они являлись местами локализации временных выростов внешнего эпителия. Вентральная и дорсальная створки *Obolella* по микроструктуре не различаются.

Таким образом, представители отряда Obolellida характеризуются ламинарным способом секреции раковины, который сложился не позднее атдабанского времени. Близкий способ секреции раковины наблюдается у современных краниид.

До последнего времени предполагалось, что стенка раковины у всех представителей отряда Kutorginida имеет фиброзный вторичный слой по аналогии со строением раковины у раннекембрийского рода *Nisusia* (семейство Nisusiidae), который ранее рассматривался в составе отряда Orthida, а в последнем издании Treatise on invertebrate paleontology (Williams et al., 2000, с. 208) отнесен к отряду Kutorginida. одному из авторов данной статьи удалось изучить строение раковины рода *Kutorgina* на примере четырех его видов (Малаховская, в печати), происходящих из ботомского, тойонского и амгинского ярусов Сибирской платфор-

мы (*K. lenaica* Lermontova, *K. cingulata* Billings, *K. cf. pauciornata* Lermontova и *K. cf. flerovae* Lermontova). Оказалось, что раковина у *Kutorgina* имеет совсем иное строение, чем у *Nisusia*.

Стенка раковины у всех изученных куторгин построена призмами, ориентированными относительно внешней поверхности створки под углами, близкими к прямому. Выделяются два слоя, различающиеся по размерам призм: внешний — «мелкопризматический», толщиной 40–60 мкм, и внутренний — «крупнопризматический», занимающий оставшуюся часть створки. Возможно, они соответствуют первичному и вторичному слою брахиопод. Внешний слой построен призмами длиной до 10–15 мкм, и диаметром до 4–6 мкм. Внутренний слой сложен призмами длиной около 100 мкм и диаметром от 10 мкм (табл. II, фиг. 1,2,3,5). У призм неровные и не параллельные стенки, поперечные сечения их — четырех-, пяти-, шестиугольные или более сложной формы (табл. II, фиг. 4). Соседние призмы отделены друг от друга продольными щелями, вероятно, оставшимися от растворившихся органических оболочек, в которые призмы были заключены при жизни. В коллекции есть экземпляр вентральной створки *K. pauciornata*, в раковине которого сохранились оболочки призм благодаря тому, что в раннем диагенезе они были частично замещены кремнеземом (табл. II, фиг. 6). Боковые стенки призм часто несут поперечную штриховку. По-видимому, призмы состоят из поперечных дисков толщиной 1–0,5 мкм; последние в свою очередь сгруппированы в пластинки толщиной 5–10 мкм, отделенные друг от друга тонкими щелями, тоже оставшимися от прижизненных органических перегородок (табл. II, фиг. 7).

Строение стенки раковины у представителей рода *Kutorgina* можно назвать призматическим. Близкий тип строения скелетной ткани известен у ряда брахиопод со «стандартным типом секреции» (Williams, 1968). Призмы внешнего «мелкопризматического» слоя куторгин напоминают так называемые «игольчатые» или «субигольчатые» кристаллические элементы, слагающие первичный слой стенки раковины некоторых атрипид (Комаров, 1997) и атириид (Грунт, 1982). Вторичный, фиброзный, слой многих групп замковых брахиопод также нередко включает линзы, состоящие из призм. Обычно такие линзы приурочены к местам прикрепления мускульных волокон, к макушечному утолщению, к некоторым частям внутренних структур створок. Самостоятельный призматический слой, называемый третичным, впервые появляется у *Meristina tumida* (Dalman) из силурийских отложений Готланда (MacKinnon, 1974). У более поздних спириферид, атрипид, атириид, ринхонеллид, теребратулид третичный слой возникает, по мнению ряда авторов (Смирнова, 1984; Грунт, 1982 и др.), на разных уровнях эволюции неоднократно и независимо. Его происхождение Вильямс (Williams, 1968) объясняет связанными с геронтоморфозом физиологическими изменениями в секреторном режиме, выраженными в ускорении секреции карбоната, и приостановкой формирования протеиновых оболочек.

Представляется, что если строение «мелкопризматического» слоя у куторгинид близко к строению первичного слоя некоторых брахиопод (атрипид, атириид), то «крупнопризматический» слой не похож на третичный призматический слой замковых брахиопод со «стандартным типом секреции», потому что он слагает раковину, начиная с ранней стадии ее развития, и потому что призмы у куторгин были заключены в протеиновые чехлы и внутри себя содержали протеиновые перегородки, т.е. характер секреции вторичного слоя у куторгинид по сравнению с остальными группами карбонатных брахиопод был иной.

Таким образом, древнейшие брахиоподы с карбонатной раковиной появились в самом начале фанероза вместе с первыми скелетными организмами и в течение раннего кембрия широко расселились по земному шару. К середине среднего кембрия все они вымерли. В строении заднего края и в микроструктуре их раковин встречаются признаки,

которые по отдельности позднее иногда наблюдались у более молодых отрядов фанерозойских брахиопод — явление архаического многообразия, весьма распространенное на начальных этапах эволюции.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», РФФИ (проект 6-04-48329) и Научной школы НШ-974.2003.5.

Авторы благодарны старшему инженеру кабинета электронной микроскопии Палеонтологического института Л.Т.Протасевичу за помощь при работе на электронном сканирующем микроскопе и инженеру А.В. Мазину за содействие при фотоработах.

Литература

- Аксарина Н.А., Пельман Ю.Л. 1978. Кембрийские брахиоподы и двусторчатые моллюски Сибири. М.: Наука. 146 с.
- Горянский В.Ю. 1977. Новые раннекембрийские оболеллиды Восточной Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука. С. 99–100.
- Горянский В.Ю. Егорова Л.И., Савицкий В.Е. 1964. О фауне нижнего кембрия северного склона Анабарского щита // Учен. записки НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия. Вып.4. С. 5–30.
- Горянский В.Ю., Конева С.П. 1983. Нижнекембрийские беззамковые брахиоподы хребта Малый Каратау // Биостратиграфия и палеонтология нижнего и среднего кембрия Северной Азии. М.: Наука. С. 128–138.
- Горянский В.Ю., Попов Л.Е. 1985. Морфология, систематическое положение и происхождение беззамковых брахиопод с карбонатной раковиной // Палеонтол. журн. № 3. С. 3–14.
- Грунт Т. А. 1982. Микроструктура раковины брахиопод отряда атиридида // Палеонтол. журн. № 4. С. 21–35.
- Журавлева И.Т., Конюшков К.Н., Розанов А.Ю. 1964. Археоциаты Сибири. Двусторонние археоциаты. М.: Наука. 151 с.
- Комаров В.Н. 1997. Девонские атрипиды Закавказья. М.: Наука. 195 с.
- Конева С.П. 1979. Стенотекоиды и беззамковые брахиоподы нижнего и низов среднего кембрия Центрального Казахстана. Алма-Ата: Наука. 123 с.
- Малаховская Я.Е. 2003. Микроструктура стенки раковины рода *Obolella* Billings, 1861 // Палеонтол. журн. № 5. С. 38–42.
- Малаховская Я.Е. Микроструктура стенки раковины рода *Kutorgina* Billings, 1861 // Палеонтол. журн., в печати.
- Николаева И.В. 1981. Фациальная зональность химического состава минералов группы глауконита и определяющие ее факторы // Минералогия и геохимия глауконита. Новосибирск: Наука. С. 4–40.
- Основы палеонтологии. Мшанки. Брахиоподы. 1960. / Т.Г. Сарычева (ред.). М.: Изд-во АН СССР. 343 с.
- Пельман Ю.Л. 1977. Ранне- и среднекембрийские беззамковые брахиоподы Сибирской платформы. Новосибирск: Наука. 168 с.
- Пельман Ю.Л. 1983. Тип брахиоподы // Ярусное расчленение нижнего кембрия Сибири: Атлас окаменелостей. М.: Наука. С. 147–155.
- Пельман Ю.Л., Аксарина Н.А., Конева С.П., и др. 1992. Древнейшие брахиоподы территории Северной Евразии. Новосибирск: ОИГГиМ РАН. 145 с.
- Попов Л.Е., Тихонов Ю.А. 1990. Раннекембрийские брахиоподы из Южной Киргизии // Палеонтол. журн. № 3. С. 33–45.
- Розанов А.Ю. 1980. Центры происхождения кембрийских фаун // Межд. Геол. конгресс. 26-я сессия. Палеонтология. Стратиграфия. Доклады. М.: Наука. С. 30–34.
- Розанов А.Ю. 1984. Некоторые аспекты изучения био- и палеогеографии раннего кембрия // Межд. Геол. конгресс. 27-я сессия. Секция С02. Палеонтология. Докл. Т. 2. М.: Наука. С. 85–93.
- Смирнова Т. Н. 1984. Раннемеловые брахиоподы: (Морфология, систематика, филогения, значение

- для биостратиграфии и палеозоогеографии). М.: Наука. 200 с.
- Стратиграфия верхнедокембрийских и кембрийских отложений запада Восточно-Европейской платформы. 1979. М.: Наука. 234 с.
- Ушатинская Г.Т. 1987. Необычные беззамковые брахиоподы из нижнего кембрия Монголии // Палеонтол. журн. № 2. С. 62–68.
- Ушатинская Г.Т. 1988. Оболеллиды (брахиоподы с замковым сочленением створок) из нижнего кембрия Забайкалья // Палеонтол. журн. № 1. С. 34–39.
- Ушатинская Г.Т. 1998. «Зубастые» беззамковые брахиоподы из среднего кембрия Сибири и Казахстана // Палеонтол. журн. № 5. С. 38–42.
- Ярусное расчленение нижнего кембрия. Стратиграфия. 1984. М.: Наука. 184 с.
- Brock G.A. 1998. Middle Cambrian articulate brachiopods from the southern New England fold belt, northeastern N.S.W. Australia // *J. Paleontol.* Vol. 72. No. 4. P. 604–619.
- Cooper G.A. 1976. Lower Cambrian brachiopods from the Rift valley (Israel and Jordan) // *J. Paleontol.* Vol. 50. № 2. P. 269–289.
- Freyer G. 1981. Die unterkambrische Brachiopodenfauna des Gortitzer Schiefergebirges // *Abhandl. Berichte Naturkundemus. Gortitz.* Bd. 54. Hf. 5. S.1–20.
- Geyer G. 1994. A new obolellid brachiopod from the Lower Cambrian of Morocco // *Palaeontology.* Vol. 68. Pt 5. P. 995–1002.
- Geyer G. 1995. Mediterranean representatives of the obolellid *Trematobolus* Matthew (Brachiopoda) and a review of the genus // *Palaontol. Z.* Bd.69. Hf. 1–2. S.181–211.
- Geyer G., Mergl M. 1997. Protortacean brachiopods from the Middle Cambrian of Morocco // *J. Paleontol.* Vol. 71. No. 5. P. 791–811.
- Gil Cid M.-D., Melou M. 1985–1986. Brachiopodes du Cambrien moyen de Zafra (Province de Badajoz, Espagne) // *Geol. Mediterr.* T.12–13. No. 3–4. P.197–205.
- Huang Y., Wang H., Zhao Y. et al. 1994. Brachiopods from Early-Middle Cambrian Kaili Formation in Taijiang, Guizhou // *Acta Paleontol. Sinica.* Vol. 33. No. 3. P. 342–347.
- Kerber M. 1988. Microfossilien aus Unterkambrischen Gesteinen der Montagne Noire, Frankreich // *Palaeontographica.* Abt. A. Bd. 202. S.127–203.
- Landing E.1988. Lower Cambrian of Eastern Massachusetts: stratigraphy and small shelly fossils // *J. Paleontol.* Vol. 62. No. 5. P. 661–695.
- Laurie J.R. 1986. Phosphatic fauna of the Early Cambrian Todd River Dolomite, Amadeus Basin, Central Australia // *Alcheringa.* Vol.10. P. 431–454.
- Linan E., Mergl.M. 1982. Lower Cambrian brachiopods of Sierra Morena, SW Spain // *Roy. Soc. Espanola Hist. Nat. (Geol.).* Vol. 80. P. 207–220.
- Lochman Ch. 1956. Stratigraphy, paleontology, and paleogeography of the Elliptocephala asaphoides strata in Cambridge and Hoosick Quadrangles, New York // *Bull. Geol. Soc. Amer.* Vol.67. P. 1331–1396.
- McKerrow W.S., Scotese C.R., Brasier M.D. 1992. Early Cambrian continental reconstructions // *J. Geol. Soc. London.* Vol. 149. P. 599–606.
- Mackinnon D.J. 1974. The shell structure of spiriferide Brachiopoda // *Bull. Mus.Nat. Hist. Geol.* Vol. 25. No. 3. P.189–261.
- Mackinnon D.I. 1983. A late Middle Cambrian orthide-kutorginide brachiopod fauna from northwest Nelson, New Zealand// *New Zealand J. Geol. and Geophys.* Vol. 26. P. 97–102.
- Mergl M. 1988. Inarticulate brachiopods of early Middle Cambrian age from the High Atlas, Morocco // *Vest. Ustred. Ust. geol.* Vol. 63. No. 5. P. 291–295.
- Mergl M., Linan E. 1986. Some Cambrian brachiopods of the Cordillera Iberica and their biostratigraphical significance// *Mem. Jornadas Paleontol. Coleccion Actas* 5. Zaragoza. P. 159–180.
- Moore R.C. (ed.). 1965. Treatise on invertebrate palaeontology, Pt H, Brachiopoda. Vol. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press. 521 p.
- Popov L.E., Holmer L.E., Rowell A.J. et al. 1997. Early Cambrian brachiopods from North Greenland// *Palaeontology.* Vol. 40. Pt 2. P. 337–354.
- Roberts J., Jell P.A. 1990. Early Middle Cambrian (Ordian) brachiopods of the Coonigan Formation, western New South Wales // *Alcheringa.* Vol. 14. P. 257–309.
- Rowell A.J. 1962. The genera of the brachiopod superfamilies Obolellacea and Siphonotretacea // *J.*

- Paleontol. Vol. 36. No. 1. P. 136–152.
- Rowell A.J. 1977. Early Cambrian brachiopods from the southwestern Great Basin of California and Nevada // *J. Paleontol.* Vol. 51. No. 1. P. 68–85.
- Rozanov A. Yu., A. Yu. Zhuravlev. 1992. Lower Cambrian fossil records of the Soviet Union // Lipps J.H. and Signor P.W. (eds.). *Origin and early evolution of the Metazoa*. N. Y.: Plenum Press. P. 205–281.
- Stewart J.H., McMenamin M., Morales-Ramires J.M. 1984. Upper Proterozoic and Cambrian rocks in the Caborca Region, Sonora, Mexico. Physical stratigraphy, biostratigraphy, paleocurrent studies and regional relations // *US Geol. Surv. Prof. Pap. No. 1309*. P. 1–36.
- Triparti C., Jangpangi B.S., Bhatt D.K., et al. 1984. Early Cambrian brachiopods from 'Upper Tal', Mussoorie syncline, Dehradun district, Uttar Pradesh, India // *Geophytology*. Vol. 14. No. 2. P. 221–227.
- Walcott Ch. D. Cambrian Brachiopoda // *Monogr / US Geol. Surv.* 1912. Vol. 51. Pt. 1 (text) 872 p.; Pt.2 (plates). 363 p.
- Williams A. 1968. Evolution of the shell structure of articulate brachiopods // *Spec. Pap. Palaeontol. Assoc. London*. No. 2. P. 1–55.
- Williams A., Brunton C.H.C., Carlson S.J. (eds.). 2000. *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt H. Brachiopoda. Vol. 2. Lawrence: Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press. 423 p.
- Williams A., Wright A. D. 1970. Shell structure of the Craniacea and other calcareous inarticulate brachiopoda. L.: *Palaeontol. Assoc.* 50 p.

УДК 56.01:567.2.3

Бесчелюстные (Agnatha) как древнейшие позвоночные: основные результаты исследований

Л.И. Новицкая

Палеонтологический институт РАН, Москва

Выделены и комментируются некоторые из наиболее важных результатов, полученных за время изучения бесчелюстных позвоночных (Agnatha). Рассмотрено значение данных о внутреннем строении бесчелюстных для исследования проблемы филогенетических связей Agnatha, Gnathostomata и Cyclostomata. Показано, что следы развития позвоночных в направлениях Gnathostomata и Cyclostomata прослеживаются от палеозоя до современности.

Ключевые слова: Бесчелюстные, экзоскелет, внутреннее строение, филогенетические связи.

Поводом для написания этой статьи послужили близкие по времени юбилеи — 75-летие Палеонтологического института РАН, широко отмечавшееся палеонтологами, биологами и геологами в конце 2005 г. и многочисленные юбилеи сотрудников института, приходящиеся на 2006 г. Группу юбиляров, как и институт в целом, возглавляет Алексей Юрьевич Розанов, которому посвящается эта книга. Целью статьи является краткий обзор основных результатов исследований древнейших позвоночных (бесчелюстных), полученных к настоящему времени. Поскольку бесчелюстные это — часть позвоночных, в начале статьи — несколько слов о значении позвоночных в эволюции биосферы.

Позвоночные представлены огромным разнообразием современных и ископаемых таксонов, так или иначе связанных филогенетически. Среди известных групп животных позвоночные приобрели совершенно уникальные особенности: наиболее продвинутой их часть — гоминиды (Hominidae) способны к быстрому, очень эффективному, влиянию на состояние биосферы и к сверхбыстрому искусственному ее уничтожению (рис.1). Этими возможностями определяется исключительность значения позвоночных в глобальном биоценозе. Этим же определяется особый интерес к исследованию становления и развития позвоночных, как части биосферы.

На рисунке 1, который, пользуясь юбилейным назначением статьи, я позволила себе сделать не совсем серьезным, видно, что в современной фауне позвоночные представлены круглоротыми (Cyclostomata) и челюстноротыми (Gnathostomata). В качестве круглоротых систематиками объединяются две небольшие группы рыб — миноги и миксины. Челюстноротые, символически показанные на рисунке 1 в виде дерева, составляют все остальное разнообразие позвоночных. Историческое значение бесчелюстных (Agnatha)

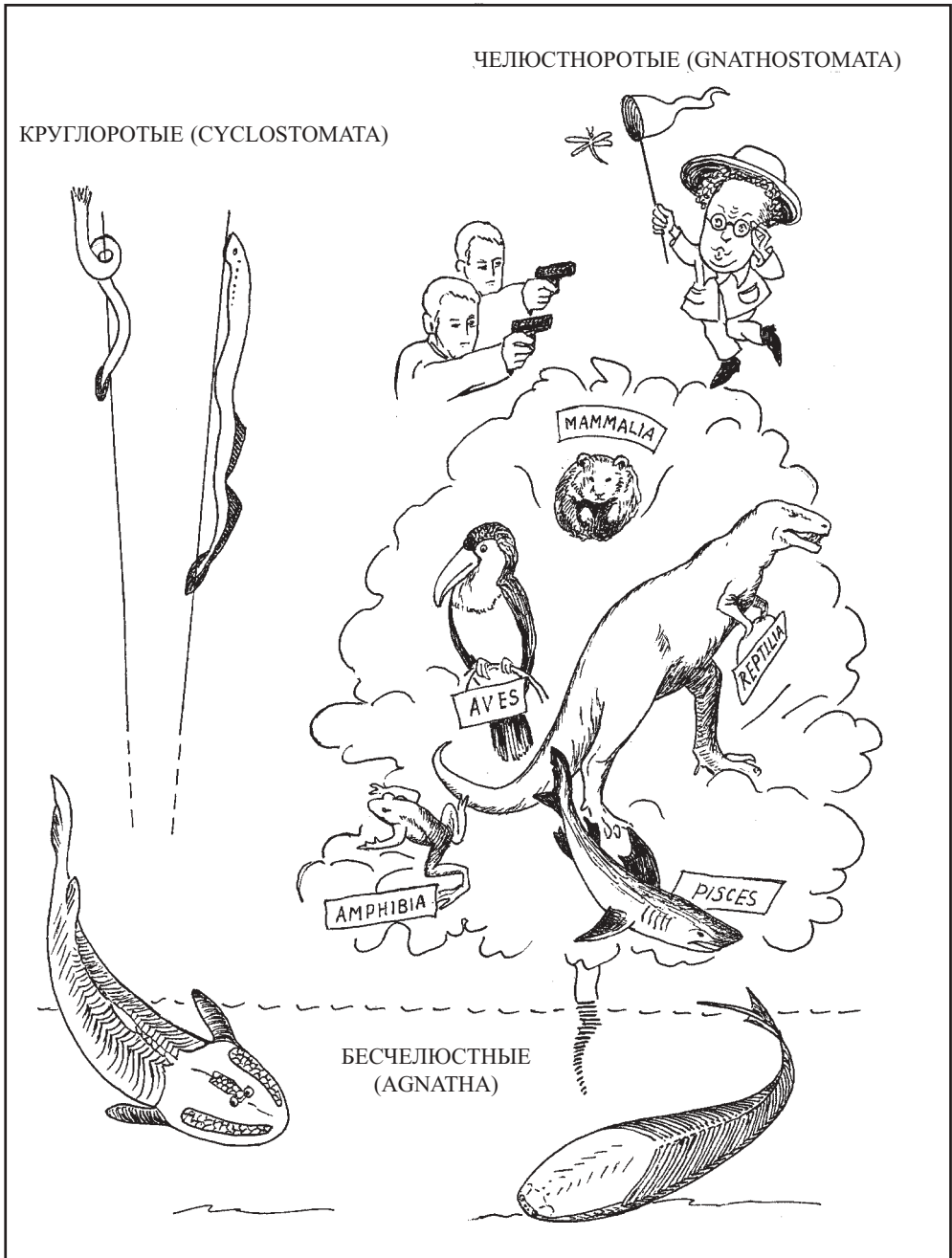


Рис. 1. Схема соотношения бесчелюстных, круглоротых и челюстноротых в эволюции позвоночных.

Бесчелюстные (Agnatha) показаны в нижнем горизонтальном ряду: слева — остеоотрак (*Osteostraci*, *Monorhina*), справа — один из ордовикских гетеростраков (*Heterostraci*, *Diplorhina*. По Gagnier, 1989). Круглоротые (*Cyclostomata*): слева — миксины, справа — миноги. Челюстноротые (*Gnathostomata*) символически показаны в виде дерева. Все фигуры на рис. 1 имеют только иллюстративное значение и не несут филогенетической нагрузки.

в том, что они образуют древнейший морфологический уровень в эволюции позвоночных, внутри которого уже реализовались основные признаки организации такой, как у низших челюстноротых, и такой, как у круглоротых.

Палеонтологически документированная история позвоночных, открывающаяся бесчелюстными, продолжается уже около 470 миллионов лет (Gagnier, 1989). Древнейшие — кембрийские и ордовикские — находки бесчелюстных отнесены к гетеростракам (*Heterostraci*) (Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977; Gagnier, 1989). В системе бесчелюстных гетеростраки оцениваются во многих исследованиях как одна из наиболее крупных групп (подклассов), имеющих фундаментальное сходство с челюстноротыми позвоночными (Новицкая, 1983, 2002, 2004; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986; Novitskaya, Turner, 1998; и др.)

В истории изучения бесчелюстных, длящейся уже более 170 лет, нельзя не отметить несколько дат, связанных с введением терминов, определяющих содержание групп. Впервые семейство бесчелюстных — *Cephalaspides* было выделено Л. Агассизом (Agassiz, 1833) и помещено им среди ганоидных рыб. Е. Ланкестером (Lankester, 1868) это семейство было разделено на остеоостраков (*Osteostraci*) и гетеростраков (*Heterostraci*) на основе гистологических различий экзоскелета. Само название «*Agnatha*» — бесчелюстные предложено Э. Копом в 1889 г. (Cope, 1889). Библиографические сведения о хорошо изученных группах бесчелюстных даны в списках литературы к разделам о телодонтах, гетеростраках и остеоостраках в книге «Бесчелюстные и древние рыбы» (2004: авторы разделов, в порядке их перечисления, В.Н. Каратаюте-Талимаа и Т.Мярсс; Л.И.Новицкая; О.Б. Афанасьева). Сведения о крупной группе галеаспид (*Galeaspida*) и проблемах, связанных с интерпретацией их строения, содержится в ряде публикаций: Liu Yu-hai (Liu Yuhai) 1965, 1975; Pan Jiang, Wang Shi-tao, 1980; Pan Jiang, Wang Shitao, 1981; Pan Jiang (P'an Kiang), 1984, 1988a; и др. Сравнительно с названными группами бесчелюстных, менее изучены немногочисленные и редко встречающиеся анаспиды (*Anaspida*) (Обручев, 1964).

Главным объектом непосредственного исследования бесчелюстных был и в значительной мере остается экзоскелет. Среди множества результатов, полученных по экзоскелету за время изучения агнат, к наиболее важным (в фундаментальном и прикладном значении) можно отнести следующие: описание крупных «фаун» бесчелюстных; создание реконструкций внешнего облика; выводы об основных жизнеобеспечивающих адаптациях; результаты исследования сейсмочувствительных систем, непосредственно связанных с экзоскелетом; выяснение строения экзоскелета и направлений его эволюции; использование признаков строения экзоскелета в разработке системы агнат; использование экзоскелета агнат в стратиграфии.

Фауны бесчелюстных. Одним из результатов длительного изучения бесчелюстных является накопление огромных коллекционных материалов, сосредоточенных, главным образом, в крупных палеонтологических музеях мира. Среди этих материалов привлекают внимание сообщества бесчелюстных, найденных на территориях ряда стран и условно называемых «фаунами». Это — английская фауна, шпильбергенская, канадская, подольская, сибирская, китайская и другие. Информация о таких фаунах, обычно эндемичных, не только существенно расширяет данные о морфологическом разнообразии бесчелюстных и иногда об их экологии, но и дает фактический материал для реконструкций палеобассейнов. С учетом систематического состава фаун бесчелюстных могут решаться вопросы о связях между бассейнами. Например, сопоставление платформенной и Таймырской ассоциаций в раннедевонской фауне сибирских амфиаспид (*Heterostraci*: отряд *Amphiaspidiformes*) показало присутствие в этих ассоциациях только двух общих видов. Из них лишь один (*Argyriaspis tcherkesovae*) известен достаточно для его уверенной идентификации (рис. 2, фиг. 10, 9). На фоне большого таксономического разнообра-

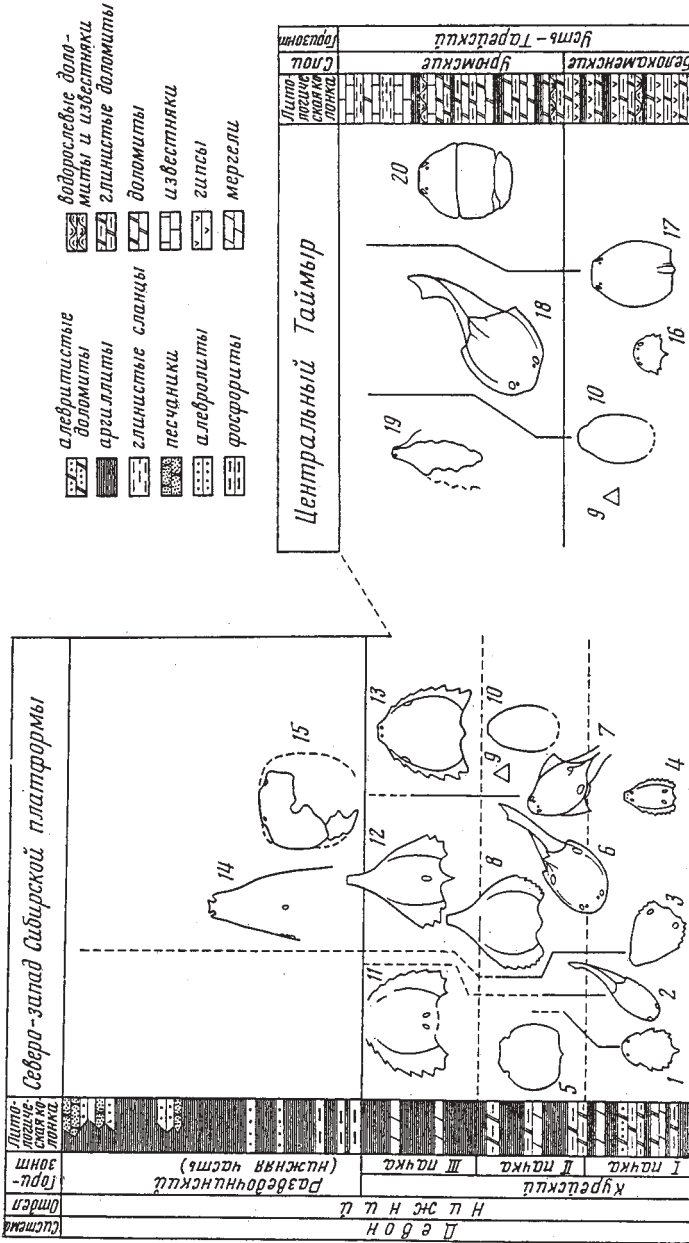


Рис.2. Схема распределения амфиаспид (отряд Amphiaspidiformes) в нижнем девоне северо-запада Сибирской платформы и Таймыра (Новицкая, 1976). Условные обозначения: 1 — *Arphataspis kiaeri* Obrucheu, 2 — *Putorinaspis prima* Obr., 3 — *Gerroinaspis dentata* (Obr.), 4 — *Kureykaspis salebroso* Novitskaya, 5 — *Sibertiaspis plana* Obr., 6 — *Olbiaspis coalescens* Obr., 7 — *Angaraspis urvanizevi* Obr., 8 — *Lecantiaspis lata* Novitskaya, 9 — *Gunaspis orientalis* Bystrow (вид известен только по небольшому фрагменту скульптуры), 10 — *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya, 11 — *Edaphaspis bystrowi* Novitskaya, 12 — *Eglonaspis rostrata* Obr., 13 — *Hibemaspis macrohyncha* Obr., 14 — *Pelurgaspis macrohyncha* Obr., 15 — *Amphiaspis argos* Obr., 16 — *Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya, 17 — *Tareyaspis venusta* Novitskaya, 18 — *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, 19 — *Empedaspis inermis* Novitskaya, 20 — *Pelaspis teres* Novitskaya.

зия обеих ассоциаций редкость общих таксонов в территориально близких бассейнах может служить показателем затрудненности связи между ними.

Реконструкции внешнего облика. По экзоскелету сделаны реконструкции внешне-го вида бесчелюстных: гетеростраков, остеоостраков, телодонтов (включая фуркакаудид), анаспид, галеаспид и др. У галеаспид реконструированы, насколько известно, только головоугловищные щиты. Исключительно интересны реконструкции древнейших ордовикских гетеростраков — *Arandaspis*, найденного в Австралии (Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977) и *Sacabambaspis*, найденного в Южной Америке (Боливия) (Gagnier, 1989). За последние годы открыты и реконструированы фуркакаудиды (отряд *Furcasaudiformes*), обладавшие необычным вилкообразным хвостовым плавником и чешуйным покровом телодонтного типа (Pellerin, Wilson, 1995; Wilson, Caldwell, 1998; Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). Создание реконструкций прижизненного облика бесчелюстных, послуживших морфологической базой для эволюции, сформировавшей всех остальных позвоночных животных, населявших и населяющих Землю, важно не только в популяризационном аспекте. Хотя и это тоже очень важно, поскольку бесчелюстные остаются практически неизвестными основной массе читателей, проявляющих всё больший интерес к палеонтологии. Значение реконструкций бесчелюстных состоит также в том, что они дают основу для выводов о важнейших жизнеобеспечивавших адаптациях к движению, защите, питанию на раннем этапе эволюции позвоночных.

Адаптации к движению. Если значение экзоскелета (во многих группах — панциря), как приспособления к защите, не нуждается в пояснениях, то его значение как гидродинамической адаптации не столь очевидно. У бесчелюстных, не имевших парных плавников (*Heterostraci*, некоторые *Osteostraci*), т.е. представлявших доплавниковую стадию в эволюции первичноводных позвоночных, характер движения определялся конструкцией панциря. Его выпуклая вентральная пластинка у гетеростраков создавала, при движении животного вперед, силу, направленную вверх и обеспечивавшую отрыв от дна; прекращение работы хвостового плавника (двигателя) вызывало опускание на дно (Алеев, 1963; Новицкая, 2000). В этих выводах использованы результаты экспериментальных исследований моделей гетеростраков в аэродинамических трубах (Kermack, 1943: *Pteraspis*) и в гидродинамических каналах (Алеев, Новицкая, 1983: амфиаспиды). Другие адаптации лежат в основе движения остеоостраков цефаласпис-подобного типа. Их довольно длительное планирование в воде, осуществлялось за счет формы панциря, имевшего уплощенную вентральную поверхность, дополнявшуюся площадью его боковых расширений — «рогов» (т.е. имелась значительная несущая плоскость). Относительно большая подвижность и маневренность этих животных обеспечивалась действием грудных плавников и хорошо развитой мускулатурой гибкого туловищного отдела (Афанасьева, 2004). По-видимому, относительно большая маневренность была свойственна бесчелюстным с рыбообразной формой тела, не имевшим панциря (телодонты типа *Phlebolespis*, фуркакаудиды, *Anaspida*). Очень интересна сделанная М. Колдуэллом реконструкция плавающих фуркакаудид (*Furcasaudiformes*), хвостовой отдел которых во время движения изгибается почти на 90° по отношению к туловищному (Wilson, Caldwell, 1998, fig.10). В целом, в эволюции бесчелюстных есть проявления тенденции к совершенствованию движения, но, насколько можно судить по известным данным, у бесчелюстных приспособления к движению (дорсомедиальные гребни, латеральная кайма, корнуальные пластинки гетеростраков; своеобразные грудные и дорсальный «плавники» анаспид и др.) были еще малоэффективными. Можно предполагать, что они, во всяком случае дорсомедиальные гребни гетеростраков, формировались в результате других морфогенезов, сравнительно с плавниками рыб (Новицкая, 2000). У бесчелюстных,

обладавших парными плавниками (хорошо исследованными у *Osteostraci*), это были аутопоморфные образования, лишь функционально отчасти сопоставимые с плавниками рыб.

Представления о способах питания бесчелюстных противоречивы. Находки пластинок ротового аппарата крайне редки. У гетеростраков (птераспид) известны ротовые пластинки удлиненные и узкие, помещавшиеся в складках кожи и, по-видимому, действовавшие как совок. У псаммостеид известны короткие утолщенные ротовые пластинки, которые могли служить для раздавливания тонких раковин. Возможно, у многих бесчелюстных, в том числе у остеоостраков, во время питания пищевые частицы отцеживались из воды, втягивавшейся в ротовую полость (Афанасьева, 2004; Новицкая, 2004).

Сейсмочувствительная система. Экзоскелет является единственным источником информации о сейсмочувствительной системе бесчелюстных. Как и у рыб, она обеспечивала ориентацию в воде. Исследования показали существенные вариации в ее строении в различных группах и внутри групп. Реконструирование сейсмочувствительной системы затруднено у бесчелюстных, имевших экзоскелет в виде отдельных чешуй (*Thelodonti*) или мелких пластинок и чешуй (*Anaspida*). Тем не менее, у телодонтов, известных по целым экземплярам, расположение каналов реконструировано (Мярсс, 1979). Каналы помещались, по-видимому, в коже, под чешуйным покровом; поры, которыми они открывались наружу, расположены на поверхности чешуй или между ними (Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). Наиболее полно изучена сейсмочувствительная система в крупных подклассах агнат – *Heterostarci*, *Osteostraci*. У гетеростраков она состояла из каналов в среднем слое панциря или борозд на его поверхности, иногда присутствовали те и другие (некоторые из *Syathspidiformes*, *Amphiaspidiformes*). Хорошо развитая сейсмочувствительная система компенсировала слабое зрение этих агнат. У высокоспециализированных, слепых, гетеростраков сейсмочувствительные борозды были единственным средством ориентации (*Amphiaspidiformes*: *Eglonaspis*, *Lecaniaspis*) (Новицкая, 1983, 1986). У *Osteostraci* система боковой линии имела вид борозд на поверхности панциря или «сенсорных» бугорков, или гребешков (Афанасьева, 2004). В системе борозд отсутствовали супраорбитальные каналы, как у миног (Новицкая, 1983). В панцире остеоостраков развита сложная система интерареальных (слизевых, сенсорных) каналов (Stensio, 1927, 1932; Denison, 1951; Gross, 1961; Обручев, 1964; Афанасьева, 1991; и др.). Дорсальное и латеральные поля, свойственные этой группе бесчелюстных, объясняются различно, в том числе как связанные с системой боковой линии особые органы чувств (Watson, 1954; Обручев, 1964). Очень своеобразное варьирующее расположение сейсмочувствительных каналов реконструировано у галеаспид (*Galeaspids*, *Polybranchiaspids*, по Liu Yuhai, 1975; *Galeaspiformes*, по Pan Jiang, Wang Shi-tao, 1980; *Polybranchiaspids*, по Pan Jiang, Wang Shitao, 1981; и др.). Хорошо развитая сейсмочувствительная система китайских бесчелюстных напоминает гетеростраков присутствием длинных супраорбитальных каналов. Для многих китайских форм характерно присутствие хорошо развитых поперечных дорсолатеральных каналов.

Для части бесчелюстных, экзоскелет которых известен недостаточно, сведения о сейсмочувствительной системе отсутствуют или в значительной мере не полны.

В филогенетическом аспекте важны результаты сравнительного анализа сейсмочувствительных линий у гетеростраков и на различных стадиях онтогенеза акул, показавшие возможность гомологизации их супраорбитальных и инфраорбитальных каналов (Новицкая, 1983). Сравнение бесчелюстных с миногами дает аргументы в пользу сходства миног с остеоостраками (там же).

Строение экзоскелета. За время изучения бесчелюстных детально исследованы наружная морфология экзоскелета, его макростроение, микростроение, гистологический состав. В последние десятилетия для этих целей широко используется современная

техника, в том числе электронные сканирующие микроскопы. В концентрированной форме основные результаты морфологических исследований даны в разделах по бесчелюстным: «Бесчелюстные, рыбы» (1964), «Бесчелюстные и древние рыбы» (2004) — главы «Морфология», «Систематическая часть».

Несомненно важны результаты, относящиеся к эволюции экзоскелета. Один из них — вывод о разнонаправленности тенденций в эволюции панциря (Обручев, 1964): происходило как его усиление, так и частичная редукция. Например, у поздних гетеростраков (отр. Psammosteiformes) панцирь утолщался, т.е. усиливалась его защитная функция. Это осуществлялось за счет пломбировки внутренних полостей вторичным дентином, а также за счет смены генераций дентиновых бугорков на поверхности пластинок, резорбции старых генераций и их замещения аспидиновыми балками (Новицкая, 1965). Вместе с тем, в других группах агнат (*Osteostraci*, *Anaspida*) редуцировался поверхностный и иногда средний слой панциря (Обручев, 1964). Разнонаправленность эволюционных тенденций проявлялась также в увеличивавшейся дифференциации панциря на пластинки, например, в филогенетической линии *Pteraspidoformes* — *Psammosteiformes* (Обручев, Марк-Курик, 1965) и в его усиливавшейся консолидации: *Syathaspidiformes* — *Amphiaspidiformes*.

Изучение гистологического состава экзоскелета бесчелюстных дает информацию о самых древних скелетообразующих тканях в эволюции позвоночных — дентине и аспидине. Бесчелюстные служат материалом для изучения переходных состояний в формировании скелетных тканей. Вместе с тем, ткани, составлявшие экзоскелет бесчелюстных, могут быть примером поразительной эволюционной стабильности и таксономической универсальности некоторых гистогенезов: ортодентин, образующий бугорки наружного слоя панциря гетеростраков (ордовик-девон) практически ничем не отличался от дентина в зубах современного человека (Halstead, 1974).

Значение экзоскелета в систематике и стратиграфии. Данные об экзоскелете составляют часть диагнозов на всех таксономических уровнях в любой группе агнат. Иногда они образуют весь диагноз. Это легко установить по монографиям или статьям, содержащим систематическую часть. Использование экзоскелета в числе критериев систематики является одним из главных практических результатов его изучения. У бесчелюстных, имевших экзоскелет в виде чешуй (*Thelodonti*), диагнозы видов, родов и многих семейств состоят только из признаков, характеризующих чешуи — их макро- и микростроение, гистологический состав; иногда на признаках чешуй полностью построены диагнозы отрядов (отр. *Thelodontiformes*) (подробнее: Каратаюте-Талимаа, 1978; Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004). В современных системах телодонтов используются данные о морфологическом разнообразии чешуй определенного вида — «морфологические ряды» или «морфологические наборы», а также данные об онтогенезе чешуй. Несмотря на большие успехи в разработке систем, основанных на чешуях, нельзя не отметить неизбежность присутствия в них некоторого элемента искусственности. В перспективе такая специфика систем может корректироваться привлечением хорошо сохранившихся экземпляров телодонтов. Это уже происходит в системах последнего времени (например, Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 2004).

В разработках таксономических критериев для групп агнат, имевших головутоловищный панцирь (например, *Heterostraci*, *Osteostraci*), используются характеристики, дающие представление о внешнем виде животного: форме тела, его рельефах (наличие или отсутствие гребней, шипов и т.д.), о положении рта, орбит, жаберных отверстий и о других особенностях организации, отражающихся в экзоскелете. В диагнозах групп высокого таксономического ранга (подклассов) указываются признаки, описывающие внешнюю морфологию и ее вариации в конкретной группе. По мере понижения ранга так-

сонов внутри системы эти характеристики уточняются (подробнее см. Афанасьева, 2004; Новицкая, 2004).

В стратиграфии, как и в систематике, данные по экзоскелету бесчелюстных используются для идентификации материала, в том числе мелкофрагментарного. Результаты изучения таксономического состава телодонтов, гетеростраков, остеоостраков и др. служат основой для решения вопросов регионального расчленения разрезов нижнего-среднего палеозоя. Например, девонские галеаспиды (*Agnatha*) вместе с антиархами (*Placodermi*) привлекаются для детального расчленения олд реда в Китае (Pan Jiang [P'an Kiang], 1988b). Данные о бесчелюстных используются в зональных стратиграфических схемах, а также в межрегиональных и глобальных корреляциях (Blicke, 1984; Marss et al, 1995; Talimaa, 2000; и др.).

Заканчивая краткий обзор основных результатов, полученных по экзоскелету, при всей их важности, надо подчеркнуть, что исследования экзоскелета недостаточны для решения одной из основных задач палеонтологии — выяснения происхождения крупных групп животных. В этой статье речь идет о филогенетических связях бесчелюстных, челюстноротых и круглоротых позвоночных, т.е. о происхождении челюстноротых (*Gnathostomata*) и круглоротых (*Cyclostomata*).

Для обсуждения вопросов о родстве необходимы сведения о внутренней организации, т.к. фундаментальные различия между челюстноротыми и круглоротыми позвоночными проявляются именно в их внутреннем строении.

К основным результатам изучения внутреннего строения бесчелюстных прежде всего я отношу следующие: реконструкции мягких органов агнат; вывод о несводимости *Agnatha* к *Cyclostomata*; итоги (на современном этапе) изучения проблемы происхождения челюстноротых позвоночных; разработку новых подходов к решению этой проблемы, в том числе реконструирование типа онтогенеза у бесчелюстных, основанное на их дефинитивной морфологии; вывод о том, что в палеозое в различных группах бесчелюстных уже сформировались признаки, определившие дальнейшее развитие низших позвоночных (рыб) в дивергирующих направлениях, давших современных челюстноротых и круглоротых.

Реконструкции мягких органов. О несводимости «*Agnatha*» к «*Cyclostomata*». Возможность детальных реконструкций внутреннего строения бесчелюстных была блестяще показана Э. Стеншё (Stensio, 1927–1964, 1968) на материале по остеоостракам. Их эндоскелет и внутренние органы исследовались также Г. Венгшё (Wangsjo, 1952), Ф. Жанвье (Janvier, 1975–1996) и другими (подробнее: Афанасьева, 2004). Несмотря на ряд расхождений в интерпретациях, остается принципиально важным выявленное сходство остеоостраков и миног в строении обонятельного аппарата и его связи с гипофизом (имеется наружное назогипофизное отверстие). Этот вывод о сходстве можно считать основным результатом в исследованиях проблемы родственных связей агнат и циклостом.

Интерпретации внутреннего строения другой крупной группы бесчелюстных — *Heterostraci*, оказались очень неоднозначными. По Э.Стеншё (Stensio, 1964), внутреннее строение гетеростраков сходно со строением миксин. У гетеростраков им гипотетически реконструирован небольшой непарный носовой мешок, удаленный от переднего края головы на длину предполагаемого назогипофизного хода и двулопастного преназального синуса — структур, сопоставляемых с носовой трубкой миксин; головной мозг реконструирован сходно с мозгом взрослых миксин. Основываясь на этом полностью гипотетическом сходстве, а также на фактическом сходстве остеоостраков и миног, Э.Стеншё (Stensio, 1964, 1968) предложил идею дифилетического происхождения циклостом, считая миног прямыми потомками цефаласпидоморф, а миксин — прямыми потомками

гетеростраков. Бесчелюстные в целом рассматривались им как круглоротые (*Cyclostomata*).

Несмотря на возражения против интерпретации внутреннего строения гетеростраков по плану миксины (Tarlo, 1961; Heintz, 1962; Halstead Tarlo, 1964; Обручев, 1964), ошибочное представление о наличии у гетеростраков «преназального синуса» на много лет вошло в литературу, как и совершенно неверная замена термина «*Agnatha*» на «*Cyclostomata*».

Мнение о том, что структуры, объясняемые у гетеростраков в качестве преназального синуса, в действительности являются следами парных носовых мешков, высказывалось неоднократно (Heintz, 1962; Halstead Tarlo, 1964; и др.). Несомненные доказательства этого были получены позднее на материалах по крупным отрядам гетеростраков — *Syathaspidiformes*, *Amphaspidiformes*, *Pteraspisidiformes* (Новицкая, 1983). К важным результатам этих исследований относятся также находки естественных слепков хряща эндоскелета, покрывавшего носовые мешки птераспид (там же, рис. 58; табл. XXII, фиг. 3; табл. XXIII, фиг. 4, 5). Последнее имеет существенное значение, поскольку присутствие у гетеростраков эндоскелета иногда ставится под сомнение.

Первые попытки реконструировать головной мозг гетеростраков сходно с мозгом акул схематичны и во многом гипотетичны (Halstead Tarlo, 1964; Whiting, Halstead, 1965). Несмотря на их ценность как начальных шагов, сделанных в этом направлении, они не стали причиной изменения распространившегося в литературе мнения о сходстве гетеростраков с миксинами. Например, в капитальной монографии Э. Ярвика (Jarvik, 1980) об основах строения и эволюции позвоночных принята точка зрения Э.Стеншё. Результаты, доказывающие отсутствие всякого сходства в строении мозга гетеростраков и миксин, дало сравнение хорошо сохранившихся отпечатков отделов мозга гетеростраков (циатаспид, амфиаспид) с детально исследованным мозгом миксин (данные о миксинах взяты из Marinelli, Strenger, 1956: *Myxine glutinosa*) (Novitskaya, 1981). Вместе с тем сравнением головного мозга гетеростраков и акул (акулы, главным образом, по Marinelli, Strenger, 1959: *Squalus acanthias*) установлено сходство этих групп, проявляющееся, в том числе, в строении telencephalon, имеющего хорошо развитые ольфакторные тракты (*tracti olfactorii*) (Новицкая, 1983). Этот результат имеет существенное значение, поскольку присутствие ольфакторных трактов — один из наиболее характерных признаков строения мозга акул, представляющих низших гнатостом. У циклостом (миног и миксин) ольфакторные тракты отсутствуют (Карамян, 1976); они отсутствуют и у остеоостраков (Афанасьева, 2004). В реконструкциях нервной системы гетеростраков показаны расположение и длина краниальных нервов, для чего использован метод реперных структур; реконструирован висцеральной аппарат (Новицкая, 1983).

К филогенетически важным результатам относятся также реконструкции, сделанные по очень редким экземплярам телодонтов, сохранившим следы мягким органов. Реконструированы носовые мешки и отделы головного мозга (Turner, Van der Bruggen, 1993 — *Lanarkia horrida*; Novitskaya, Turner, 1998 — *Turinia pagei*), оказавшиеся сходными у телодонтов, гетеростраков и современных акул (рис. 3). У гетеростраков и телодонтов не обнаружены следы мозжечка (*cerebellum*), хорошо развитого у акул. По-видимому, это связано со слишком большими различиями в способности к движению и в его характере у названных групп агнат и у акул.

Сравнение внутреннего строения палеозойских бесчелюстных (*Osteostraci*, *Heterostraci*, *Thelodonti*) со строением современных круглоротых (миног, миксин) и низших челюстно-ротых (акул) привело к выводу, который может считаться одним из самых значительных результатов изучения бесчелюстных: на морфоэволюционном уровне *Agnatha* в различных группах вполне отчетливо проявляются, в главных чертах, планы организации,

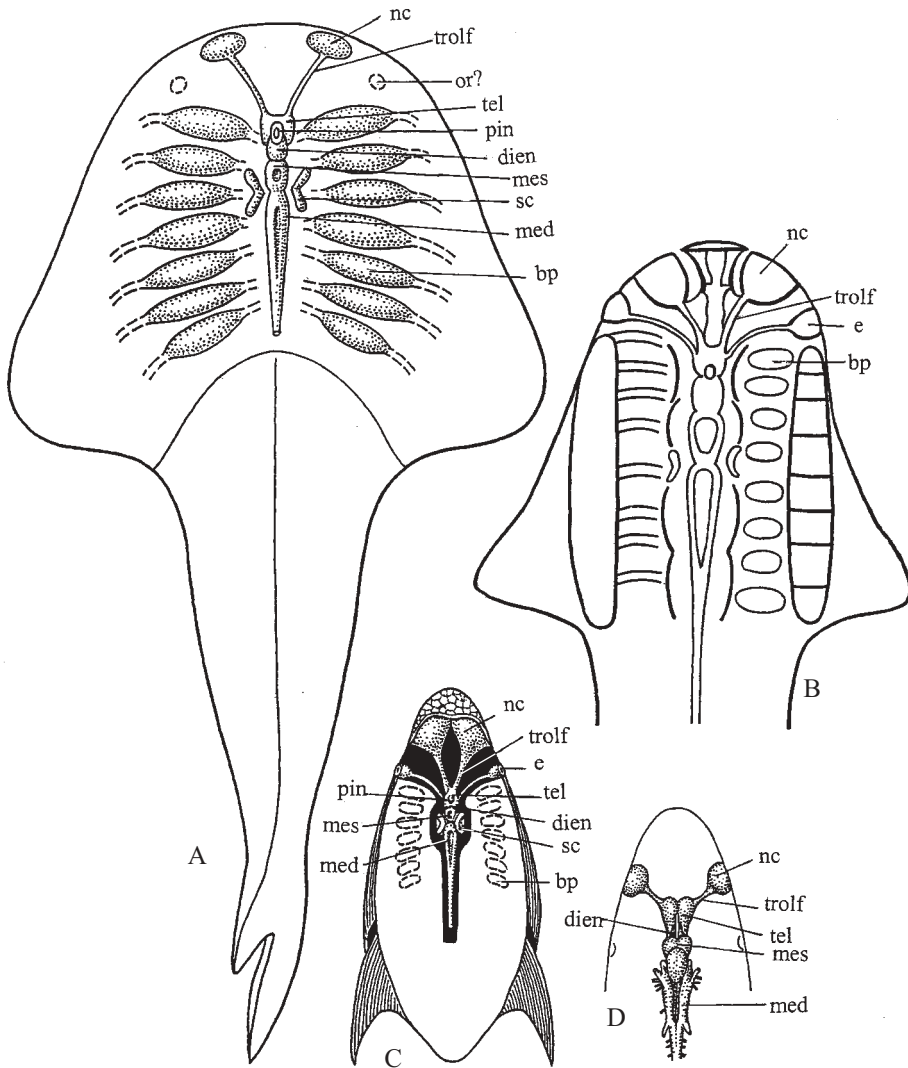


Рис. 3. Схематические реконструкции внутреннего строения телодонтов (А, В), гетерострака (С) и акулы (D) (По Novitskaya, Turner, 1998).

Условные обозначения: bp — жаберные мешки, dien — diencephalons, e — глаз, med — medulla (myelencephalon), mes — mesencephalon, nc — носовые капсулы (мешки), or? — орбиты, pin — пинеальное пятно, sc — полукружные каналы, tel — telencephalon, trolf — ольфакторные тракты.

имевшей признаки фундаментального сходства с циклостомами (миногами) и низшими гнатостомами (эласмобранхиями: акулами). Среди бесчелюстных у Osteostraci, как у циклостом, носовой мешок внешне непарный, связан с гипофизом, есть наружное назогипофизное отверстие, в переднем отделе головного мозга (telencephalon) нет ольфакторных трактов. У Heterostraci и Thelodonti, как у гнатостом (акул), носовые мешки парные, открываются отдельными ноздрями, не связаны с гипофизом, нет наружного назогипофизного отверстия, есть хорошо развитые ольфакторные тракты. Существование этих двух планов

строения внутри агнат с очевидностью означает, что *Agnatha* в целом не сводятся к «Cyclostomata». Морфология только части агнат дает основание отнести эту часть к направлению эволюции, давшему Cyclostomata.

Наряду с достаточно четко выраженными планами организации, по типу гнатостом и по типу циклостом, среди бесчелюстных, по-видимому, могли иметь место некоторые морфологические вариации. Примером могут служить китайские галеаспиды (*Galespida*), обладавшие медианным дорсальным отверстием неясного значения. На протяжении истории их изучения внутреннее строение китайских форм и их место в системе бесчелюстных интерпретируются весьма различно (Liu Yuhai, 1975; Janvier, 1975; Halstead, 1979; Halstead, Liu, P'an, 1979). В связи с этим нельзя не отметить, что авторы, относящие галеаспид к *Cephalaspidomorphi*, явно недооценивают присутствие у галеаспид парных отдельных носовых мешков и хорошо выраженных ольфакторных трактов, т.е. структур, характерных для гетеростраков (а также телодонтов и древних гнатостом) и совершенно не свойственных остеоостракам, т.е. группе, наиболее полно известной среди цефаласпидоморф (Новицкая, 2002; см. также предыдущий абзац).

Проблема происхождения челюстноротых позвоночных (*Gnathostomata*). Онтогенетический критерий. Еще сравнительно недавно мнения об этой проблеме, если и высказывались, то в самой общей и предположительной форме. Очень сжато представления о ней выражены в «Основах палеонтологии» (том «Бесчелюстные, рыбы»). О телодонтах и гетеростраках, т.е. о диплоринах, говорится следующее: *Diplorhina*, если они не стоят в прямой связи с *Muxinoidea*, «...представляют слепую ветвь бесчелюстных, может быть, где-нибудь у своего основания связанную с челюстноротыми позвоночными» (Обручев, 1964). Суть высказывания оказалась верна, но в то время она не была аргументирована.

В разделе «Реконструкции мягких органов», отмечалось, что гетеростраки и телодонты сходны с низшими челюстноротыми (акулами) и фундаментально отличаются от остеоостраков, сходных с круглоротыми (миногами). В этих сравнениях использована морфология дефинитивных экземпляров. Сопоставление данных по эмбриогенезу современных миног (Gorbman, Tamarin, 1986) и акул (Bjerring, 1989; и др.) свидетельствует о принципиальных различиях между этими группами в закладке и развитии обонятельного органа и его соотношении с гипофизным мешком (подробнее: Novitskaya, 1993, Новицкая, 2002, 2004). Важно подчеркнуть, что в результате эмбриогенеза такого типа как у акулы не может сформироваться дефинитивная морфология миноги и наоборот: эмбриогенез такого типа как у миноги не может сформировать голову акулы. (Речь идет о развитии гипофиза, об уже упоминавшемся строении обонятельного аппарата, наличии или отсутствии назогипофизного отверстия, ольфакторных трактов). Исходя из этого, отпечатки или естественные слепки обонятельного аппарата и головного мозга у дефинитивных экземпляров палеозойских бесчелюстных можно использовать как информацию о типе (общей схеме) их онтогенеза. Сравнение реконструкций внутреннего строения дефинитивных остеоостраков (*Osteostarci*) и строения современных взрослых миног (*Cyclostomata*) привело к выводу о сходстве их онтогенезов (Stensio, 1964, 1968). Явно выраженное сходство в строении дефинитивных гетеростраков (*Heterostraci*) и акул (*Gnathostomata*) приводит к выводу о сходстве онтогенезов в этих группах (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989; Novitskaya, 1993; Новицкая, 2002). Последнее заключение можно распространить и на телодонтов, сходных рассмотренными чертами внутренней организации с гетеростраками и акулами (Novitskaya, Turner, 1998).

Представления о принципиальном сходстве типов онтогенеза у *Ostostarci* и миног (*Cyclostomata*), у *Heterostraci* и акул (*Gnathostomata*) особенно важны, как критерии фи-

логенетического сближения, тем более, что по данным эмбриологов (Gorbman, Tamarin, 1986), онтогенез циклостом отличает их от всех других позвоночных. Как известно, остальные позвоночные — это челюстноротые. Поэтому данные о внутреннем строении остеоостраков (см. предыдущий текст) и вытекающие отсюда выводы о типе их онтогенеза являются препятствием для сближения остеоостраков и челюстноротых, особенно, если учесть, что среди агнат имелись группы, явно сходные с челюстноротыми по указанным признакам.

В целом, рассмотренные признаки сходства дают основание для филогенетического сближения низших челюстноротых (Gnathostomata: Elasmobranchii) или с линией агнат, давшей гетеростраков и телодонтов, или с телодонтами, как с сестринской группой (Novitskaya, 1981; Новицкая, 1983, 2002; Turner, 1985, 1991; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986, 1989; Novitskaya, Turner, 1998). Сближение с телодонтами упрощает задачу реконструирования перехода от состояния агнат к состоянию гнатостом (акул), поскольку, в отличие от гетеростраков, телодонты имели экзоскелет в виде раздельных чешуй; их жаберные мешки открывались наружу каждый своим отверстием. Хотя последнее не столь существенно, т.к. раздельные жаберные отверстия найдены и у ордовикских гетеростраков (*Sacabambaspis*: Gagnier, 1989). С висцеральной системой связана одна из наиболее сложных задач в объяснении перехода от бесчелюстных (энтодермат) к челюстноротым (эктодерматам). Однако специальное изучение вопроса с привлечением эмбриологических данных по рецентным группам может помочь найти пути к его решению (Новицкая, 1983, 1998).

В филогенетических исследованиях разрабатывается также гипотеза, согласно которой челюстноротые и остеоостраки являются сестринскими группами (Janvier, 1981). Эта точка зрения обосновывается сходными признаками, рассматриваемыми Ф. Жанвье как синапоморфные. Признаки относятся, главным образом, к внешней морфологии и скелету сравниваемых групп. Филогенетическое значение этих признаков совершенно недостаточно для вывода о родстве (Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986), поскольку они в своем большинстве, характеризуют или высокоадаптивные органы (плавники), или отражают определенный уровень в эволюции скелета позвоночных (присутствие костных клеток, кольца склеротики). Фундаментальные различия между остеоостраками и низшими челюстноротыми — акулами (см. раздел «Реконструкции мягких органов»), не рассматриваемые в этой гипотезе, безусловно являются показателями принадлежности остеоостраков и низших челюстноротых к дивергентным направлениям в эволюции позвоночных. Сближение низших челюстноротых с Osteostraci вводит в противоречие с важнейшими морфологическими признаками сходства, т.е. с основными критериями родства.

Если иметь в виду результаты сравнительного исследования гетеростраков, телодонтов и низших челюстноротых, коротко рассмотренные в этой статье и более подробно — в предыдущих публикациях (Новицкая, 1983, 2002, 2004; Novitskaya, 1993; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986, 1989; Novitskaya, Turner, 1998), то становится очевидным, что в эволюции позвоночных формирование Gnathostomata могло происходить только на морфологической базе групп бесчелюстных, сходных с челюстноротыми основными чертами внутренней организации и сформировавшим ее типом онтогенеза (эмбриогенеза).

Дивергенция позвоночных. Современные позвоночные состоят из челюстноротых (Gnathostomata) и круглоротых (Cyclostomata) (рис.1). Как уже было отмечено, особенности их строения прослеживаются в группах палеозойских бесчелюстных. Сходство ископаемых и современных форм свидетельствует об устойчивости соответствующих морфогенезов (или типов онтогенеза), сохраняющихся в своих характерных чертах на протяжении более 350 миллионов лет. Отсюда можно сделать вывод о существовании в истории позвоночных двух главных дивергентных направлений развития: в сторону гнатостом и в сторону циклостом.

Следует отметить, что внутреннее строение некоторых групп бесчелюстных пока неизвестно или малоизвестно. Можно предполагать, что среди палеозойских бесчелюстных формирование двух главных направлений эволюции, прослеживающихся от палеозоя до настоящего времени, сопровождалось возникновением филогенетических линий или пучков линий сравнительно недолго существовавших и имевших свои морфологические особенности. В перспективе, их изучение может дополнить и развить наши представления о ранних этапах эволюции позвоночных.

Литература

- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР. 247 с.
- Алеев Ю.Г., Новицкая Л.И. 1983. Экспериментальное исследование гидродинамических качеств девонских гетеростраков // Палеонтол. журн. №1. С. 3–12.
- Афанасьева О.Б. 1991. Цефаласпиды Советского Союза (*Agnatha*) // Труды Палеонтол. Ин-та АН СССР. Т. 248. М.: Наука. 144 с.
- Афанасьева О.Б. 2004. Подкласс *Osteostraci*. Остеостраки // Бесчелюстные и древние рыбы / Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева (ред.). М.: Геос. С. 210–267.
- Карамян А.И. 1976. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука. 256 с.
- Каратаюте-Талимаа В.Н. 1978. Телодонты силура и девона СССР и Шпицбергена. Вильнюс: Моксклас. 336 с.
- Каратаюте-Талимаа В.Н., Мярсс Т. 1978. Подкласс *Thelodonti*. Телодонты // Бесчелюстные и древние рыбы / Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева (ред.). М.: Геос. С. 12–68.
- Мярсс Т. 1979. Система боковой линии лудловского телодонта *Phlebolepis elegans* Pander // Изв. АН ЭССР. Геология. Т. 28. № 3. С. 108–111.
- Новицкая Л.И. 1965. Микростроение некоторых *Psammosteida* // Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю. Псаммостеиды (*Agnatha*, *Psammosteidae*) девона СССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР. С. 257–282.
- Новицкая Л.И. 1976. О расчленении курейской свиты по бесчелюстным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1. С. 47–55.
- Новицкая Л.И. 1983. Морфология древних бесчелюстных // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 196. М.: Наука. 183 с.
- Новицкая Л.И. 1986. Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 219. М.: Наука. 160 с.
- Новицкая Л.И. 1998. Висцеральная система палеозойских бесчелюстных (*Heterostraci*, *Thelodonti*) и возможные пути перехода к жаберному аппарату челюстноротых позвоночных // Палеонтол. журн. № 3. С. 54–63.
- Новицкая Л.И. 2000. Адаптации к плаванию во внешней морфологии и скелете древнейших позвоночных (*Agnatha*, *Heterostraci*) // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–13.
- Новицкая Л.И. 2002. Об особенностях современных филогенетических исследований. (На примере проблемы происхождения челюстноротых позвоночных) // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–14.
- Новицкая Л.И. 2004. Подкласс *Heterostraci*. Гетеростраки // Бесчелюстные и древние рыбы / Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева (ред.). М.: Геос. С. 69–207.
- Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н. 1986. Замечания о кладистическом анализе в связи с гипотезой мнопттеригий и проблемой происхождения гнатостом // Морфология и эволюция животных. М.: Наука. С. 102–125.
- Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н. 1989. Тип онтогенеза как критерий в реконструкциях филогенетических отношений низших позвоночных // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–16.
- Обручев Д.В. 1964. Подкласс *Heterostraci* (*Pteraspides*) // Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы / Д.В. Обручев (ред.). М.: Наука. С. 45–82.
- Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю. 1965. Псаммостеиды (*Agnatha*, *Psammosteidae*) девона СССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР. 256 с.
- Agassiz L. 1833. Recherches sur les Poissons Fossiles. Neuchâtel.

- Bjerring H.C. 1989. Apertures of craniate olfactory organs // *Acta Zool. Stockholm*. Vol. 70. No. 2. P. 71–85.
- Blicek A. 1984. Les Hétérostraces Ptéraspidiformes, Agnathes du Silurien-Dévonien du continent Nord-Atlantique et des blocs avoisinants: Révision systématique, phylogénie, biostratigraphie, biogéographie. Paris: CNRS // *Cahier Paléontol.* 199 p.
- Cope E.D. 1889. Synopsis of the families of Vertebrata // *Amer. Naturalist*. Vol. 23. No. 2. P. 849–877.
- Denison R.H. 1951. The exoskeleton of early Osteostraci // *Fieldiana. Geol.* Vol. 11. No. 4. P. 197–218.
- Gagnier P.-Y. 1989. The oldest vertebrate: a 470-million-year-old jawless fish, *Sacabambaspis janvieri*, from the Ordovician of Bolivia // *Nat. Geogr. Research*. Vol. 5. P. 250–253.
- Gorbman A., Tamarin A. 1986. Pituitary development in cyclostomes compared to higher vertebrates // Pars distalis of the pituitary gland – structure, function and regulation / Joshimura F., Gorbman A. (eds.). Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. (Biomed. Division). P. 3–14.
- Gross W. 1961. Aufbau des Panzers obersilurischen Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels // *Acta Zool. Bd.* 42. S. 73–150.
- Halstead Tarlo L.B. 1964. Psammosteiformes (Agnatha) — a review with descriptions of new material from the Lower Devonian of Poland. 1. General Part. *Paleontol. Polon.* No. 13. P. 1–135.
- Halstead L.B. 1974. Vertebrate: Hard tissues. London and Winchester LTD: Wykeham publ. 180 p. (Wykeham sci. series)/
- Halstead L.B. 1979. Internal anatomy of the polybranchiaspids (Agnatha, Galeaspida) // *Nature*. Vol. 282. № 5741. P. 833–836.
- Halstead L.B., Liu Y.-H., P'an K. 1979. Agnathans from the Devonian of China // *Nature*. Vol. 282. No. 5741. P. 831–833.
- Heintz A. 1962. Les organes olfactifs des Heterostraci // *Problèmes actuels de Paléontol.* T. 104. P. 13–29.
- Janvier P. 1975. Les yeux des Cyclostomes fossiles et le problème de l'origine des Myxinoïdes // *Acta zool. Bd.* 56. No. 1.
- Janvier P. 1981. The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of fossil 'agnathans' // *J. of Vertebr. Paleontol.* Vol. 1. No.2. P. 121–159.
- Janvier P. 1996. Early vertebrates. Oxford: Clarendon Press. Oxford Monogr. Geol. Geophys. 364 p.
- Jarvik E. 1980. Basic structure and evolution of vertebrates. Vol. 1. L: Acad Press. 575 p.
- Kermack K.A. 1943. The functional significance of the hypocercal tail in *Ptersapis rostrata* // *J. Exp. Biol.* Vol. 20. No. 1. P. 23–27.
- Lankester E.R. 1868. On the discovery of the remains of cephalaspidian fishes in Devonshire and Cornwall; and on the identity of *Steganodictyum M'Coy*, with genera of those fishes // *Quart. J. Geol. Soc.* Vol. 24. P. 546–547.
- Lankester E.R. 1868–1870. A monograph of the fishes of the Old Red sandstone of Britain. Pt. 1. The Cephalaspidae. L: Monogr. Palaeontogr. Vol. 21. P. 1–32. Vol. 23. P. 33–62.
- Liu Y.-h. 1965. New Devonian agnathans of Yunnan // *Vertebr. PalAsiatica*. Vol. 9. No. 2. P. 130–134.
- Liu Y.-h. 1975. Lower Devonian agnathans of Yunnan and Sichuan // *Vertebr. PalAsiatica*. Vol. 13. No. 4. P. 202–216.
- Marinelli W., Strenger A. 1956. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. 3. Lief. *Myxine glutinosa* (L.). Wien. S. 81–172.
- Marinelli W., Strenger A. 1959. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. 3. Lief. *Squalus acanthias* (L.). Wien. S. 173–308.
- Marss T., Fredholm D., Talimaa V., Turner S., Jeppsson L., Nowlan G. 1995. Silurian vertebrate biozonal scheme. *Premiers Vertébrés et Vertébrés inférieurs* // *Geobios*. No. 19. P. 369–372.
- Novitskaya L.I. 1981. The problem of the relationship between agnathan and gnathostome vertebrates // *Acta palaeontol. polonica*. Vol. 26. No. 1. P. 9–18.
- Novitskaya L.I. 1993. Definitive morphology of Palaeozoic agnathans (Heterostraci, Osteostraci) as information on their ontogenetic type and phylogenetic relationships // *Modern Geology*. Vol. 18. P. 115–124.
- Novitskaya L.I., Turner S. 1998. *Turinia pagei* (Powrie): a new reconstruction of the soft organs of the cephalothorax // *Mem. Queensland Mus.* Vol. 42. No. 2. P. 533–544.
- Pan Jiang, Wang Shi-tao. 1980. New finding of Galeaspidiiformes in South China // *Acta palaeontol. Sinica*. Vol. 19. No. 1. P. 1–7.
- Pan Jiang, Wang Shitao. 1981. New discoveries of polybranchiaspids from Yunnan province // *Vertebr. PalAsiatica*. Vol. 19. No. 2. P. 113–121.

- Pan Jiang (P'an Kiang). 1984. The phylogenetic position of the Eugaleaspida in China // Proc. Linn. Soc. N.S.W. Vol. 107. No. 3. P. 309–319.
- Pan Jiang. 1988a. Note on Silurian Vertebrates of China // Bull. CAGS. P. 227–249.
- Pan Jiang (P'an Kiang). 1988b. Devonian vertebrates from Old Red Sandstone facies in China // Proceedings of the Second Interat.Sympos. on the Devonian System. Calgary, Canada. Devonian of the World. Vol. 3. Paleontology, Paleoecology and Biostratigraphy. P. 609–618.
- Pellerin N.M., Wilson M.V.N. 1995. New evidence for structure of Irregulariaspididae tails from Lochkovian beds of the Delorme Group, Mackenzie Mountains, Northwest Territories, Canada // Geobios. No. 19. P. 45–50.
- Ritchie A., Gilbert-Tomlinson J. 1977. First Ordovician vertebrates from Southern Hemisphere // Alcheringa. Vol. 1. No. 3. P. 351–368.
- Stensiö E. 1927. The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen: Fam. Cephalaspidae // Skr. Svalbard Ishavet. Vol. 12. P. 1–391.
- Stensiö E. 1932. The Cephalaspids of Great Britain. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 220 p.
- Stensiö E. 1964. Les Cyclostomes fossiles ou ostracoderms // Traité de paléontologie / Piveteau J. (ed.). Paris: Masson. T. 4. Vol. 1. P. 96–385.
- Stensiö E. 1968. The Cyclostomes with special reference to the diphyletic origin of the Petromyzontida and Myxinoidea // Curr. Probl. Lower Vertebr. phylogeny. Nobel Symp. No. 4. P. 13–71.
- Talimaa V. 2000. Significance of thelodonts (*Agnatha*) in correlation of the uppermost Ordovician to Lower Devonian of the northern part of Eurasia // Courier Forschungsinst. Senckenberg. No. 223. P. 69–80.
- Tarlo L.B. (Halstead). 1961. Rhinopteraspis cornubica (Mccoy) with notes on the classification and evolution of the pteraspids // Acta palaeontol. polonica. Vol. 6. No. 4. P. 367–402.
- Turner S. 1985. Remarks on the early history of chondrichthyans, thelodonts, and some “higher elasmobranchs” // Geol. Surv. New Zealand Record. Vol. 9. P. 93–95.
- Turner S. 1991. Monophyly and interrelationships of the Thelodonti // Early vertebrates and related problems of evolutionary biology / Chang M.-m., Liu Y.-h., Zhang G. (eds.). Beijing: Sci. Press. P. 87–119.
- Turner S., Van der Bruggen W. 1993. The Thelodonti, an important but enigmatic group of Palaeozoic fishes // Modern Geology. Vol. 18. P. 125–140.
- Wüingsjö G. 1952. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids // Skr. Norsk. Polarinst. No. 97. 675 p.
- Watson D.M.S. 1954. A consideration of ostracoderms // Phil. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 238. No. 652. P.1–25.
- Whiting H.P., Halstead L.B. 1965. The brain of the Heterostraci (*Agnatha*) // Nature. Vol. 207. No. 4999. P. 829–831.
- Wilson M.V.H., Caldwell M.W. 1998. The Furcacaudiformes: a new order of jawless vertebrates with thelodont scales, based on articulated Silurian and Devonian fossils from Northern Canada // J. Vertebr. Paleontol. Vol. 18. No. 1. P. 10–29.

УДК 568.191

Происхождение архаичного неокортекса амниот

С.В. Савельев

НИИ морфологии человека РАМН

E-mail:embrains@mtu-net.ru

Исследована проблема происхождения первичного неокортекса рептилий. Показана связь между формированием архаичного неокортекса и дифференцировкой аналитических центров мозга вомероназальной обонятельной системы. Возникновение неокортикальной закладки рептилий было следствием образования специализированного центра управления половым поведением в условиях специфической переходной среды обитания. Развитие связей полового центра привело формированию стратифицированной ассоциативной структуры переднего мозга. Уровень интеграции и контроля поведения архаичных рептилий со стороны половых центров оказался выше, чем со стороны среднемозговых структур. Результатом превалирования неокортикальных новообразований стало преимущественное развитие переднего мозга, которое завершилось возникновением шестислойной коры современных млекопитающих.

Ключевые слова: эволюция мозга, неокортекс, рептилии

Возникновение неокортекса современных млекопитающих представляет собой одну из принципиальных эволюционных проблем. Неокортекс или новая кора имеет общий план строения и состоит из шести слоёв клеток, которые дифференцируются на подслои, в зависимости от функционального значения конкретного поля. У современных млекопитающих неокортекс может составлять от 20% до 70% массы мозга. Его роль в поведении животных и человека трудно переоценить. В этой структуре переднего мозга находятся высшие аналитические центры зрения, вкуса, слуха и сенсомоторной чувствительности. С помощью коры осуществляется контроль за произвольными движениями и ассоциативный анализ окружающего мира.

Цитоархитектоническое строение коры является наиболее консервативным признаком класса и возникло на заре становления млекопитающих. Об этом говорит её одинаковое строение у южноамериканских и австралийских сумчатых, китообразных, однопроходных и приматов. Принципы морфо-функциональной организации неокортекса варьируют в лисэнцефальном и гирифицированном мозге, но эта изменчивость носит преимущественно количественный характер. Однако архетип строения неокортекса остаётся неизменным. Сравнительная цитоархитектоника неокортекса указывает, что вся разнообразная группа современных млекопитающих возникла от общей предковой группы. Это подтверждается отсутствием стратифицированных структур в переднем мозге птиц и рептилий. Следовательно, истоки появления неокортекса скрыты во временах

появления архаичных амниот. Такая сложная структура, как неокортекс, не могла возникнуть случайно. Для его возникновения должны были возникнуть чрезвычайные условия и крайняя необходимость увеличения размеров аналитического аппарата мозга (Савельев, 2005).

Рассмотрим функциональные источники происхождения неокортекса. При решении этой задачи оптимальную помощь может оказать анализ строения мозга современных рептилий. Грубый анатомический анализ показывает, что древний «амфибийный» архетип строения центральной нервной системы у рептилий не подвергся радикальным изменениям. Этот поверхностный взгляд на морфологию нервных центров рептилий может ввести в заблуждение. Только рептилии смогли эффективно освоить сушу, воду, подняться в воздух и стать первой доминирующей группой позвоночных. Основой для такой широкой и полиморфной радиации был не только бесконечный пищевой ресурс, но и эффективная система управления организмом — мозг. При появлении рептилий произошёл ряд существенных перестроек нервной системы, которые затем стали базовыми для всех амниот. По-видимому, эти изменения были схожими, хотя и могли возникать совершенно независимо. Основная трудность состоит в том, что первичный архетип строения нервной системы был замаскирован дальнейшими адаптивными специализациями. Его реконструкция возможна только при выделении ключевых и повторяющихся структурных элементов в организации мозга рептилий. К сожалению, современные рептилии скромно представлены довольно специализированными видами. Это несколько затрудняет поиск древних конструкций мозга, принадлежавших их далёким предкам.

Рассмотрим общий план строения нервной системы рептилий. Их нервная система развита значительно лучше, чем у амфибий и первичноводных позвоночных. Спинной мозг имеет цилиндрическую форму с плечевым и поясничным утолщениями, соответствующими поясам конечностей. Сзади спинной мозг продолжается, постепенно сужаясь, в начало хвостового отдела позвоночника. Головной мозг более широк и массивен, чем у амфибий, особенно у крокодилов и черепах. Для рептилий характерны изгибание ствола и стремление крупных полушарий надвинуться на лежащие позади промежуточный и средний мозг (рис. 1). Полушария переднего мозга без резких границ переходят в обонятельные луковицы, от которых начинаются обонятельные нервы.

Рассмотрев общий план строения нервной системы, следует отдельно остановиться на принципах организации и работы мозга, впервые реализованных у рептилий. Нервная система архаичных амниот стала логическим развитием строения удачной амфибийной конструкции. Однако мозг амфибий практически выполнял функцию сложного рефлекторного аппарата, а его интеллектуальные возможности остались невостребованными. Шло элементарное освоение пищевых ресурсов, где для развития сложного поведения не было ни места, ни биологической необходимости. Со следами этого периода эволюции позвоночных мы сталкиваемся, пытаясь выработать условные рефлексы у различных представителей современных амфибий. Крайне низкая обучаемость и отсутствие долговременной памяти для накопления индивидуального опыта показывают, что сложных поведенческих задач перед древними амфибиями никогда в их эволюции не стояло.

Особенности развития органов чувств и признаки сложного поведения рептилий базируются на особенностях структурной организации головного мозга. Мозг рептилий отличается от мозга амфибий как в количественном, так и в качественном отношении. До появления амниот стратегии поведения или реакция на конкретный раздражитель выбирались по принципу доминантности. Этот принцип состоит в том, что выраженно-го крупного ассоциативного центра мозга у многих первичноводных позвоночных или амфибий нет. Выбор формы поведения происходит на основании сравнения активнос-

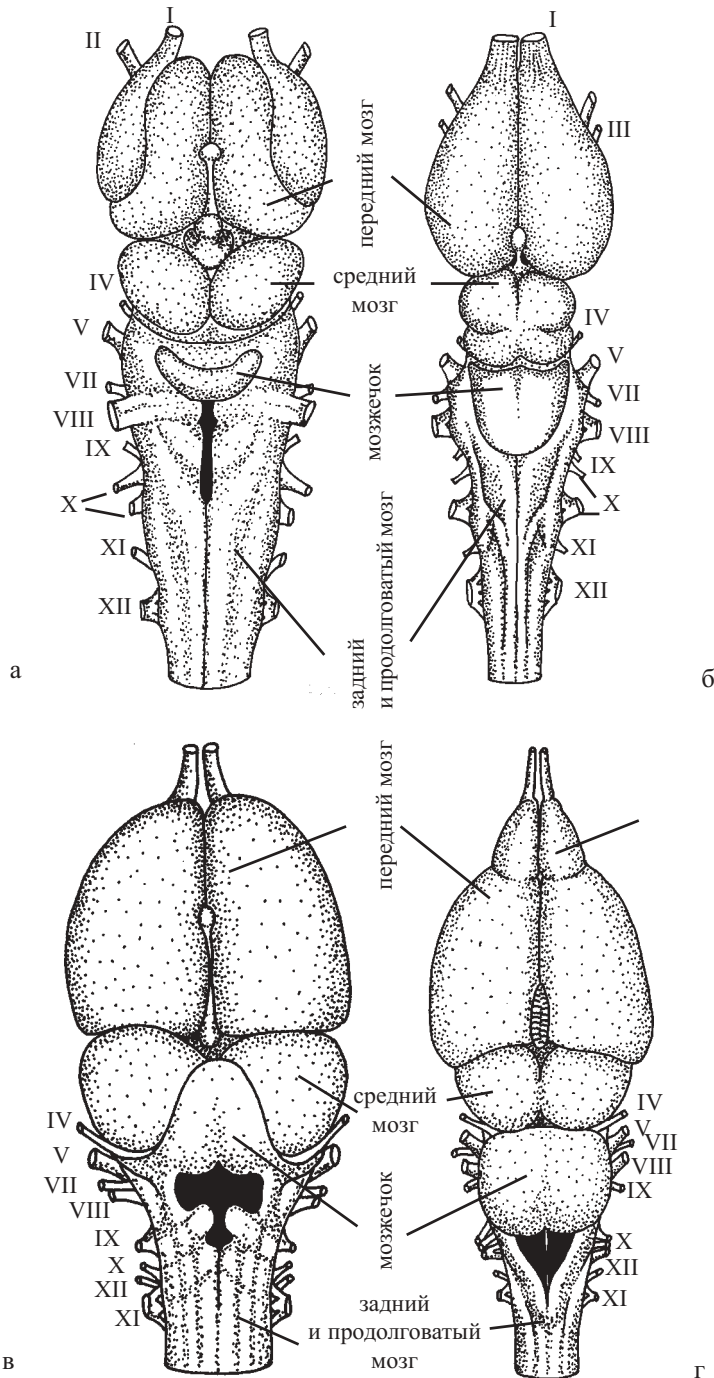


Рис. 1. Строение головного мозга у рептилий: а — геккон (*Gekko gekko*), б — сетчатый питон (*Python reticularis*), в — хамелеон (*Chamaeleo lateralis*), г — красноухая черепаха (*Pseudemys skripta*). I–XII — номера черепномозговых нервов, зачернен IV желудочек, во — вомероназальный нерв.

тей примерно равноценных отделов мозга, обслуживающих различные органы чувств. Решающее значение имеет уровень возбуждения мозговых аналитических центров одного из анализаторов. Представительство органа чувств, достигшее в мозге наибольшего возбуждения, и становится основной областью для принятия решения. После выбора одной из инстинктивных реакций происходит её поведенческая реализация. Этот процесс осуществляется под контролем того же простого сравнения доминантностей. Если в процессе осуществления реакции возникает новое раздражение, которое изменяет соотношение возбуждений органов чувств, то поведенческая реализация инстинктивного процесса останавливается. Каждая конкретная ситуация отличается от предыдущей, но задействуется тот же набор органов чувств. Если наибольшее возбуждение достигается в той же сенсорной системе, то поведение сохраняется, а если в другой, то изменяется. Поскольку абсолютно идентичные условия в естественной жизни практически не встречаются, поведение даже самых примитивных анималий будет бесконечно разнообразно. Следовательно, поведение каждой особи будет индивидуальным с довольно высокой динамической адаптивностью.

Первые признаки ассоциативного центра появились ещё в мозге амфибий. У них таким центром мог стать средний или промежуточный мозг. Для этого были все основания. В промежуточном мозге находятся нейроэндокринные центры, контролирующие половое поведение, миграции и энергетический баланс организма анималий. Через активизацию центров промежуточного мозга запускаются инстинктивные программы поведения, которые контролируют работу других отделов мозга. Казалось бы, промежуточный мозг мог стать аналитическим центром поведения анималий, а затем и амниот. Однако в этом случае система реализации поведенческих реакций состояла бы не только в работе нервной системы. Каждый раз любое поведенческое событие приводило бы к стимуляции работы нейроэндокринных центров. Гормональная регуляция поведения реализуется долго, а неврологическая — быстро. При быстрой смене форм поведения наступал бы конфликт между инертными гормональными и динамичными нейральными программами поведения. С первичноводными позвоночными и амфибиями сложилась довольно нестабильная ситуация. С одной стороны, роль гормонально-инстинктивной регуляции поведения у амфибий очень велика и явно доминирует при выборе стратегий поведения. С другой стороны, нейроморфологический субстрат развит вполне достаточно для небольшой индивидуализации поведения при реализации этих стратегий. Возникла оригинальная система гормонально-доминантного выбора форм поведения из стандартного инстинктивного набора. У амфибий стратегия поведения определяется нейро-гормональным состоянием особи. При реализации выбранной формы поведения она адаптируется к конкретным условиям при помощи сравнения доминантностей, которое было описано выше. В такой схеме контроля поведения анималий не остаётся места для ассоциативного центра. Он мог бы понадобиться только тогда, когда возникла бы потребность в быстрой адаптивной индивидуализации поведения. Такая ситуация может сложиться только в том случае, когда последовательная реализация инстинктивных форм поведения будет прямо зависеть от постоянно меняющейся ситуации.

В таких нестабильных условиях окружающей среды оказались архаичные рептилии. По-видимому, требования к быстрой индивидуализации поведения и памяти возросли, а реализация гормонально-доминантного принципа выбора из стандартного инстинктивного набора форм поведения стала неэффективной. Возник совершенно новый тип принятия решений, который сохранился в мозге современных рептилий, принадлежащих к отдалённым систематическим группам. Их всех объединяет одно принципиально новое качество мозга — выраженный ассоциативный центр. Основной ассоциа-

тивный центр рептилий сформировался в крыше среднего мозга. Он возник на базе нескольких органов чувств, которые имели представительство в этом отделе. Основную часть крыши среднего мозга занимает представительство зрительной системы. Зрительные нервы после прохождения хиазмы перекрещиваются и поднимаются к крыше среднего мозга. Аксоны ганглиозных клеток сетчатки оканчиваются на нейронах крыши среднего мозга, которые организованы в стратифицированные структуры. Существует чёткая топографическая связь между определённым участком сетчатки и зоной крыши среднего мозга. При этом соблюдаются форма изображения и взаимное расположение его элементов.

Наряду с представительством зрительной системы в крышу среднего мозга приходят информация о соматической (кожной) чувствительности, двигательном анализаторе, вестибулярные и слуховые сигналы. Слуховой анализатор у рептилий значительно увеличивает своё представительство в этом центре. В результате у многих рептилий в задней части крыши среднего мозга появляются малозаметные парные выпячивания — задние или нижние бугорки (рис. 16). Крыша среднего мозга становится не однородным анатомическим образованием, как у анамний, а четверохолмием. В ней сосредоточивается представительство практически всех основных дистантных и контактных анализаторов. Даже обонятельная система имеет своё представительство в крыше среднего мозга. За исключением обонятельной системы, практически все сенсорные проекции в крышу среднего мозга рептилий носят топологический характер. Это означает, что информация от каждого конкретного участка тела представлена в строго определённом участке крыши среднего мозга. Сохраняется принцип карты тела, которая точно переносится в мозг.

Таким образом, в крыше среднего мозга рептилий сосредоточена разнообразная информация о состоянии собственного организма и окружающего мира, которая объединена по топологическому принципу. Рассмотрим, что происходит в крыше среднего мозга, если передняя правая конечность рептилии просто стоит на необычной поверхности. При оценке такой ситуации в крыше среднего мозга осуществляется сравнительный анализ соматической, сенсомоторной, слуховой и зрительной информации. Это легко сделать, поскольку все сигналы концентрируются в одном центре, а зачастую и друг над другом, как в слоистом пироге. Средний мозг проводит комплексный анализ многих факторов одного явления, что позволяет выбрать наиболее адекватную реакцию. Для этого идеально подходит стратифицированная структура крыши среднего мозга.

Предельно упрощая реальную ситуацию, можно сказать, что в крыше среднего мозга представительство различных сенсорных систем расположено на условных «этажах», организованных в горизонтальной плоскости. Каждый этаж занимает своеобразная карта. Она может быть сиюминутной информационной картой рецепторных сигналов от поверхности тела, изображением на сетчатке или акустическим полем. Все эти карты ориентированы на своих «этажах» так, что отражают примерно одно и то же направление в пространстве. Слуховой сигнал от передней правой конечности лежит под её зрительной картой и над соматическим сигналом от кожи стопы. Специализированные «этажи» соотнесены между собой при помощи вертикальных связей, которые позволяют быстро оценить конкретную ситуацию и принять адекватное решение. Эта схема работы крыши среднего мозга позволяет понять рефлекторную эффективность мозга рептилий. По-видимому, именно это быстрое действие стало основной причиной эволюционного успеха архаичных рептилий. Общее увеличение размеров крыши среднего мозга создало необходимый клеточный субстрат для развития памяти. Индивидуальный опыт животного стал базой для сравнения событий, разнесённых во времени. Переоценить это событие трудно. Впервые возникли реальные основы для индивидуализации поведе-

ния, построенной на сравнении различных событий. С самообучаемыми архаичными рептилиями амфибии уже не могли конкурировать. Гормонально-инстинктивные принципы поведения амфибий, рыб и беспозвоночных сделали их кормом для рептилий с развитым рефлекторно-ассоциативным средним мозгом. Надо отметить, что эти нейробиологические преимущества мозга рептилий обычно даже не рассматриваются при реконструировании ранней эволюции амниот (Carroll, 1982).

Все перечисленные преимущества строения головного мозга рептилий не могли возникнуть сами собой. Для столь глубокой качественной перестройки мозга должны были сложиться крайне жесткие и неординарные условия. Архаичные рептилии должны были оказаться в своеобразной среде с очень высокими требованиями к аналитическим свойствам мозга и индивидуальной памяти.

Ассоциативный мозговой центр архаичных рептилий не мог возникнуть случайно. Энергетические затраты на содержание ассоциативного центра мозга и цена смены стратегий поведения всегда очень высоки. Должна быть причина для подобных биологических затрат, которые могут привести вид на грань исчезновения. Иначе говоря, морфофункциональная адаптивная эволюция основных систем организма должна быть полностью исчерпана в данной конкретной ситуации. Тогда могут начаться качественные преобразования нервной системы как крайне рискованный, но и чрезвычайно эффективный способ решения многих биологических проблем. При эволюционной перестройке нервной системы в первую очередь начинают трансформироваться органы чувств и сенсомоторная система. Поведенческие адаптации сначала обеспечиваются на количественном уровне и путём развития периферической части анализаторов. У рептилий есть все свидетельства этого этапа эволюционной адаптации. Их зрительная, слуховая, вестибулярная, обонятельная и сенсомоторные системы развиты в несколько раз лучше, чем у амфибий (Northcutt, 1981). По-видимому, уже у архаичных амниот органы чувств достигли высокой организации, свойственной современным рептилиям и в дальнейшем мало изменились. Иначе говоря, на заре появления рептилий органы чувств быстро достигли пределов своего морфофункционального совершенства. Их дальнейшее развитие было возможно только за счёт аналитических мозговых центров. Аналогичные изменения произошли и в эффекторных системах.

Все глубокие адаптивные перестройки органов чувств, управления скелетной мускулатурой и развитые мозговые центры не могли сформироваться без настоящей необходимости. Такая необходимость могла возникнуть только в условиях жесточайшей конкуренции, когда ресурсы были ограничены, а возможности скелетно-мышечных и метаболических адаптаций исчерпаны. Судя по всему, архаичные рептилии начали свою эволюцию не с растительной пищи и не с охоты за беспозвоночными. Эта разнообразная группа сформировалась в результате истребления амфибий и архаичных рептилий. Они конкурировали друг с другом в охоте на амфибий, а затем и на ближайших исторических родственников. Только при агрессивной и бескомпромиссной охоте на себе подобных могли начать эволюционировать мозг и дистантные органы чувств.

Первые архаичные амниоты, по-видимому, сложились к концу карбона, около 280 млн. лет назад. На протяжении примерно 30 млн. лет до этого момента происходили события, приведшие к появлению столь успешной группы. Вполне правомерен вопрос о причинах появления амниот.

Подходящей средой для формирования нервной системы рептилий могли стать хорошо известные гигантские каменноугольные завалы, состоящие преимущественно из плаунов (*Stigmaria*, *Sigillaria*), хвощей (*Calamites*) и папоротников (*Medullosa*, *Psaronius*). В

таких многометровых завалах из прогнивших или полых стволов деревьев могли сложиться идеальные условия для эволюции рептилий. Современные залежи каменного угля прямо свидетельствуют о том, что такие завалы из стволов деревьев были очень широко распространены и могли стать масштабной переходной средой амфибий к рептилиям. На это указывает и размер архаичных рептилий самых различных групп. Они в большинстве случаев были менее метра. Для животных таких размеров многометровые завалы из полых стволов деревьев представляли прекрасное место для укрытия, размножения и охоты.

Чтобы воспользоваться биологическими преимуществами древесных завалов, требовалось приобрести несколько специфических качеств.

Во-первых, было необходимо научиться хорошо ориентироваться в трёхмерной среде. Для амфибий это непростая задача, поскольку их мозжечок весьма небольшой. Даже у специализированных древесных лягушек, которые являются тупиковой эволюционной ветвью, мозжечок намного меньше, чем у рептилий. Кроме развитого мозжечка, необходимы чувствительный вестибулярный аппарат, соматическая чувствительность, эффективное зрение и совершенная сенсомоторная координация движений. Эти эффекторные и рецепторные системы получили преимущественное развитие в мозге рептилий. У всех рептилий хорошо развиты мозжечок, вестибулярная система и её мозговое представительство. Высокое развитие этих центров было бы невозможно без перехода к активной жизни в трёхмерной среде древесных завалов.

Во-вторых, трудно представить себе среду обитания, где бы пропорционально возросли требования к развитию зрения, слуха и обоняния. Обычно развитие слуха и обоняния сопровождается редукцией зрения или наоборот. Однако в глубине нагромождения стволов деревьев или в самих стволах почти всегда были сумерки, а на поверхности день сменялся ночью. Эти условия одинаково влияли на развитие обоняния, зрения и других органов чувств. Деревья хорошо проводят звук и колебания, что стало хорошим стимулом для развития соматической и слуховой чувствительности.

Обоняние играло в жизни архаичных рептилий из карбоновых лесных завалов почти такую же роль, как и зрение, а зачастую и преобладало над другими органами чувств. В безопасной глубине нагромождений стволов папоротников, плаунов и хвощей обоняние вполне могло стать ведущей системой среди анализаторов. Особое развитие обоняния связано у рептилий с яacobсоновым органом, или вомероназальной системой. Она впервые возникла в связи с выходом древних амфибий на сушу. Первоначальное появление дополнительной обонятельной системы амфибий было обусловлено необходимостью одновременного анализа химических сигналов как в воде, так и в воздухе. Вомероназальная система является «наземным» хеморецепторным органом, который играл важную роль при выходе амфибий на сушу через почвенные или древесные лабиринты.

По достижении независимости от водной среды необходимость разделения обонятельной системы на воздушный и водный рецепторы формально отпала. Вомероназальная обонятельная система архаичным рептилиям стала не нужна. Казалось бы, это недавно появившееся эволюционное новообразование должно было редуцироваться и исчезнуть. Однако этого не произошло. За свою недолгую историю вомероназальный орган приобрёл одно дополнительное свойство, которое и решило его дальнейшую судьбу. Он стал специализированной системой половой хеморецепции. В условиях лабиринтов или многослойных лесных завалов роль полового обоняния трудно переоценить. Оно позволяет находить партнёра, заранее определять его готовность к спариванию, идентифицировать конкурирующих особей и следы других животных. По-видимому, став органом полового обоняния, вомероназальная система не потеряла способности к анализу высокомолеку-

лярных органических соединений. Это позволило архаичным рептилиями использовать её для поиска добычи, миграции и дополнительной пространственной ориентации.

Подобная двухэтапная контактная хеморецепция достигается у многих современных рептилий при помощи языка. Его раздвоенный кончик захватывает молекулы и переносит их в парные вомероназальные ямки, открывающиеся в ротовую полость. Таким образом, вторая обонятельная система трансформировалась в половой рецептор, способный к анализу высокомолекулярных соединений. Однако сам по себе дополнительный хеморецептор не даст никаких особых преимуществ, поэтому возникло реальное основание для развития дополнительной обонятельной луковицы и вторичных обонятельных центров в переднем мозге. Они сложились только у архаичных рептилий. Аналитический аппарат вомероназального органа формировался на базе уже имеющейся обонятельной системы.

В переднем мозге возникла парадоксальная ситуация. Сложилось два аналитических центра хеморецепции, которые выполняли различные функции. Их совмещение в одних и тех же структурах головного мозга было невозможно. У архаичных рептилий стали развиваться дополнительные центры переднего мозга, обслуживающие вомероназальную систему. В этот процесс были включены как древние обонятельные ядра базальной части переднего мозга, так и структуры нового плаща (Савельев, 2005).

Отдалённые последствия этих событий мы видим у современных рептилий. Очевидная особенность переднего мозга рептилий связано со структурами, отделёнными от прижелудочкового серого вещества прослойками волокон. Вынесенные к наружной стенке полушария переднего мозга нейроны образуют находящие друг на друга пластинки, расположенные на дорсальной стороне полушария (рис. 2а). Они относятся к эволюционным приобретениям рептилий и являются прообразом коры большого мозга млекопитающих (рис. 2 б, в). Слоистые структуры переднего мозга разделяют по citoархитектоническим признакам на 5 основных зон: старую кору (архикортекс), межзуточную периаρχикортикальную кору (периаρχикортекс), новую кору (неокортекс), межзуточную перипалеокортикальную кору (перипалеокортекс) и древнюю кору (палеокортекс) (Филимонов, 1963, 1974).

Источником возникновения кортикальных структур переднего мозга рептилий стала обонятельная и вомероназальная система. Отростки клеток из основной и вомероназальной луковицы рептилий широко распределены между различными отделами пере-

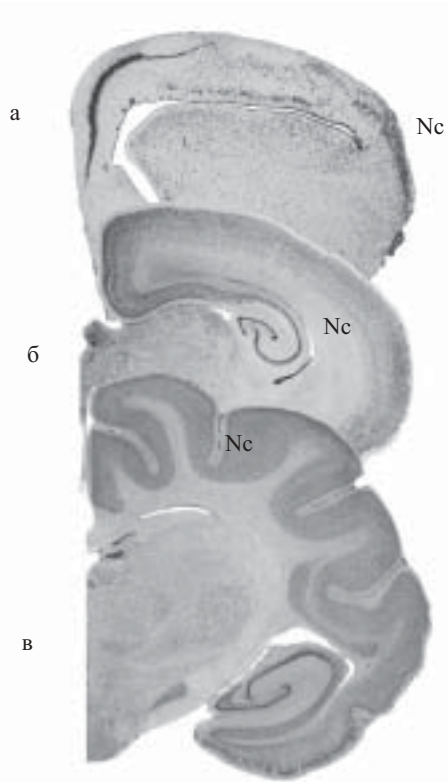


Рис. 2. Гистологические срезы через неокортекс правого полушария переднего мозга: а — прыткая ящерица (*Lacerta agilis*), б — бобр (*Castor fiber*), в — черный хорек (*Mustela putorius*). Nc — неокортекс, границы структуры отмечены линиями.

днего мозга. Различными методами установлены связи между дополнительной обонятельной луковицей вомероназальной системы, миндалевидным ядром и латеральной корой переднего мозга (Lohman, Smeets, 1993). Эти связи обнаружены у большинства рептилий, включая змей (Lanuza, Halpern, 1997). На латеральной поверхности мозга рептилий сосредоточены три основные структуры. В базальной части мозга расположено миндалевидное ядро, которое переходит в палеокортекс. Несколько выше лежит небольшая переходная зона — перипалеокортекс, которая краем подстилает зачаток неокортекса.

Неокортекс является самой латеральной частью стенки переднего мозга (латеральная кора), а его основные афферентные волокна, через вторичные центры, приходят из обонятельных луковиц. У современных рептилий зачаток неокортекса получает вторичные обонятельные проекции из нескольких источников. Большая часть волокон приходит из переднего обонятельного ядра, которое связано как с основной, так и с добавочной (вомероназальной) обонятельной луковицей. Прямые проекции из основной и добавочной обонятельной луковицы немногочисленны. Однако в расположенном рядом с неокортикальным зачатком миндалевидном ядре заканчивается до 80% волокон добавочной луковицы. По-видимому, у архаичных рептилий прямые проекции вомероназальной системы были намного мощнее.

Следует отметить, что уже у рептилий существуют прямые связи между передним обонятельным ядром и латеральным зачатком коры переднего мозга, расположенным в противоположном полушарии. Следовательно, имеется опосредованная межполушарная интеграция корковых зачатков, которая стала прообразом мозолистого тела млекопитающих (Lohman, Smeets, 1993). Латеральная кора рептилий обладает всеми свойствами интегративного центра. Она расположена на пересечении связей переднего мозга и служит своеобразной надстройкой над другими специализированными отделами. Преобладающими источниками афферентных связей зачаточного неокортекса являются обонятельный и вомероназальный центры. Связи с отдалёнными отделами нервной системы гарантируют быструю адаптацию полового поведения к изменяющимся условиям внешней среды. Это поведенческое преимущество предопределило репродукционный успех рептилий, но заложило самое чудовищное противоречие в структуру поведения млекопитающих.

Таким образом, возникновение неокортикального зачатка обусловлено обонятельной и вомероназальной системой. В дальнейшем основные аналитические функции вомероназальной системы стало выполнять миндалевидное ядро, которое связано с древними стриарными структурами и гипоталамусом. Эти связи сохранены не только у рептилий, но и у млекопитающих (Martinez-Garsia et al. 2002). Однако рептилии не воспользовались потенциалом кортикальных структур переднего мозга, поскольку дальнейшее совершенствование вомероназальной системы прекратилось. Неокортикальный зачаток стал активно развиваться только у млекопитающих (Nieuwenhuys, 1998).

Появление кортикальных зачатков переднего мозга, облуживающих аналитическую систему вомероназального органа полового обоняния, изменило ход неврологической истории позвоночных. Появился не гормональный, а нейтральный центр управления поведением, связанный с репродуктивной активностью. Это приобретение дало важнейшее преимущество своим обладателям — пластичность стратегий полового поведения. Глобальный контроль за репродукцией остался в гормональных центрах промежуточного мозга. Однако впервые в истории позвоночных появилась возможность его адаптации к изменяющейся ситуации. Такая адаптивность репродуктивного поведения была возможна только на базе центров, интегрирующих половые обонятельные сигналы с остальными органами чувств. Небольшие кортикальные центры идеально подходят для этих целей.

Они находятся между слоями нервных волокон, что делает их легкодоступными для отростков нервных клеток, расположенных в других отделах мозга.

Исследование этих связей неокортекса показало, что в скромных зачатках коры имеется представительство почти всех крупных ядер центральной нервной системы рептилий. Аксоны вставочных нейронов из сенсорных центров заднего мозга, мозжечка, крыши среднего мозга, тегментума, таламуса и нейроэндокринных центров промежуточного мозга оканчиваются в кортикальных структурах переднего мозга рептилий (Ulinski, 1990). Нисходящие, эффекторные связи менее развиты, но они затрагивают в основном сенсомоторные центры и ассоциативные области среднего мозга. Следовательно, специализированное половое представительство вомероназального органа переднего мозга превратилось в своеобразный центр сосредоточения информации от разнообразных органов чувств. Эффекторные сенсомоторные связи указывают на способность этой интегративной системы непосредственно воздействовать на двигательную активность рептилий. Такой эффективной неврологической системы контроля и ситуационной коррекции полового поведения у позвоночных ещё не существовало.

Ситуация становится неординарной в поведенческом плане, если для обнаружения полового партнёра необходимо использовать специализированный орган обоняния. По-видимому, в условиях древесных завалов существовала жёсткая половая конкуренция, а поиск репродуктивной особи противоположного пола был очень затруднён. Такое предположение подкрепляется как значительным цитоархитектоническим развитием переднего мозга, так и нервными связями новообразованных центров. По сути дела, на базе системы управления половым поведением сложился интегративный комплекс, аналогичный среднемозговому ассоциативному центру рептилий. Если среднемозговой центр решал в основном адаптивные задачи, связанные с работой органов чувств, то переднемозговой — проблемы размножения. Поведение рептилий оказалось под контролем двух интегративных систем. Одна связана с адаптивной специализацией, а другая — с репродукцией.

Ассоциативные центры среднего мозга не могли долго конкурировать с половыми интегративными центрами переднего мозга. Половое поведение поддерживается гормонами, которые могут легко подчинить себе работу всего мозга. Влияние гормонов всегда генерализованное, их воздействию подчиняется не только мозг, но и другие системы органов. В репродуктивный период животное может довольно долго игнорировать пищу и обычные формы поведения, поэтому в период размножения роль основного интегративного центра переходит от крыши среднего мозга к зачаточной коре переднего мозга рептилий. Маловероятно, чтобы в условиях карбоновых завалов была заметна смена времён года или действовал другой сезонный механизм регуляции половой активности. Архаичные рептилии могли размножаться в любое время, за исключением периода созревания.

Последствия такой половой стратегии сказались на приоритетах развития ассоциативных центров головного мозга. Ассоциативное доминирование половых переднемозговых центров становилось не периодическим, а постоянным. Средний мозг стал использоваться как вторичный ассоциативный центр, а затем как носитель видоспецифического инстинктивного поведения. Ассоциативные функции постепенно полностью перешли к переднему мозгу, что привело к появлению млекопитающих. Архаичные рептилии могли заложить основы «рассудочной» эволюции ассоциативных центров на базе среднего мозга. Этого не произошло, а мышление птиц и млекопитающих сформировалось на базе древних половых центров.

Следовательно, в карбоновых древесных завалах сложились условия для появления архаичных рептилий. Там были подходящие условия для становления «рептилийных»

органов чувств и их мозгового представительства. Остаётся открытым вопрос об объектах питания древних амниот. По-видимому, это были в основном различные беспозвоночные, небольшие амфибии и сами древние рептилии. Часть архаичных рептилий могла специализироваться на растительной пище, количество которой было практически неограниченным. Однако наибольшего прогресса в карбоновых растительных завалах следовало ожидать от мозга всеядных или хищников. Карбоновые завалы или иные лабиринты стали для рептилий своеобразным полем бескомпромиссной битвы за выживание. На протяжении десятков миллионов лет эти существа оттачивали своё мастерство. В таких условиях вполне вероятно жесточайшая конкуренция, без которой невозможно представить себе столь быструю эволюцию мозга рептилий. Финал этого драматического периода истории позвоночных начался тогда, когда совершенные по тем временам хищники стали распространяться из среды своего становления.

Литература

- Савельев С.В. 2005. Происхождение мозга. М.: Веди. 367 с.
- Филимонов И.Н. 1963. Сравнительная анатомия большого мозга рептилий. М.: Изд-во АН СССР. 242 с.
- Филимонов И.Н. 1974. Избранные труды. М.: Медицина. 338 с.
- Carroll R.L. 1982. Early evolution of reptiles // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 13. P. 87–109.
- Lanuza E., Halpern M. 1997. Afferent and efferent connections of the nucleus sphericus in the snake *thamnophis sirtalis*: convergence of olfactory and vomeronasal information in the lateral cortex and the amygdale // *J. Comp. Neurol.* Vol. 385. P. 627–640.
- Lohman A.N., Smeets W.J. 1993. Overview of the main and accessory olfactory bulb projections in reptiles // *Brain Behav. Evol.* Vol. 41. P. 147–155.
- Martinez-Garsia F., Martinez-Marcos A., Lanuza E. 2002. The pallial amygdala of amniote vertebrates: evolution of the concept, evolution of the structure // *Brain Res. Bull.* Vol. 57. P. 463–469.
- Nieuwenhuys R. 1998. The central nervous system of vertebrates. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag. P. 1524.
- Northcutt R.G. Evolution of the telencephalon in nonmammals // *Annu. Rev. Neurosci.* 1981. Vol. 4. P. 301–350.
- Ulinski P.S. 1990. Cerebral cortex in reptiles // *Cerebral cortex* / E.G. Jones, A. Peters (eds.). N.Y.: Plenum Press. Vol. 8. C. 139–215.

УДК 575.8:551.76(568.191;568.2)

Базальная диверсификация пернатых

Е.Н. Курочкин

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: enkur@paleo.ru

Класс птиц стал базой для разработки многих важных концепций в современной биологии. Зоогеографическое районирование суши было основано на территориальных комплексах птиц. Многие закономерности микроэволюции оказались познаны на птицах в 1940–1960-х гг. Разработка филогении, основанной на структурах белков яйца и на гибридизации ДНК, впервые в объеме всего класса среди позвоночных животных была выполнена на птицах соответственно 40 и 20 лет назад. Прошлая история птиц до недавних пор оставалась одним из самых бедных разделов палеонтологии, но в минувшие 20 лет были открыты новые группы ископаемых птиц, разные формы перообразных покровов у тероподных динозавров, косвенные свидетельства существования птиц в позднем триасе. Все это показывает, что ранняя эволюция птиц была сложной и многообразной.

Ключевые слова: параллельная эволюция, филогения, базальная диверсификация, ранняя эволюция, птицы, тероподные динозавры, Aves, Theropoda, Neornithes, Enantiornithes, *Archaeopteryx*, *Protoavis*, мезозой, кайнозой, ключевые этапы.

Сегодня проблема происхождения и ранней эволюции птиц стоит среди наиболее значимых в современной палеонтологии (Розанов, 1999). И действительно, она оказалась на острие наиболее горячих дискуссий между разными школами эволюционистов и палеонтологов. От того, в какую сторону будут развиваться эти дискуссии, зависит будущее понимание многих ключевых закономерностей теории макроэволюции. Птицы становятся моделью и для разработки методологии в изучении филогении животных. От решения проблемы происхождения и родственных связей птиц во многом зависит признание эволюционно-морфологической или кладистической методологии исследования исторического развития органического мира, хотя нам представляется, что будущее филогенетики лежит в консенсусе наиболее прагматичных подходов обоих этих направлений.

Еще совсем недавно ранние этапы эволюции птиц представлялись едва ли не самой темной стороной филогенеза позвоночных. Давно установлено и принято, что птицы произошли от рептилий. Но вот от каких? Ответ на этот вопрос формировался на основе сугубо гипотетических построений. По сути дела, более 100 лет палеонтологи и эволюционисты располагали только одним древнейшим оперённым существом — археоптериксом из верхней юры Германии. На его изучении и основывались все гипотезы о происхождении и родственных связях птиц. Другими свидетельствами древнейших этапов их эволюции палеонтология фактически не располагала. И вот, с начала 1980-х гг. случился настоящий взрыв новых данных о древнейших представителях этой группы позвоночных и их родственниках.

Первые важные находки были сделаны в Южной Америке, где в отложениях верхнего мела открыли абсолютно прежде неизвестную группу древних птиц, названную энантиорнисами (Walker, 1981). В это же время из нижнемеловых отложений Монголии был описан амбиортус (*Ambiortus*) — древнейшая настоящая птица (Курочкин, 1982). А вскоре различных новых мезозойских птиц стали открывать практически ежегодно на разных материках. Сейчас по числу и сенсационности подобных находок безусловно лидирует китайская палеонтология, регулярно описывающая новые формы примитивных пернатых. Но, как часто случается, новые находки не только не прояснили, но на первых порах даже усложнили понимание ранней эволюции класса птиц.

Китай стал центром рождения новых фактов по нашей проблеме в последние 10 лет. Недаром туда устремились, вкладывая крупные средства, западные музеи и университеты. Однако теперь в первоописаниях китайские палеонтологи стараются сохранять приоритет, а уже потом публикуют совместно с западными учеными более детальные данные о новых формах.

С открытием во второй половине XIX в. археоптерикса и зубатых птиц в верхнем мелу Северной Америки сразу завязались споры между корифеями эволюционизма о происхождении и родственных связях птиц. Одни доказывали их происхождение от динозавров, другие с ними не соглашались. В конце концов возобладала гипотеза о происхождении птиц от псевдозухий — мелких текодонтов поздней перми и раннего триаса — как наиболее вероятных предках птиц. Наиболее детально её разработал датчанин Г. Хейлман в книге, вышедшей в английском переводе в 1926 г. (Neilmann, 1926). В то же время, не совсем были забыты и гипотезы о происхождении птиц от древнейших крокодилообразных, заврисхиевых динозавров, орнитихиевых динозавров или даже от птерозавров.

На протяжении многих десятилетий во всех учебниках разного уровня, от школьных до университетских, история птиц рассматривается как эволюция группы, развивавшейся одним прямым стволом через археоптерикса. Однако в последние 20–30 лет палеонтологи показали, что другие группы позвоночных животных — амфибии, рептилии, млекопитающие — никогда не формировались напрямую единственным стволом от предковой группы. Чаще всего прослеживается много эволюционных попыток выйти на новый ароморфный уровень освоения окружающих ресурсов. Из таких попыток только одна или две оказывались биологически прогрессивными, давая новую группу или группы широкой адаптивной радиации, и таких радиаций обычно было несколько (Татаринов 1976; Воробьева 1992). Остальные линии развития вымирали. В общем, надо заметить, что наиболее распространенной схемой исторического развития для всех живых организмов являлся цикл: множественность параллельных попыток внутри какой-то группы выйти на новый ароморфный уровень — выделение одной-двух успешных групп — их расцвет и диверсификация (радиация) — вымирание большинства специализированных групп — переживание одной-двух генерализованных линий — множественность попыток выйти на новый ароморфный уровень. Генезис и механизмы параллелизмов и мозаичности заложены в морфогенетической общности базальных групп и в гетерохрониях при их проявлениях (Воробьева, 2005).

Палеонтологические данные последних 10–15 лет показывают, что птицы не были исключением среди остальных позвоночных животных. Но не все специалисты согласны с подобной оценкой новых находок. Проблема ранней эволюции и базальной диверсификации пернатых служит темой горячих дискуссий и непримиримых противоречий. За 1996–2004 гг. состоялось восемь международных симпозиумов по происхождению и ранней эволюции птиц. Десять книг, посвященных этой проблеме, рассматривающих ее подчас с противоречивых позиций, было издано после 1995 г. Различия во взглядах на

родственные связи и адаптивную радиацию птиц определяются методологией оценки новых палеонтологических фактов — классической (эволюционно-морфологической) или новой кладистической (филогенетической систематики).

В настоящее время конкурируют две основные гипотезы, согласно которым птицы произошли либо от тероподных динозавров из группы манирапторов в юре (Chiappe et al., 1996; Padian, Chiappe, 1998; Sereno, 1999;), либо от каких-то мелких архозавроморфов в триасе (Курочкин, 2001; Kurochkin, 1995; Hou et al., 1996; Feduccia, 1999, 2002; Martin, 2004).

На протяжении 100 лет после открытия наука располагала только двумя скелетными экземплярами археоптериков и одним пером, по которому и было дано научное название этому оперенному существу — *Archaeopteryx lithographica* H. von Meyer, 1861. Теперь число известных экземпляров археоптериков увеличилось до 10, причем все они происходят из верхней юры (низы раннего титона) в бассейне р. Альтмюль, в Баварии (Maug et al., 2005; Wellnhofer, Roper, 2005). Новые находки археоптериков принесли не так уж много для понимания самого этого оперенного существа. Как и прежде, идут споры о том, преимущественно древесным или наземным был археоптерикс, мог ли он активно летать или был пассивным планером на короткие расстояния, каким уровнем обмена веществ обладал, был ли это один вид, разные экземпляры которого представляют его различные возрастные стадии, или разные экземпляры археоптериков представляют несколько видов или даже родов этих оперенных существ? Но исследование родственных отношений археоптерикса с тероподными динозаврами и птицами переживает сейчас период выдвижения и анализа новых концепций и новых подходов.

Последний 10-й экземпляр археоптерикса, названный Термополиским по месту хранения в Динозавровом центре Вайоминга в городе Термополис, США, оказался одним из наилучших по сохранности. Критичное исследование заставило признать его большее сходство с тероподными динозаврами, чем с птицами, по ряду признаков в морфологии черепа, поясов конечностей и задней конечности, что ставит археоптерикса в кладограмме за пределами как дейнонихозавров, так и птиц (Maug et al., 2005). К нашему удовлетворению такое решение отвергает монофилию клада Avialae, установленного Ж. Готье (Gauthier, 1986), включающего археоптерикса и птиц.

На наш взгляд, решающие аргументы для понимания родственных связей археоптерикса дают новые находки мезозойских птиц (Kurochkin, 1995, 1996). Среди них наибольшее значение мы отводим энантиорнисам (Enantiornithes). Сначала известные только из Южной Америки, теперь они найдены в меловых отложениях на всех континентах. А число их описанных форм таково, что энантиорнисы стали составлять около половины всех известных мезозойских птиц.

С самого начала появления археоптерикса на научной арене отмечалось, что строение его скелета является по существу рептильным. С этим в частности связано длительное хранение в коллекциях в качестве рептилий некоторых его экземпляров, при которых не сохранялось отпечатков перьев или они были плохо видны. Главным образом перья заставляли определять археоптерикса как птицу. Но когда оперение оказалось широко встречающимся среди разных семейств тероподных динозавров, оно перестало служить безусловной синапоморфией, связывающей археоптерикса и остальных птиц. В подобной ситуации оставалось считать теропод, археоптерикса и остальных птиц связанными сестринскими отношениями или, учитывая существенные различия между ними в морфологии скелета, искать другие пути решения этой проблемы.

Действительно, по строению черепа, позвонков, поясов и костей конечностей археоптерикс в существенных деталях отличается от современных птиц (Курочкин, 2006). В

то же время строение многих костей энантиорнисов может быть выведено из строения костей археоптерикса. Ряд синапоморфий указывает на непосредственные родственные связи энантиорнисов и археоптерикса: удлинение предпоследней фаланги второго пальца крыла, развитие особого отростка на верхнем крае подвздошной кости, существенная редукция дистальных тарзалий, формирование пяточного сустава непосредственно между тибиярзусом и метатарзусом и др. На этом основании археоптерикс и энантиорнисы были Л. Мартином (Martin, 1983) объединены в один таксон *Sauriurae* (ящерохвостые).

В то же время большой ряд синапоморфий у ящерохвостых и тероподных динозавров свидетельствует об их непосредственных родственных связях (Курочкин, 2006). Но ящерохвостые фактически не показывают общих продвинутых признаков с большинством остальных птиц и отличаются от них множеством тонких деталей строения. Эти остальные птицы представляют линию *Ornithurae* (веерохвостые).

Строение кисти принципиальным образом подтверждает такой вывод. Однозначно установлено, что у тероподных динозавров в передней лапе сохраняются 1-й, 2-й и 3-й пальцы, при редукции 4-го и 5-го, что отличает их от всех остальных динозавров и большинства тетрапод. В норме в эволюции тетрапод при сокращении числа пальцев редукция захватывает в первую очередь крайние пальцы — 1-й и 5-й. В крыле птиц остаются также только три пальца. Но вопрос состоит в том, какие это пальцы: 1-й, 2-й и 3-й или 2-й, 3-й и 4-й? Этой дискуссии уже почти 200 лет, т.е. началась она задолго до открытия археоптерикса. Кажется, теперь на основании изучения формирования кисти в раннем эмбриогенезе птиц установлено, что у них во взрослом состоянии остаются 2-й, 3-й и 4-й пальцы (Hinchliffe, 1997; Burke, Feduccia, 1997; Feduccia et al., 2005). С этим согласились даже самые ярые сторонники прямого происхождения птиц от тероподных динозавров. Но теперь они относят этот результат за счет гомеобоксных инверсий в эмбриогенезе теропод (Wagner, Gauthier, 1999).

У археоптерикса имеются 1-й, 2-й и 3-й пальцы, что определяется по их фаланговым формулам — по числу фаланг в каждом пальце. Следовательно, кисть археоптерикса такая же, как у тероподных динозавров. А если это так, то в общем-то других доказательств их прямого родства и в то же время отсутствия такового между веерохвостыми птицами и тероподами вместе с ящерохвостыми и не требуется.

Таким образом, археоптерикс не представляется более прямым предком современных птиц, а также не стоит с ними в прямых сестринских связях.

25 лет назад в верхнемеловых отложениях Аргентины известный палеонтолог Х. Бонапарте нашел остатки каких-то очень необычных птиц. Они были переданы на изучение в Британский музей естественной истории. Палеоорнитолог С. Уокер (Walker, 1981) описал их в качестве нового подкласса птиц под названием *Enantiornithes* (энантиорнисы, что означает «противоположные птицы»). Последующее развитие палеонтологического знания показало, насколько удачным оказалось такое название. Но тогда, в 1981 г., не все специалисты приняли заключение Уокера. Некоторые посчитали, что он ошибся, описав смесь костей рептилий и птиц. Такая оценка его работы была даже дважды опубликована в солидных изданиях в начале 1980-х гг.

Однако вскоре последовал настоящий взрыв новых находок энантиорнисов в разных регионах мира. Сегодня стало ясно, что на протяжении всех 79 млн. лет мелового периода энантиорнисы были одной из самых разнообразных, если не самой разнообразной, и широко распространенных групп оперенных существ. Они найдены в нижнем мелу Китая, Монголии, Австралии и Испании, в верхнем мелу Монголии, Узбекистана, Южной и Северной Америки. Даже непонятно, каким образом энантиорнисы вообще оставались неизвестны до 1981 г. Они выглядели довольно разнообразно внешне — крупные

и мелкие, с зубами и без зубов, водные, бегающие и древесные (Kurochkin, 1996; Chiappe, 1996; Ноу, 1997; Пантелеев, 1998; Chiappe, Walker, 2002). Все известные энанциорнисы хорошо летали. В конце мелового периода они полностью вымерли.

Место энанциорнисов в филогении птиц имеет решающее значение при анализе родственных отношений между ранними эволюционными линиями пернатых: или они сестринская группа к археоптериковым, или они сестринская группа к веерохвостым птицам. Первым непосредственную родственную связь энанциорнисовых и археоптериков старался показать Мартин (Martin, 1983), но доказательства, которые он тогда избрал, были выбраны явно неудачно, что дало возможность оппонентам легко раскритиковать эту гипотезу. Позднее мы поддержали выводы Мартина, определяя родство археоптериковых и энанциорнисовых по таким продвинутым признакам, как развитие заднебокового мышечка на квадратной кости, наружный гребень в дистальной головке бедра, слияние метатарзалий в проксимальной их части, образование тарзального сустава между проксимальными тарзалиями и проксимальными концами метатарзалий, развитие дорсального гребня на седалищной кости и ряд других (Kurochkin, 1995; Куручкин, 2001).

Анатомия и функциональная морфология энанциорнисов своеобразна. С первого взгляда они имели в общем-то такое же строение скелета, как и у современных птиц. Однако внимательное исследование выявляет много деталей, специфических только для энанциорнисов. Например, сочленение лопатки с коракоидом происходит у них через выступ на коракоиде и выемчатую фасетку на лопатке, что прямо противоположно состоянию, характерному для веерохвостых птиц. В пяточном суставе сочленение у энанциорнисов проходит между проксимальными тарзалиями и проксимальными концами метатарзалий, а у веерохвостых птиц — между проксимальным и дистальным рядами тарзалий, при этом у веерохвостых дистальные тарзалии полностью сливаются с метатарзалиями, формируя так называемую цевку — тарзометатарзус. Существенно, что формирование метатарзуса у энанциорнисов происходит через полное срастание только проксимальных концов метатарзалий и лишь тесное сближение срединных и дистальных частей этих костей. У веерохвостых птиц происходит полное их слияние, начинающееся в раннем онтогенезе от середины метатарзалий в проксимальном и дистальном направлениях, а к проксимальным их концам полностью прирастают дистальные тарзалии, образуя так называемую чашечку. Негомологичность цевки энанциорнисов и веерохвостых птиц вынуждены были признать некоторые сторонники кладистической филогенетики (Stidham, Hutchinson, 2001). Можно перечислить еще большой ряд такого же рода отличий в строении позвонков, плечевой кости, таза, голени, метатарзуса. По существу, указанные различия в деталях строения скелета свидетельствуют даже не о параллельном, а о конвергентном характере формирования его макроструктур. При этом все системы скелета у энанциорнисов действовали, вероятно, функционально аналогично такому у веерохвостых птиц, формируя легких, двуногих летающих существ. Но вот система поднятия крыла при взмахе у энанциорнисов, очевидно, была иной, чем у веерохвостых, на что указывают анатомия коракоида и строение корако-скапулярного сочленения. Таким образом, многочисленные специфические черты в остеологии энанциорнисов свидетельствуют о том, что они изначально эволюционировали от другого анатомического базального плана, отличающегося от веерохвостых, и достигли внешне сходного состояния независимо от них. Поэтому поверхностно сходные макроструктуры скелета в этих двух группах птиц нельзя считать гомологичными. Следовательно, примитивные энанциорнисовые (Enantiornithes) не связаны общим происхождением с более прогрессивными веерохвостыми (Ornithurae). Вместе с археоптериксом они представляют отдельную линию выхода рептилий в воздушную среду. Энанциорнисы ока-

зываются как бы противопоставлены настоящим птицам, чему очень хорошо отвечает перевод их греческого названия — «противоптицы».

Такие заключения подкрепляются и результатами изучения микроструктуры костей энанциорнисов (Chinsamy et al., 1995). Показано, что стенки длинных костей у энанциорнисов имеют зоны ускоренного и замедленного роста, как у рептилий (подобно годовым кольцам стволов деревьев). Очевидно, это было связано с постоянным ростом костей на протяжении всей жизни энанциорнисов, а также отвечало иному, чем у современных птиц, уровню обмена веществ — возможно, неполной теплокровности. У современных птиц кости в основном окончательно формируются в первые месяцы жизни и у них отсутствуют зоны замедления роста. Стенки костей поэтому компактные и однослойные.

Иначе рассматривает энанциорнисов американский специалист Л. Киаппи (Chiappe, 2002). Все сходства в структурах поясов конечностей, крыла и задней конечности энанциорнисов и веерохвостых птиц он признает гомологичными. Используя для кладистического анализа более 100 признаков, Киаппи объединяет энанциорнисов и веерохвостых в одном узле *Ornithothoraces* на основании общности по нескольким безусловным синапоморфиям: менее 13 спинных позвонков, вытянутый коракоид, вентральный бугорок проксимальной головки плечевой кости выступает проксимально или каудально и отделен от головки плеча глубокой вырезкой, наличие экстензорного отростка на карпометакарпусе, наличие фибулярного гребня на латеральном мышцелке бедра (Chiappe et al., 1996). Когда же этот ряд признаков был скомпрометирован в качестве синапоморфий, таковыми стали считать вытянутый коракоид, острую вершину лопатки, более чем в два раза тонкую лучевую кость, по сравнению с локтевой, наличие пигостиля (Chiappe, 1996).

В недавней работе Киаппи и Дайк (Chiappe, Duke, 2002) заметили, что для доказательства обратного необходимо показать, что сходство энанциорнисов и веерохвостых сформировалось конвергентным путем. Нам представляется, что об этом достаточно убедительно свидетельствуют описанные нами здесь и в других местах множественные отличия в деталях остеологических структур у энанциорнисов и веерохвостых (Курочкин, 2001, 2006).

Настойчивость в проведении кладистической философии в понимании современных птиц отражена в новейшей сводке по динозаврам. Здесь птицы рассматриваются внутри тероподных динозавров, а веерохвостые птицы связаны сестринскими отношениями с энанциорнисовыми (Padian, 2004).

Среди сравнительно недавних палеонтологических открытий нельзя обойти без внимания удивительное существо из верхнего триаса штата Техас, США, названное протоависом (*Protoavis*). Остатки двух скелетов и отдельные кости от других экземпляров протоависов происходят из норийского яруса, то есть из отложений на 75 млн. лет более древних, чем титонские отложения Баварии, из которых известен археоптерикс (Chatterjee, 1991, 1997, 1999).

Строение скелета протоависа демонстрирует удивительно прогрессивное состояние. В первую очередь, это гетероцельное строение шейных позвонков, обширная и тонкостенная мозговая коробка, удлинненные коракоид и лопатка, сочленяющиеся через ямку на коракоиде и выступ на лопатке, глубокие ямки для почек с внутренней стороны подвздошных костей, слияние концов 3-й и 4-й метакарпалей и другие. Всего насчитывается 24 таких продвинутых признаков, которые отвечают их состоянию у веерохвостых — настоящих птиц (Kurochkin, 1995; Chatterjee, 1999).

Надо заметить, что большинство палеонтологов отвергает какую-либо связь протоависа с настоящими птицами или просто игнорирует его при анализе филогении архозавров. Основные возражения сводятся к тому, что кости протоависа собраны по

отдельности и могут представлять остатки различных животных (Ostrom, 1996; Sereno, 1997). Прежде всего, не все кости протоависа были найдены по одной, некоторые находились в сочленении. Далее, насколько я сам мог исследовать его остатки, по сохранности, абсолютным и относительным размерам, они определенно в основном относятся к двум экземплярам одного вида. Детальным анализом и критикой синапоморфий протоависа, установленных Ш. Чаттерджи и нами, практически никто не занимался. Лишь Л. Уитмер (Witmer, 2002), сдержанно высказываясь о месте протоависа в филогенезе архозавроморф, признал, что для него характерны гетероцельные позвонки и орнитурная конфигурация височной области черепа и коракоида. Скорее всего, главная причина такого отношения к протоавису — психологическая. Уж очень трудно принять такое древнее создание, возрастом в 225 млн. лет, так далеко продвинутое в сторону настоящих веерохвостых птиц. Другая причина также преимущественно психологического свойства. В работах по протоавису Чаттерджи категорически настаивает на его способности к полету и даже видит на костях его кисти места прикрепления перьев. С такими выводами трудно согласиться. Это сразу вызывает у специалистов негативную реакцию на все заключения Чаттерджи. Скелет его был устроен довольно тяжело, кости конечностей у него довольно короткие и толстые. Скорее всего, протоавис был совсем не способен к полету.

Однако в целом, несмотря на последние замечания, по большому набору общих продвинутых признаков протоавис должен быть помещен в отдельную сестринскую линию к основанию ствола веерохвостых птиц (Ornithurae). Ящерохвостые (Sauriurae) лежат в стороне от этих эволюционных линий.

Из нижнего мела северо-восточного Китая была описана необычная новая птица *Confuciusornis sanctus*, в переводе — священная птица Конфуция (Hou et al., 1995). Теперь известно уже два рода конфуциусорнитид и не менее трех их видов, один из которых представлен несколькими тысячами экземпляров, а среди них многие сохранились в виде полных или почти полных скелетов вместе с оперением. Конфуциусорнитиды были размером с голубя и имели своеобразное строение скелета. Некоторый ряд синапоморфий конфуциусорнитиды разделяли с Ornithurae (гетероцелия шейных позвонков, двухголовчатая квадратная кость, формирование тарзометатарзуса слиянием дистальных тарзалий и метатарзалий, беззубый клюв, покрытый роговым чехлом и др.). Они имели не только крупные маховые и хвостовые перья, но и мелкое покровное оперение по всему телу. По отдельным признакам конфуциусорнитиды были примитивны и несколько сходны с археоптериксом (слитый скапулокоракоид, присутствие гастралий, сохранение глазничной кости, толстая бумерангоподобная вилочка). Они имели диапсидную конструкцию черепа — с двумя сохраняющимися височными ямами, что отвечает весьма примитивному состоянию этих пернатых. В то же время конфуциусорнитид отличает несколько апоморфных признаков (длинные носовые отростки предчелюстной кости, грудная кость без кия, прободение дельтовидного гребня плеча, укороченная базальная фаланга малого пальца крыла). Мозаичный комплекс примитивных, продвинутых и апоморфных черт организации по нашей оценке не позволяет отнести конфуциусорнитид ни к одной известной эволюционной линии птиц. Их можно считать только отдельной линией в эволюции пернатых, выделившейся из архозавроморфов, возможно, даже независимо от зауриуроморф и орнитуроморф.

До сих пор многие считают, что единственную широкую адаптивную радиацию веерохвостые птицы претерпели только в самом начале кайнозойской эры, около 50–60 млн. лет назад. Очень важные факты, касающиеся ранней эволюции веерохвостых, в последние годы были также получены из Китая. Прежде имелись только фрагментарные находки этих птиц из нижнего мела Европы и Азии, что заставляло многих сомневаться

в их достоверности и даже в самом существовании таких птиц, близких к современным, в столь давнюю эпоху. Ныне из нижнего мела Китая по довольно полным скелетам теперь описано шесть таких раннемеловых птиц: *Liaoningornis*, *Songlingornis*, *Yixianornis*, *Yanornis*, *Chaoyangia* и *Gansus*, причем некоторые из них имели настоящие текодонтные зубы. Родственные отношения этих ранних веерохвостых с современными птицами остаются совершенно непонятными. Найдены они были в одних и тех же горизонтах с энанциорнисовыми птицами.

Среди современных птиц обособленно стоят палеогнатические птицы. Это современные бескилевые и тинаму. До начала 1980-х гг. их исторические корни были совсем неизвестны. Древнейшие находки палеогнат датировались поздним миоценом, 5–10 млн. лет. Но затем их нашли сначала в Северной и Южной Америке и в Европе в палеоцене и эоцене (*Lithornithidae* и *Diogenornis*), а затем в раннемеловых отложениях, возрастом 120–140 млн. лет, в Румынии, в Монголии и в Китае (*Palaeocursornis*, *Ambiortus*, *Otogornis*). Эти находки показали, что дивергенция на палеогнат и неогнат произошла, по крайней мере, в самом начале мелового периода, а, скорее всего, даже в поздней юре.

Неогнатические неорнисовые птицы, уже из современных отрядов, известны в основном по отдельным фрагментарным остаткам из кампанских и маастрихтских отложений преимущественно Монголии и Северной Америки. Они относятся к отрядам пеликанообразных, трубконосых, ржанкообразных, гусеобразных, гагарообразных, курообразных; описан даже позднемеловой попугай из США, хотя не все согласны с его определением (Kurochkin, 1995; Hope, 2002; Dyke, van Tuinen, 2004; Курочкин, 2006).

Эти палеонтологические данные позволяют утверждать, во-первых, что настоящие веерохвостые птицы уже существовали в раннем мелу, а во-вторых, что в позднем мелу среди них уже произошла диверсификация на некоторые современные отряды. Следовательно, радиация неорнисовых птиц уже широко шла в меловом периоде. Не все специалисты с этим согласны. Например, Э. Федущия (Feduccia, 1999, 2003) настаивает на широкой взрывной радиации всех неорнисовых птиц в раннем кайнозое. Неожиданные подтверждения мезозойской (меловой) радиации веерохвостых птиц пришли из молекулярной генетики. Различными методами генетических исследований и почти одновременно в трех разных центрах: в Петербурге (Родионов, 1997), в Англии (Cooper, Penny, 1997) и в США (Hedges et al., 1996) было показано, что основную диверсификацию веерохвостых птиц следует относить к середине мелового периода. Недавняя ревизия этих данных и сопоставление их с палеонтологической летописью (Dyke, van Tuinen, 2004) подтвердили наши давние гипотетические выводы о достаточно ранней диверсификации современных птиц на палеогнат и неогнат и о диверсификации части современных неогнатических птиц на уровне отрядов еще в мелу (Курочкин, 1988; Карху, Курочкин 1991).

Кроме неоспоримых меловых птиц, в последнее десятилетие описано несколько ископаемых существ, которых сенсационно относили к птицам. Начались они с мононикуса (*Mononykus* — «однокоготник») из джадохтской свиты (верхний мел) Монголии. Его скелет был найден еще Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией в 1970-х гг., хранился в Улан-Баторе, но описан был только в 1993 г. монгольскими и американскими учеными (Perle et al., 1993). Это был бипедальный динозавр, размером с небольшого гуся, с укороченными передними конечностями и с сильно модифицированной кистью, в которой осталась фактически только один средний палец, снабженный огромным когтем. В кладистической филогении мононикус оказался между археоптериксом и современными птицами, что основывалось на таких синапоморфиях, как килевая прямоугольная грудина, слитый карпометакарпус и длина седалищной кости более 2/3 длины лобковой (Chiappe, 1995; Chiappe et al., 1996). Постулировалось, что предки мо-

ноникуса когда-то были летающими, а затем утратили эту способность, став к позднему мелу бегающими существами. Многие специалисты, даже некоторые праведные сторонники происхождения птиц от динозавров, высказали несогласие с отнесением мононикуса к птицам (Patterson, 1993; Ostrom, 1994; Wellnhofer, 1994; Zhou, 1995). Но авторы мононикуса во многих статьях вновь и вновь выводили его кладистически даже ближе к современным птицам, чем к археоптериксу. Вскоре были открыты другие формы, оказавшиеся близкими к мононикусу: парвикурзор (*Parvicursor*) и шувуйя (*Shuvuuia*) из Монголии и патагоникус (*Patagonykus*) из Аргентины (Карху, Раугиан, 1996; Novas, 1996; Chiappe et al., 1998). После этого выяснилось, что ранее описанный Х. Бонапарте (Bonaparte, 1991) альваресзавр (*Alvarezsaurus*), представляет эту же группу бегающих существ. Теперь уже все эти формы в составе семейства альваресзавриды (Alvarezsauridae Bonaparte, 1991) входили в клад Avialae, помещаясь между археоптериксом и современными птицами (Chiappe et al., 1998; Padian, Chiappe, 1998). Однако критика коллег-кладистов (Sereno, 2001) возобладали, и тогда у Киаппи (Chiappe, 2001) по существу на том же наборе признаков, пропущенных через кладистическую компьютерную программу, мононикус и все Alvarezsauridae переместились ближе к тероподным динозаврам, в сторону от археоптерикса и птиц. Данный пример показывает, насколько легко кладистика находит новое «наиболее экономное» решение для отражения филогенетических отношений.

Начиная с 1997 г. из формации Исянь в Китае было описано немало мелких и маленьких динозавров с разного рода перьевыми образованиями: *Sinosauropteryx*, *Protarchaeopteryx*, *Caudipteryx*, *Microraptor*, *Epidendrosaurus*, *Beipiaosaurus*, *Scansoriopteryx* и др. (Zhou et al., 2003; Norell, Xu, 2005). Примечательно, что эти довольно разнообразные тероподы представляют, по меньшей мере, четыре различных семейства. Они были найдены в тех же местах и в тех же горизонтах, что и явные птицы — конфуциусорнис, ляонингорнис и др. Возраст этих отложений сейчас принято определять в 120–125 млн. лет, т.е. концом баррема — аптом раннего мела (Swisher et al., 2002).

С появлением первого такого динозавра — синозавроптерикса — еще оставались сомнения в наличии у него наружного покрова из пуховидных придатков. Однако у всех других форм пухообразные или перовидные покровы были подтверждены безусловно. После этого и разгорелись основные споры о родственных связях этих оперенных динозавров.

Сторонники динозаврового происхождения птиц считают их велоцирапторными динозаврами с перьями, подтверждающими происхождение от них птиц. Противники динозаврового происхождения птиц считают, по крайней мере, протархеоптерикса и каудиптерикса птицами, утратившими способность к полету, а у остальных теропод, покрытых пуховидными образованиями, не признают эти покровы за какие-либо формы оперенности (Martin, 2004; Feduccia et al., 2005). Мы принимаем динозавровую природу всех оперенных китайских теропод, размеры которых колеблются от курицы до крупного грифа. В отличие же от сторонников и противников динозаврового происхождения птиц, мы полагаем, что эти формы, вместе с ящерохвостой и веерохвостой линиями пернатых, показывают независимое и неоднократное происхождение оперения в различных линиях, ведущих начало от архозавроморф, как и независимое приобретение отдельных «птичьих» признаков во многих семействах теропод: троодонтид, овирапторид, орнитомимид, теризинозаврид, дромеозаврид, альваресзаврид. Этот эволюционный процесс проходил тем же путем, что и среди кроссоптеригий и терапсидных рептилий, давая мнимые псевдопредковые формы, указывающие лишь на параллелизмы, как общее правило при попытках группы выйти на новый, более высокий биологический уровень. Подобная диверсификация была удачно названа А.Г. Пономаренко (2005) «газоном».

Заключение

Таким образом, сейчас дебатуются две основные гипотезы. Согласно одной из них, птицы — современные потомки, скорее всего, юрских теропод. Среди них большинство кладистов сестринской группой птиц выводит дромеозаврид. В клад Avialae входят *Archaeopteryx* и веерохвостые птицы, включающие Enantiornithes и всех остальных известных ископаемых и современных птиц. У некоторых авторов после археоптерикса помещается узел с сестринскими Alvarezsauridae и веерохвостыми птицами (Hwang et al., 2002; Padian, 2004). По другой гипотезе, птицы — потомки еще неизвестных триасовых архозавроморфов. Раньше таковыми доказывались псевдозухиды, теперь чаще всего рассматривают в качестве возможных предков орнитозухид. *Archaeopteryx* — древнейшая известная птица, вместе с остальными известными ископаемыми и современными птицами составляющая класс Aves (Feduccia, 1999; Martin, 2004).

В отличие от двух этих гипотез, мы выдвигаем концепцию независимого происхождения ящерохвостой и веерохвостой эволюционных линий, основываясь на различиях в пальцевой формуле кисти, в устройстве плечевого и пяточного суставов, позвонков и других систем скелета. Ящерохвостые, включая энантиорнисов, представляют не только отдельную, но и тупиковую линию в эволюции пернатых, которая ведет происхождение от тероподных динозавров, что хорошо показал еще Дж. Остром в середине 1970-х гг. В этом контексте сходство теропод и веерохвостых следует считать параллелизмом, а сходство ящерохвостых и веерохвостых — конвергенцией.

Необходимо добавить, что из раннего и позднего мела известен ряд изолированных форм пернатых, таких как ихтиорнисовые, патагонтеригиды, ворона, апсаравис, лименавис, гаргантюавис, галорнис, кузжолииды, жираорнитиды и некоторые другие, описанные не только по отдельным костям, но и по довольно полным скелетам. Место этих форм на родословном древе птиц остается совершенно неясным, поскольку их остеология отличается удивительной мозаикой примитивных и продвинутых черт в строении. Эти формы весьма разнообразят кустистость «газона» базальных пернатых и показывают, что диверсификация птиц на этапах их ранней эволюции была во много раз более сложной, чем она сегодня вырисовывается на основе анализа других, в основном более полных, обсуждаемых находок, таксономическое положение которых более или менее определенно установлено (Курочкин, 2001, 2004; Chiappe, Dyke, 2002).

Предлагаемая далее схема диверсификации пернатых глубоко гипотетична (рис. 1), поскольку относит время основных диверсификаций в юрский период, откуда, кроме археоптериксов и немногих находок следов птиц, других остатков пернатых неизвестно, причем даже надежд на новые их находки из юры почти нет, если учитывать крайнюю ограниченность континентальных юрских отложений во всем мире. Скорее даже будут найдены новые ранние формы пернатых из триасовых отложений, чем из юры. Однако большое разнообразие дифференцированных на семейства и далеко продвинутых форм оперенных теропод, примитивных птиц и даже орнитур из раннего мела заставляет нас относить время их базальной диверсификации преимущественно к юре. Реальность наиболее древних этапов данной стратограммы поддерживается находками следов очень мелких птиц в позднем триасе Аргентины (Melchor et al., 2002).

Таким образом, мы выделяем следующие ключевые этапы в базальной диверсификации теропод и птиц: 1) появление теропод и ранних орнитуроморф в позднем триасе, 2) диверсификация Coelurosauria на семейства Ornithomimidae, Therizinosauridae, Tyrannosauridae и группу Maniraptora в средней и поздней юре, 3) диверсификация Maniraptora на семейства Oviraptoridae, Caenagnathidae, Dromeosauridae, Avimimidae,

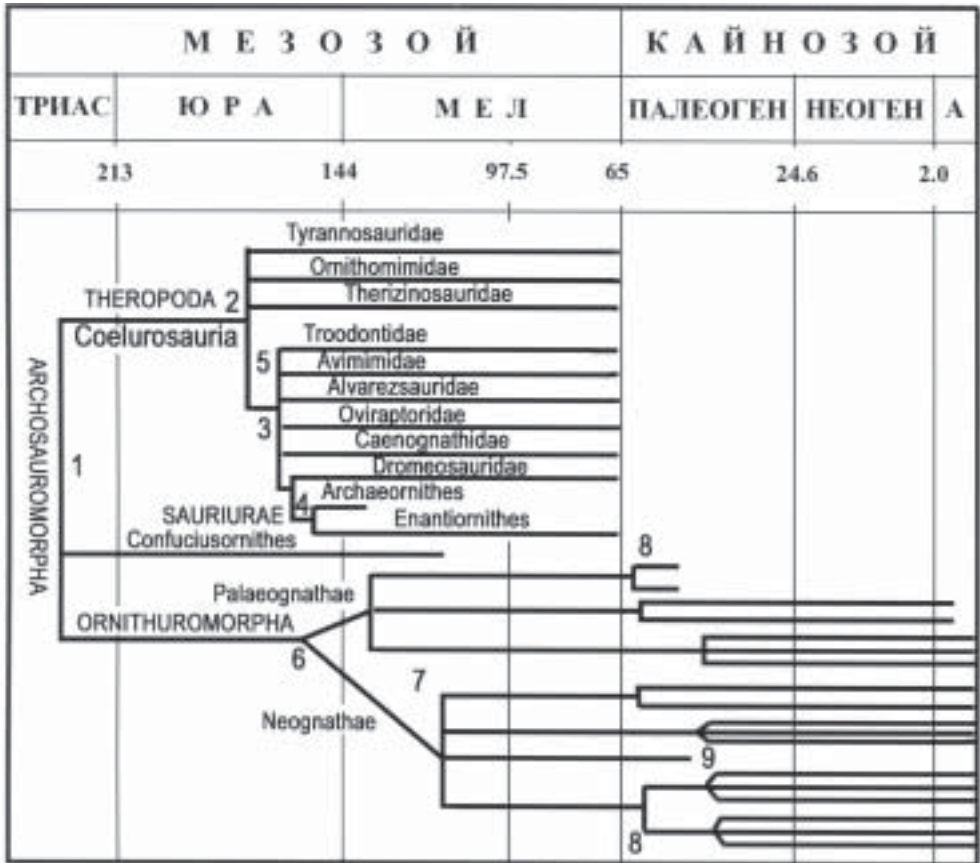


Рис. 1. Стратограмма диверсификации базальных таксонов оперенных тероподных динозавров и птиц в мезозое и кайнозое. 1 — поздний триас: выделение из архозавроморфов теропод и ранних орнитуроморф; вероятное выделение предков конфуциусорнитид, 2 — средняя и поздняя юра: диверсификация Coelurosauria на Tyrannosauridae, Ornithomimidae, Therizinosauridae и Maniraptora, 3 — поздняя юра: диверсификация Maniraptora на семейства Troodontidae, Avimimidae, Alvarezsauridae, Oviraptoridae, Caenognathidae и Dromaeosauridae, 4 — поздняя юра: выделение оперенных Sauriurae из дромеозаврид и обособление Enantiornithes от Sauriurae, 5 — поздняя юра: приобретение разной формы оперенности и опушенности различными Coelurosauria в поздней юре, 6 — поздняя юра: выделение из орнитуроморф Palaeognathae и Neognathae, 7 — ранний мел: первая отрядная диверсификация палеогнат и неогнат, 8 — палеоцен и ранний эоцен: вторая отрядная диверсификация палеогнат и неогнат, 9 — поздний эоцен-ранний олигоцен: диверсификация неогнат на современные семейства птиц.

Alvarezsauridae и Troodontidae в поздней юре, 4) выделение оперенных Sauriurae из дромеозаврид и обособление Enantiornithes от Sauriurae в поздней юре, 5) приобретение разной формы оперенности и опушенности различными Coelurosauria в поздней юре, 6) выделение из орнитуроморф Palaeognathae и Neognathae в поздней юре, 7) первая отрядная диверсификация палеогнат и неогнат в раннем мелу, 8) вторая отрядная диверсификация палеогнат и неогнат в палеоцене и эоцене, 9) диверсификация неогнат на современные семейства птиц в позднем эоцене – раннем олигоцене.

Исследование было поддержано грантами РФФИ № 04-04-48829 и Ведущей научной школы НШ-6228.2006.4, а также Программой Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы. Подпрограмма II».

Литература

- Воробьева Э.И. 1992. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука. 344 с.
- Воробьева Э.И. 2005. Филогенетические принципы и критерии на модели Sarcopterygii // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. / Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 44–59.
- Карху А.А., Курочкин Е.Н. 1991. Геохронологическая этапность в эволюции класса птиц // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конференции. Часть 1: Пленарные доклады и сообщения на симпозиумах. Минск: Наука і тэхніка. С. 18–19.
- Карху А.А., Раутиан А.С. 1996. Новое семейство манираптор (Dinosauria: Saurischia) из позднего мела Монголии // Палеонтол. журн. № 4. С. 85–94.
- Курочкин Е.Н. 1982. Новый отряд птиц из нижнего мела Монголии // Докл. АН СССР. Т. 282. № 2. С. 452–455.
- Курочкин Е.Н. 1988. Меловые птицы Монголии и их значение для разработки филогении класса // Ископаемые рептилии и птицы Монголии / Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 34. М.: Наука. С. 33–42.
- Курочкин Е.Н. 2001. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков / Е.Н. Курочкин, И.И. Рахимов (ред.). Казань: Магариф. С. 68–96.
- Курочкин Е.Н. 2004. Четырехкрылый динозавр и происхождение птиц // Природа. № 5. С. 3–12.
- Курочкин Е.Н. 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. Т. 85. № 3. С. 283–298.
- Пантелеев А.В. 1998. Новые виды энантиорнисов (Aves: Enantiornithes) из верхнего мела Центральных Кызылкумов // Русский орнитол. журн. Экспресс-вып. 35. С. 3–15.
- Пономаренко А.Г. 1998. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. / Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 146–155.
- Родионов А.В. 1997. Эволюция хромосом и групп сцепления у птиц // Генетика. Т. 33. № 6. С. 725–738.
- Розанов А.Ю. 1999. Современная палеонтология // Успехи совр. биол. Т. 119. № 6. С. 531–542.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 257 с.
- Bonaparte J. 1991. Los vertebrados fosiles de la formacion Rio Colorado, de la ciudad Neuquen y Cernanias, Cretacico Superior, Argentina // Rev. Mus. Argent. Cienc. Natur. «Bernardino Rivadavia», Palaeontol. Vol. 4. P. 16–123.
- Burke A.C., Feduccia A. 1997. Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand // Science. Vol. 278. No. 5338. P. 666–668.
- Chatterjee S. 1991. Cranial anatomy and relationships of a new Triassic bird from Texas // Philos. Trans. Royal Soc. London. Ser. B. Vol. 332. P. 277–342.
- Chatterjee S. 1997. The rise of birds. Baltimore and London: Johns Hopkins Univ. Press. 312 p.
- Chatterjee S. 1999. Protoavis and the early evolution of birds // Palaeontographica. Abt. A. Bd. 254. Lfg. 1–3. S. 1–100.
- Chiappe L.M. 1995. The first 85 million years of avian evolution // Nature. № 6555. Vol. 378. P. 349–355.
- Chiappe L.M. Late Cretaceous birds of Southern South America: Anatomy and systematics of Enantiornithes and Patagopteryx deferrariisi // Münchener Geowiss. Abh. a. Bd. 30. S. 203–244.
- Chiappe L.M. 2001. Phylogenetic relationships among basal birds // New perspectives on the origin and early evolution of birds: Proc. Intern. Sympos. in honor of John H. Ostrom / Gauthier J., Gall

- L.E. (eds.). New Haven: Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. P. 125–139.
- Chiappe L.M. 2002. Basal bird phylogeny: Problems and solutions // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Chiappe L.M., Witmer L.M. (eds.). Berkeley: Univ. California Press. P. 448–472.
- Chiappe L.M., Dyke G.J. 2002. The Mesozoic radiation of birds // *Annu. Rev. Ecol. Sys.* Vol. 33. P. 91–124.
- Chiappe L., Norell M., Clark J. 1996. Phylogenetic position of *Mononykus* (Aves: Alvarezsauridae) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert // *Proc. Gondwanan Dinosaur Sympos* / Novas F.E., Molnar R.E. (eds.). Mem. Queensland Mus. Vol. 39. No. 3. P. 557–582.
- Chiappe L.M., Norell M.A., Clark J.M. 1998. The skull of a relative of the stem-group bird *Mononykus* // *Nature*. Vol. 392. P. 275–278.
- Chiappe L.M., Walker C.A. 2002. Skeletal morphology and systematics of the Cretaceous Euenantiornithes (Ornithothoraces: Enantiornithes) // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Chiappe L.M., Witmer L.M. (eds.). Berkeley: Univ. California Press. P. 240–265.
- Chinsamy A., Chiappe L.M., Dodson P. 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications // *Paleobiology*. Vol. 21. No. 4. P. 561–574.
- Cooper A., Penny D. 1997. Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: Molecular evidence // *Science*. Vol. 275. No. 5303. P. 1109–1113.
- Dyke G.J., van Tuinen M. 2004. The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and fossil record // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 141. No. 1. P. 153–177.
- Feduccia A. 1999. The origin and evolution of birds. 2nd ed. New Haven: Yale Univ. Press. 466 p.
- Feduccia A. 2002. Birds are dinosaurs: Simple answer to a complex problem // *Auk*. Vol. 119. No. 4. P. 1187–1201.
- Feduccia A. 2003. «Big bang» for Tertiary birds? // *Trends Ecology and Evolution*. Vol. 18. No. 4. P. 172–176.
- Feduccia A., Lingham-Soliar T., Hinchliffe R.J. 2005. Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence // *J. Morphol.* Vol. 266. No. 2. P. 125–166.
- Gauthier J.A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds // *Mem. California Acad. Sci.* Vol. 8. P. 1–55.
- Hedges S.B., Parker P.H., Sibley Ch.G., Kumar S. 1996. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals // *Nature*. Vol. 381. No. 6578. P. 226–229.
- Heilmann G. The origin of birds. L.: Witherby, 1926. 208 p.
- Hinchliffe R. 1997. The forward march of the bird-dinosaurs halted? // *Science*. Vol. 278. No. 5338. P. 596–597.
- Hope S. 2002. The mesozoic radiation of Neornithes // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* / Chiappe L.M., Witmer L.M. (eds.). Berkeley: Univ. California Press. P. 339–388.
- Hou L. 1997. Mesozoic birds of China. Lugu: Taiwan Fenghuang Bird Garden. 228 p.
- Hou L., Martin L.D., Zhou Z., Feduccia A. 1996. Early adaptive radiation of birds: Evidence from fossils from Northeastern China // *Science*. Vol. 274. No. 5290. P. 1164–1167.
- Hou L., Zhou Z., Gu Y., Zhang H. 1995. *Confuciusornis sanctus*, a new Late Jurassic sauriurine bird from China // *Chinese Sci. Bull.* Vol. 40. No. 8. P. 726–729.
- Hwang S.H., Norell M.A., Ji Q., Gao K. 2002. New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromosauridae) from Northeastern China // *Amer. Mus. Novit.* № 3381. 44 p.
- Kurochkin E.N. 1995. Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of class Aves // *Archaeopteryx*. Vol. 13. P. 47–66.
- Kurochkin E.N. 1996. A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves). M.: Palaeontol. Inst. RAS. Spec. Issue. 55 p.
- Martin L.D. 1983. The origin and early radiation of birds. Perspectives in ornithology / Brush A.H., Clark G.A., Jr. (eds.). Cambridge: Univ. Press. P. 291–338.
- Martin L.D. 2004. A basal archosaurian origin of birds // *Acta Zool. Sinica*. Vol. 50. No. 6. P. 978–990.
- Mayr G., Pohl B., Peters D.S. 2005. A well-preserved *Archaeopteryx* specimen with theropod features // *Science*. Vol. 310. No. 5753. P. 1483–1486.
- Melchor R.N., Valis S. de, Genise J.F. 2002. Bird-like fossil footprints from the late Triassic // *Nature*. Vol. 417. No. 6892. P. 936–938.
- Norell M.A., Xu X. 2002. Feathered dinosaurs // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* Vol. 33. P. 277–299.
- Novas F.E. 1996. Alvarezsauridae, Cretaceous maniraptorans from Patagonia and Mongolia // *Mem. Queensland Mus.* Vol. 39. No. 3. P. 675–702.

- Ostrom J.H. 1996. On the origin of birds and of avian flight // Major features of vertebrate evolution. Short courses in paleontol. No. 7. P. 160–177.
- Ostrom J.H. 1996. The question of validity of Protoavis // *Archaeopteryx*. Vol. 14. P. 39–42.
- Padian K. 2004. Basal Avialae // *The Dinosauria* / Weishampel D.B., Dodson P., Osmolska H. (eds.). Berkeley and Los Angeles: Univ. California Press. P. 210–231.
- Padian K., Chiappe L. 1998. The origin and early evolution of birds // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* Vol. 73. No.1. P. 1–42.
- Patterson C. 1993. Bird or dinosaur? // *Nature*. Vol. 365. No. 6441. P. 21–22.
- Perle A., Norell M.A., Chiappe L.M., Clark J. 1993. Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia // *Nature*. Vol. 362. No. 6421. P. 623–626.
- Sereno P.C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs // *Annu. Rev. Earth and Planet. Sci.* Vol. 25. P. 435–489.
- Sereno P.C. 1999. The evolution of dinosaurs // *Science*. Vol. 284. No. 5423. P. 2137–2147.
- Sereno P.C. 2001. Alvarezsaurids: Birds or ornithomimosaurids? // *New perspectives on the origin and early evolution of birds: Proc. Intern. Sympos. in Honor of John H. Ostrom / Gauthier J., Gall L.E. (eds.)*. New Haven: Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. P. 69–98.
- Stidham T.A., Hutchinson J.H. 2001. The North American avosaurids (Aves: Enantiornithes): new data on biostatigraphy and biogeography // *Asoc. Paleontol. Argentina. Publ. espec. 7. VII Intern. Sympos. Mesozoic Terrestrial Ecosystem, Buenos Aires*. P. 175–177.
- Swisher C.C. III, Wang X., Zhou Z. et al. 2002. Further support for a Cretaceous age for the feathered-dinosaur beds of Liaoning, China: new $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Yixian and Tuchengzi formations // *China Sci. Bull.* Vol. 47. P. 135–138.
- Wagner G.P., Gauthier J.A. 1999. 1,2,3=2,3,4: A solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 96. No. 9. P. 5111–5116.
- Walker C.A. 1981. New subclass of birds from Cretaceous of South America // *Nature*. Vol. 292. No. 5818. P. 51–53.
- Wellnhofer P. 1994. New data on the origin and early evolution of birds // *C. R. Acad. Sci. Paris. T. 319. Ser. II*. P. 299–308.
- Wellnhofer P., Roper M. 2005. Das neunte Archaeopteryx-Exemplar von Solnhofen // *Archaeopteryx*. Vol. 23. P. 3–21.
- Witmer L.M. 2002. The debate on avian ancestry // *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs / Chiappe L.M., Witmer L.M. (eds.)*. Berkeley: Univ. California Press. P. 3–30.
- Zhou Z. 1995. Is *Mononykus* a bird? // *Auk*. Vol. 112. No. 4. P. 958–963.
- Zhou Z., Barrett P.M., Hitton J. 2003. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem // *Nature*. Vol. 421. No. 6925. P. 807–814.

УДК 569.363

Происхождение семейства землеройковых (*Soricidae*, *Mammalia*): палеонтологические данные

А.В. Лопатин

Палеонтологический институт РАН

E-mail: alopat@paleo.ru

Установлена морфологическая преемственность в последовательности *Eosoricodon terrigena* Lopatin, 2005 (Nyctitheriidae, Eosoricodontinae; базальный эоцен Монголии) — *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002 (Soricidae, Soricolestinae; средний эоцен Монголии) — продвинутые Soricidae. На этом основании предложена гипотеза о происхождении землеройковых от эосорикодонтовых никтитериев в раннем эоцене Азии. На начальном этапе становления группы преобразования жевательного аппарата включали: 1) увеличение передних резцов, 2) компактизацию ряда антемоляров, 3) вторичную премоляризацию последних премоляров, 4) развитие эктодиламбдоморфии моляров, 5) уменьшение массете-ра и усиление внутреннего височного мускула.

Ключевые слова: Soricomorpha, Soricidae, Nyctitheriidae, эоцен, Азия, морфология, эволюция, филогения.

Реконструкция происхождения современных групп организмов – одна из интереснейших задач, решаемых в значительной мере с помощью палеонтологии. Палеонтологическая летопись некоторых групп млекопитающих довольно четко иллюстрирует их морфологическую эволюцию, что позволяет уверенно судить о родственных связях внутри конкретных таксонов. С другой стороны, многие специализированные группы впервые появляются в палеонтологической летописи с почти современным набором доступных изучению морфологических признаков, что вынуждает строить представления об их возможном происхождении и родстве на довольно зыбком основании аналогий и допущений. Таковы, например, отряды рукокрылых (Chiroptera), трубкозубов (Tubulidentata), прыгунчиков (Macroscelidea), неполнозубых (Edentata). При переходе на семейственный таксономический уровень число подобных групп по понятным причинам значительно возрастает. Среди насекомоядных одной из таких групп являются землеройковые (Soricidae) — самое широко распространенное и разнообразное из семейств Lipotyphla.

В современной фауне Soricidae формируют основу таксономического разнообразия насекомоядных: известно 335 видов землероек (Wolsan, Hutterer, 1998), что составляет приблизительно 80 % от общего числа видов Lipotyphla. Эти виды принадлежат 23 родам, при этом насчитывается более 160 видов рода *Crocidura* и около 70 видов рода

Sorex (Wolsan, Hutterer, 1998). В ископаемом состоянии описано свыше 250 видов (из них около 200 вымерших) и более 70 родов (около 60 вымерших) землероек (Wolsan, Wójcik, 1998). Как свидетельствует палеонтологическая летопись, пик таксономического разнообразия землероек приходится на неоген (Repenning, 1967; Rzebik-Kowalska, 1997, 1998; Storch et al., 1998). В миоцене Soricidae были представлены шестью подсемействами: вымершими Heterosoricinae, Crocisosoricinae, Limnocinae и Allosoricinae и дожившими до современности Soricinae и Crocidurinae. В олигоцене известны Heterosoricinae и Crocisosoricinae, в эоцене — Heterosoricinae и Soricolestinae. Наиболее примитивной группой землероек долгое время считалось существовавшее с конца среднего эоцена до начала плиоцена подсемейство Heterosoricinae, некоторыми исследователями рассматриваемое в ранге семейства (Reumer, 1987, 1998). К гетеросорицинам относится род *Domnina* Cope, 1873 из среднего эоцена – раннего миоцена Северной Америки (McKenna, Bell, 1997; Harris, 1998), до недавнего времени считавшийся древнейшим из всех известных родов Soricidae. В среднем эоцене представители *Domnina* известны из поздней уинты и дюшезния (Stucky, 1992), причем позднеуинтские формы определены как *Domnina cf. gradata* Cope, 1873 (Krishtalka, Setoguchi, 1977) и *Domnina* sp. (Storer, 1984). *Domnina* не проясняет проблему происхождения Soricidae, так как характеризуется общим для всех землеройковых строением зубной системы. Теперь остатки самой древней и примитивной землеройки — *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002 (рис. 1, *к-п*) — описаны из среднеэоценовой свиты хайчин местонахождения Хайчин-Ула II в Монголии (Лопатин, 2002). *Soricolestes* выделен в особое подсемейство Soricolestinae Lopatin, 2002.

Среди вымерших сорикоморфных насекомоядных с землеройковыми сближались Nyctitheriidae и Plesiosoricidae. Дж. Симпсон (Simpson, 1945) рассматривал никтитериид как группу примитивных землеройкоподобных Soricoidea без наиболее заметных адаптаций Soricidae. Р. Сабан (Saban, 1958), А.А. Гуреев (1971, 1979) и Б. Сиге (Sigé, 1976) предположительно связывали происхождение землеройковых с эоценовыми никтитеридами. При этом Симпсон, Сабан и Гуреев помещали в Soricidae эоцен-раннеолигоценый род никтитериид *Saturninia* (Гуреев выделял его в особое подсемейство Saturniniinae Gureev, 1971 в противовес всем остальным землеройкам, Soricinae в его понимании). Ж. Реймер (Reumer, 1987) полагает, что Heterosoricidae и Soricidae независимо произошли от эоценовых Nyctitheriidae, причем более примитивные гетеросорициды обособились значительно раньше.

Ч. Репеннинг (Repenning, 1967) исключал *Saturninia* из Soricidae и не считал никтитериид предковой группой для землероек, в основном, из-за наличия моляриформного P_4 у Nyctitheriidae (которых он рассматривал в составе Erinaceoidea). Репеннинг полагал, что землеройки произошли от неизвестного эоценового представителя Soricoidea.

Л. Ван Вален (Van Valen, 1967) допускал возможность происхождения Soricidae от Plesiosoricidae или Adapisoricidae (включая в последнее семейство и никтитериид). П. Батлер (Butler, 1988) полагал, что Soricidae и Nyctitheriidae связаны лишь отдаленным родством в пределах Soricomorpha, и считал, что землеройки имеют ближайшего общего предка с Plesiosoricidae.

Проведенный Р. Ашером с соавторами (Asher et al., 2002) филогенетический анализ Soricomorpha (McKenna, Bell, 1997) показал тесное родство Soricidae с заламбодонтными аптернодонтидами подсемейства Oligoryctinae (верхи нижнего эоцена – нижний олигоцен западной части Северной Америки). Однако олигориктины сходны с землеройками лишь наличием глубокой медиальной впадины венечного отростка нижней челюсти (Asher et al., 2002, с. 106). Данный признак явно был приобретен этими груп-

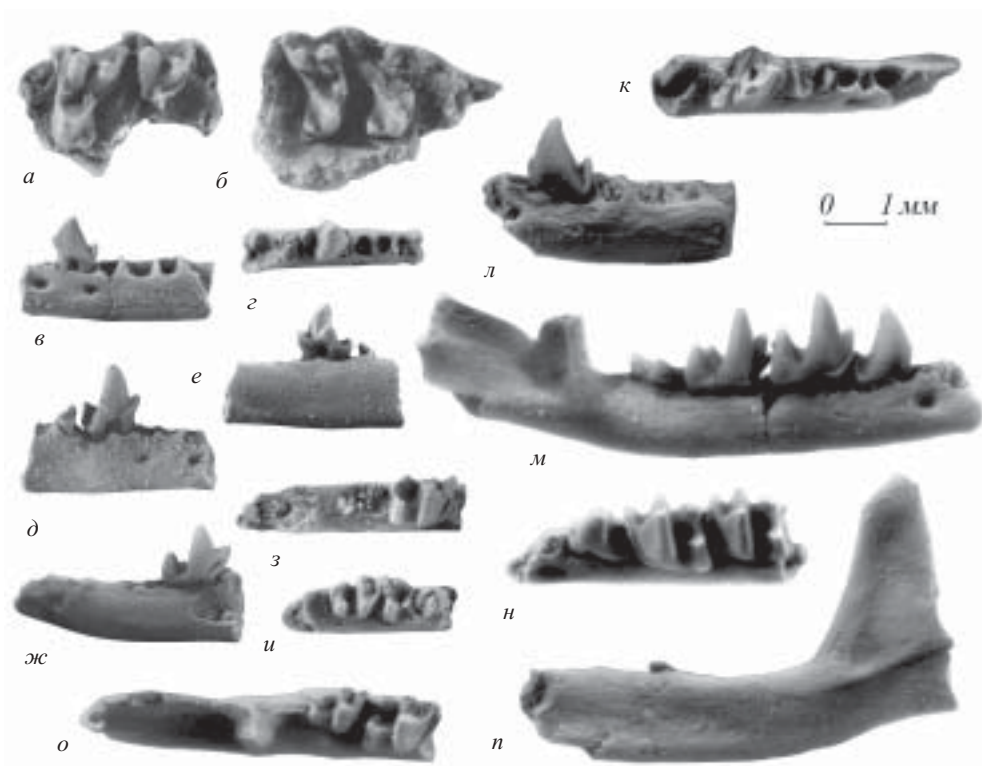


Рис. 1. *Eosoricodon terrigena* Lopatin, 2005 (а–и) и *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002 (к–п): а — экз. ПИН, № 3104/901, фрагмент левой верхнечелюстной кости с M^1 – M^2 и альвеолами M^3 с окклюзионной стороны; б — экз. ПИН, № 3104/902, фрагмент правой верхнечелюстной кости с M^1 – M^2 и фрагментом M^3 с окклюзионной стороны; в — экз. ПИН, № 3104/890, фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_3 и альвеолами P_1 – P_2 и P_4 – M_1 с лабиальной стороны; г–е — экз. ПИН, № 3104/891, фрагмент правой нижнечелюстной кости с P_4 и альвеолами P_2 – P_3 и M_1 ; г — с окклюзионной стороны, д — с лабиальной стороны, е — с лингвальной стороны; ж, з — голотип ПИН, № 3104/900, фрагмент правой нижнечелюстной кости с M_2 и альвеолами M_3 ; ж — с лабиальной стороны, з — с окклюзионной стороны; и — экз. ПИН, № 3104/481, фрагмент правой нижнечелюстной кости с M_2 – M_3 с окклюзионной стороны; Монголия, Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан; к — экз. ПИН, № 3107/409, фрагмент правой нижнечелюстной кости с разрушенными P_4 – M_1 и альвеолами I_1 – P_3 с окклюзионной стороны; л — экз. ПИН, № 3107/407, фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_4 с лабиальной стороны; м — голотип ПИН, № 3107/405, фрагмент правой нижнечелюстной кости с P_4 – M_3 с лабиальной стороны; н — экз. ПИН, № 3107/406, фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_4 – M_2 с окклюзионной стороны; о — экз. ПИН, № 3107/408, фрагмент правой нижнечелюстной кости с M_2 – M_3 с окклюзионной стороны; п — экз. ПИН, № 3107/410, фрагмент правой нижнечелюстной кости с венечным отростком с лингвальной стороны; Монголия, Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин.

пами независимо. Поэтому гипотезу о близком родстве олигориктин с землеройками нельзя считать обоснованной.

Следует отметить, что морфологические различия между никтитеридами и типичными землеройками очень велики, что не позволяет прямо выводить *Soricidae* от *Nyctitheriidae*. В противоположность *Soricidae*, у типичных никтитериид длинная нижняя челюсть,

глубокая массетерная впадина, полная зубная формула, субмоляриформный, семимоляриформный или премоляриформный P_4 , моляры с крупным, центрально расположенным гипоконулидом и удлинённый M_3 . Основные эволюционные тенденции никтитериид, включая укорочение подглазничного канала, уменьшение клыков, развитие многобугорчатых резцов, увеличение полки гипокона, расширение челюстного мышцелка, а также утрату переднего подбородочного отверстия и увеличение вертикальности венечного отростка (Butler, 1988), сближают их с *Soricidae*. Однако тенденции к редукции премоляров, прогрессивной вторичной премоляризации P_4 и редукции талонида M_3 , проявившиеся в некоторых группах никтитериид, например, у позднеэоценовых *Amphidozotheriinae* (Sigé, 1976), были реализованы слишком поздно, чтобы иметь отношение к происхождению *Soricidae*, и, таким образом, могут рассматриваться как проявление параллелизма. Открытие *Soricolestes*, по морфологии нижних зубов и челюсти промежуточного между *Nyctitheriidae* и типичными *Soricidae*, впервые позволило дать четкое обоснование гипотезе происхождения землеройковых от никтитериид (Лопатин, 2002). В дальнейшем эта гипотеза получила новое подкрепление в связи с открытием в базальном эоцене Монголии специализированного представителя никтитериид *Eosoricodon terrigena* Lopatin, 2005 (рис. 1, *a–u*), заполняющего морфологический разрыв между *Soricolestinae* и типичными *Nyctitheriidae* (Лопатин, 2005а, 2006).

Большинство ископаемых насекомоядных известно по фрагментарным остаткам, в основном, обломкам челюстей с зубами. Это относится и к вымершим представителям *Soricomorpha* – *Nyctitheriidae* и *Plesiosoricidae*, рассматриваемым в качестве кандидатов в предки землеройковых. Поэтому при обсуждении проблемы происхождения *Soricidae* приходится ограничиться анализом признаков зубов и челюстей. В их числе для землеройковых характерны следующие особенности: 1) скуловая дуга полностью редуцирована (в рудиментарном виде сохраняется у *Heterosoricinae*), 2) мышцелок нижней челюсти раздвоен и имеет две суставные фасетки, 3) массетерная впадина обычно отсутствует (поверхностная у *Heterosoricinae*, четкая у *Soricolestinae*), тогда как внутренняя височная впадина сильно развита (поверхностная у *Soricolestinae*), 4) горизонтальная ветвь нижней челюсти значительно укорочена, венечный отросток вертикальный, 5) передние по положению резцы сильно увеличены: верхний вертикальный, серповидный, нижний — прокумбентный, часто зубчатый, 6) промежуточные зубы (антемоляры), в число которых входят все зубы между передним резцом и последним премоляром ($P^4/4$), редуцированы в числе и размерах, как правило, однообразного упрощенного строения, 7) P^4 и P_4 специализированного строения, P_4 с тенденцией к антемоляризации, 8) моляры специфического эктодиламбдоморфного строения (новый термин, см. Лопатин, 2005б, 2006; Lopatin, 2006): M^1 и M^2 с хорошо развитым W-образным эктолофом с вершинами на парастиле, мезостиле и метастиле, имеют гипокон; талонид M_1 и M_2 принципиально двухбугорковый, гипоконулид либо полностью отсутствует, либо характерным образом смещен к постеролингвальному краю талонида и преобразован в энтостилид; талонид M_3 редуцированный, обычно одно- или двухбугорковый.

Полная редукция скуловой дуги характерна для многих групп насекомоядных (*Tenrecidae*, *Chrysochloridae*, *Solenodontidae*, *Nesophontidae*, *Apternodontidae*), а также некоторых насекомоядноподобных плацентарных (*Palaeoryctidae*). Формирование медиальной впадины венечного отростка отмечено у заламбодонтных *Oligoryctinae* (Asher et al., 2002) и некоторых никтитериид — *Voltaia* (Несов, 1987), и, таким образом, также происходило независимо в разных группах насекомоядных. Укороченная горизонтальная ветвь и вертикальный венечный отросток функционально связаны с предыдущими признаками. Увеличенные передние резцы характерны для многих групп насекомоядных,

но важны их гомологии, какие именно резцы увеличены (I^1_1 , $I^{1/2}_2$ или I^2_2). Антемоляризация промежуточных зубов связана с укорочением и компактизацией зубного ряда. Среди Soricomorpha она проявляется у Plesiosoricidae и Talpidae, среди Erinaceidae — у Erinaceinae и Brachyericinae. Эктодиламбдоморфия моляров, включая образование эктолофа и формирование энтостилида, характерна также для Talpidae и некоторых Chiroptera.

Таким образом, для решения проблемы происхождения Soricidae в первую очередь необходимо: 1) установить гомологии их увеличенных передних резцов, 2) проследить процесс антемоляризации промежуточных зубов, 3) проследить развитие P^4 и P_4 , 4) проследить развитие эктодиламбдоморфии моляров, 5) установить первое появление двойного черепно-челюстного сочленения в линии Soricidae. Для решения этих задач в настоящей статье проведен сравнительный морфологический анализ строения зубов и нижней челюсти типичных Soricidae, древнейшей землеройки *Soricolestes soricavus* и специализированного никтитерия *Eosoricodon terrigena*. Поскольку данных о верхних резцах, антемолярах и P^4 *Soricolestes* и *Eosoricodon* нет, в анализе использованы только признаки нижних зубов. Обсуждаемые в работе материалы хранятся в коллекции Палеонтологического института РАН (ПИН).

Сравнительный анализ морфологии типичных Soricidae, *Soricolestes* и *Eosoricodon*

Гомологии передних резцов. У современных и всех ископаемых землероек, исключая *Soricolestes*, промежуточные зубы недифференцированы по строению (рис. 2, а). Вместе с тем, число передних зубов в нижней челюсти не менее чем на один зуб меньше исходного для насекомоядных ($I_3C_1P_4$). Поэтому гомология прокумбентного нижнего резца Soricidae («soricid incisor», I_1 или I_2) до описания *Soricolestes* не была точно известна (Repenning, 1967; Butler, 1988; Dannelid, 1998), хотя обычно все-таки считалось, что это I_1 (Гуреев, 1979; Dannelid, 1998).

Число, размеры и расположение альвеол передних зубов у *Soricolestes* явно демонстрируют, что у него в нижней челюсти было три резца, клык и три премоляра (рис. 1, к; 2, ж, з). Таким образом, можно считать доказанным, что у Soricidae изначально был увеличен I_1 . Это позволяет отвергнуть гипотезу о происхождении Soricidae от Plesiosoricidae (Van Valen, 1967; Butler, 1988), так как у последних увеличен не I_1 , а I_2 (см. Viret, 1946, рис. 1, 2; Green, 1977, рис. 2; и др.). У Nyctitheriidae либо все резцы одинаково мелкие, либо увеличен I_1 (Sigé, 1976). Передние резцы *Eosoricodon* не сохранились, но, судя по строению передней части горизонтальной ветви, они не были значительно увеличенными и прокумбентными.

Для насекомоядных характерно, что при наличии в нижней челюсти увеличенного I_1 в верхней челюсти должен быть увеличен I^1 (Sigé, 1976). Поэтому можно сделать вывод, что у Soricidae, как и у некоторых Nyctitheriidae, увеличены именно передние пары резцов.

Антемоляризация промежуточных зубов. У Soricidae мелкие однокорневые зубы между I_1 и P_4 , обычно именуемые промежуточными зубами (Гуреев, 1979) или антемолярами (Repenning, 1967; Dannelid, 1998; Ziegler, 1998), обозначаются последовательно, в зависимости от количества: A_1 , A_1-A_2 и т. д., вплоть до A_1-A_5 (Ziegler, 1998). У одного из экземпляров *Soricolestes* в нижнечелюстном фрагменте сохранились пять альвеол антемоляров между увеличенной альвеолой I_1 и основанием разрушенного P_4 (рис. 1, к; 2, ж, з). Две передние альвеолы очень мелкие и заметно наклонены вперед, что позволяет расценивать их как альвеолы резцов I_2 и I_3 . Следующая крупная альвеола явно соотносится с клыком (C_1). Две задние альвеолы принадлежат двум однокорневым

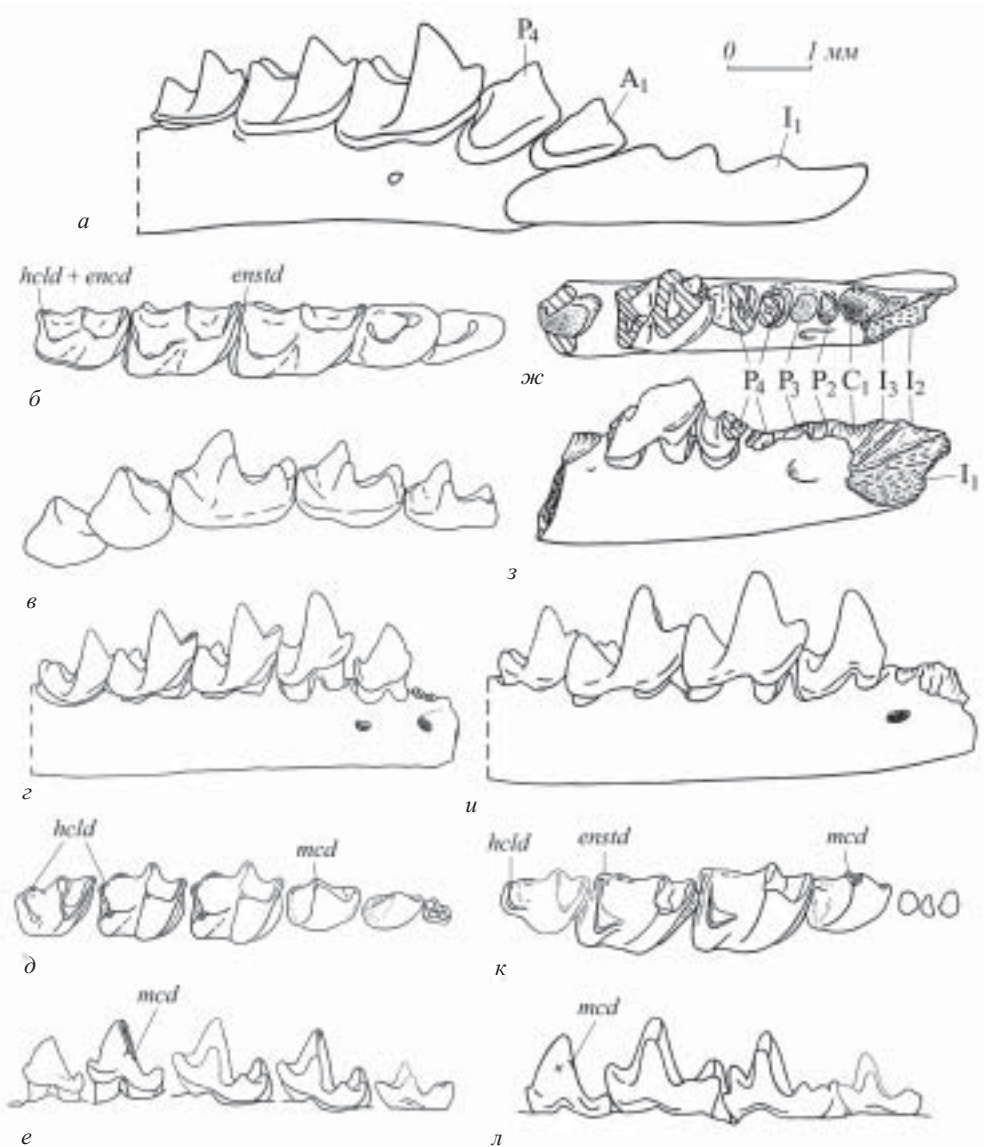


Рис. 2. Сравнение нижних зубных рядов *Sorex*, *Eosoricodon* и *Soricolestes*: а-в — *Sorex araneus* L., 1758 (Soricidae, Soricinae): а — часть горизонтальной ветви правой нижнечелюстной кости с I_1 – M_3 с лабиальной стороны, б — правые A_1 – M_3 с окклюзиальной стороны, в — правые A_1 – M_3 с лингвальной стороны; колл. ПИН, Республика Коми; современный; г-е — *Eosoricodon terrigena* Lopatin, 2005 (Nyctitheriidae, Eosoricodontinae), композиционный ряд правых P_2 – M_3 в реконструированном фрагменте нижней челюсти на основе голотипа ПИН, № 3104/900 и экземпляров ПИН, №№ 3104/890 (фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_3 и основанием P_2), 3104/891 (фрагмент правой нижнечелюстной кости с P_4), 3104/893 и 894 (экземпляры с M_2 и талонидом M_1) и 3104/481 (фрагмент правой нижнечелюстной кости с M_2 – M_3): г — с лабиальной стороны, д — с окклюзиальной стороны, е — с лингвальной стороны; Монголия, Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан; ж-л — *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002 (Soricidae,

Soricolestinae): *жс*, *з* — экз. ПИН, № 3107/409, фрагмент правой нижнечелюстной кости с разрушенными P_4-M_1 и альвеолами I_1-P_3 ; *жс* — с окклюзиальной стороны, *з* — с лабиальной стороны; *и-л* — голотип ПИН, № 3107/405, фрагмент правой нижнечелюстной кости с P_4-M_3 и альвеолами C_1-P_3 ; *и* — с лабиальной стороны, *к* — P_4-M_3 и альвеолы C_1-P_3 с окклюзиальной стороны, *л* — P_4-M_3 с лингвальной стороны; Монголия, Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин. Обозначения: *ensd* — энтостилид, *hclcd* — гипоконулид, *hclcd* + *encl* — слитые гипоконулид и энтоконид, *mcd* — метаконид. Реконструированные части зубов показаны прерывистой линией.

премолярам, идентифицируемым как P_2 и P_3 (поскольку при редукции ряда премоляров у насекомоядных в первую очередь исчезает P_1 , можно с уверенностью предполагать, что именно этот зуб отсутствует у *Soricolestes*). Вероятно, так же следует интерпретировать недифференцированные по форме и величине альвеолы A_1-A_5 у *Srinitium caeruleum* Ziegler, 1998 из верхнего олигоцена Германии (Ziegler, 1998). Таким образом, исходной формулой нижних зубов землеройковых следует считать $I_3C_1P_3M_3$. Следовало бы установить, что A_1 нужно обозначать I_2 , $A_2 - I_3$, $A_3 - C_1$, $A_4 - P_2$, $A_5 - P_3$. Но у продвинутых землероек обозначения антемоляров определяются только числом промежуточных зубов в челюсти и их порядком: единственный антемоляр у таксона X всегда обозначается как A_1 , а у таксона Y из двух имеющихся антемоляров передний обычно обозначается как A_1 , а задний — как A_2 , даже если очевидно, что A_2 у Y гомологичен A_1 у X. Таким образом, до определения последовательности редукции антемоляров в каждой из крупных линий Soricidae, определить гомологии антемоляров нельзя. По-видимому, эта последовательность различалась в разных линиях. У *Soricolestes* наиболее мелкими являются альвеолы I_3 и I_2 . Возможно, у некоторых продвинутых Soricidae при дальнейшей редукции ряда антемоляров в первую очередь утрачивались третий и второй резцы. Однако у *Srinitium rinitium caeruleum* альвеола A_1 заметно крупнее альвеол четырех остальных антемоляров (Ziegler, 1998). Следовательно, у ранних Crocidosoricinae I_2 не имел тенденции к редукции. Из двух однокорневых премоляров у *Soricolestes* меньше передний: вероятно, P_2 исчезал в эволюции некоторых Soricidae раньше, чем P_3 . Так как в случаях, когда ряд антемоляров редуцируется до одного зуба, в большинстве линий последним исчезает миниатюрный антемоляр непосредственно впереди P_4 (см. Repenning, 1967), можно предполагать, что единственный сохраняющийся антемоляр является гомологом переднего зуба — I_2 или C_1 (в разных линиях).

У *Eosoricodon* C_1 довольно крупный, соотношение величины премоляров — $P_4 > P_3 \gg P_2 > P_1$. P_1 однокорневой, у P_2 корни сросшиеся. P_3 и P_4 более крупные, с раздельными, широко расставленными корнями. Таким образом, можно отметить некоторую редукцию передней части нижнего ряда премоляров (средней части нижнего ряда антемоляров).

Вторичная премоляризация P_4 . По величине и строению P_4 *Soricolestes* сильно отличается от остальных Soricidae (рис. 2, *a-v*) и напоминает Plesiosoricidae, а также некоторых Talpidae и Chiroptera. Репеннинг (Repenning, 1967) рассматривал немольризованный P_4 землероек как примитивный признак, что позволило ему выдвинуть предположение о близком родстве Soricoidea с Chiroptera и их общем докайнозойском обособлении от насекомоядных с моляриформным P_4 . Б. Сиге (Sige, 1976) показал, что моляриформная структура последнего премоляра — примитивный признак как для Lipotyphla, так и для Chiroptera, а параллельно развившиеся упрощенные типы строения P_4 характерны для эволюционно продвинутых групп. Частично моляризованный P_4 *Soricolestes* с редуцированным параконидом, рудиментарным метаконидом и однобугорковым цингулидоподобным талонидом (рис. 2, *и-л*) весьма сходен с P_4 *Eosoricodon* (рис. 2, *з-е*), который образовался в результате прогрессивной вторичной премоляризации

субмолярiformного последнего премоляра, свойственного древнейшим никтитериидам (Лопатин, 2005а).

Развитие эктодилабдоморфии моляров. Верхние зубы *Soricolestes* неизвестны, поэтому судить о степени развития эктодилабдоморфии у этого древнейшего представителя Soricidae возможности нет. Верхние зубы *Eosoricodon* не демонстрируют признаков эктодилабдоморфии (рис. 1, а, б).

Признаками эктодилабдоморфии для нижних моляров являются возвышенный гипоконид и исчезновение заднего талонидного бугорка — гипоконулида. Называемая энтостилидом структура на M_1 – M_2 землероек гомологична гипоконулиду (Sigé, 1976) и образована в результате смещения гипоконулида в постеролингвальный угол окклюзиальной поверхности при соединении его с гипоконидом и первичной изоляции от энтокониды, так же как у никталодонтных рукокрылых (Menu, Sigé, 1971). В процессе эволюции Soricidae этот элемент утратил первоначальную форму бугорка и в дальнейшем независимо в разных группах сильно редуцировался или полностью исчез (при соединении посткристиды с энтоконидом). У *Soricolestes* имеется энтостилид M_1 – M_2 , и строение этих зубов принципиально не отличается от такового более поздних Soricidae (рис. 2, а–в, и–л). Очевидно, более ранние этапы формирования эктодилабдоморфных черт талонида нижних моляров относятся к более древним стадиям становления Soricidae или их предков. *Soricolestes* отличается от прочих землероек трехбугорковым талонидом M_3 , на котором, как и на M_1 – M_2 , оканчивающийся гипоконулидом посткристид обособлен от редуцированного энтокониды. Последнее позволяет предполагать, что у более поздних Soricidae лингвальный талонидный бугорок на M_3 представляет собой не энтоконид, как принято считать, а слитые гипоконулид и энтоконид, причем энтоконид большей частью входит в состав энтокристиды (иногда у современного *Sorex araneus* можно заметить рудиментарную двусоставность лингвального талонидного бугорка; см. рис. 2, б).

Нижние моляры *Eosoricodon terrigena* имеют высокий энтокристид и маленький гипоконулид, сближенный с энтоконидом, но отделенный от него отчетливой складкой (рис. 2, г–е). Вероятно, именно такой сублингвальный гипоконулид был модифицирован в энтостилид, свойственный землеройкам, включая *Soricolestes*. Талонид M_3 у *Eosoricodon* редуцирован сильнее, чем у прочих никтитериид (исключая Amphidozotheriinae: Sigé, 1976), по строению полностью отвечает M_3 *Soricolestes*, но имеет относительно более крупные гипоконулид и энтоконид.

Строение восходящей ветви нижней челюсти. У *Soricolestes* венечный отросток характерной для Soricidae формы — высокий, вертикальный, с остроугольной вершиной (рис. 3). К сожалению, имеющиеся материалы не позволяют установить наличие или отсутствие у *Soricolestes* главной аутапоморфной черты Soricidae (Repenning, 1967; MacPhee, Novacek, 1993) — двойного сочленения нижней челюсти с черепом, обеспеченного наличием двойного сочленовного мышцелка с раздельными верхней и нижней суставными фасетками. Однако образование двойного челюстного сочленения сопровождается у землероек значительными функциональными перестройками челюстных мышц, в том числе утратой большей части массетера и перемещением порции височного мускула на медиальную сторону венечного отростка (MacPhee, Novacek, 1993). При этом у большинства землероек исчезает массетерная впадина и образуются наружная и внутренняя височные впадины (рис. 3, а, б). Поэтому наличие на венечном отростке нижней челюсти *Soricolestes* глубокой и крупной массетерной впадины при отсутствии четко выраженной внутренней височной впадины (рис. 3, в, г) может косвенно свидетельствовать об отсутствии или очень слабом, зачаточном, развитии двойного сочленовного мышцелка.

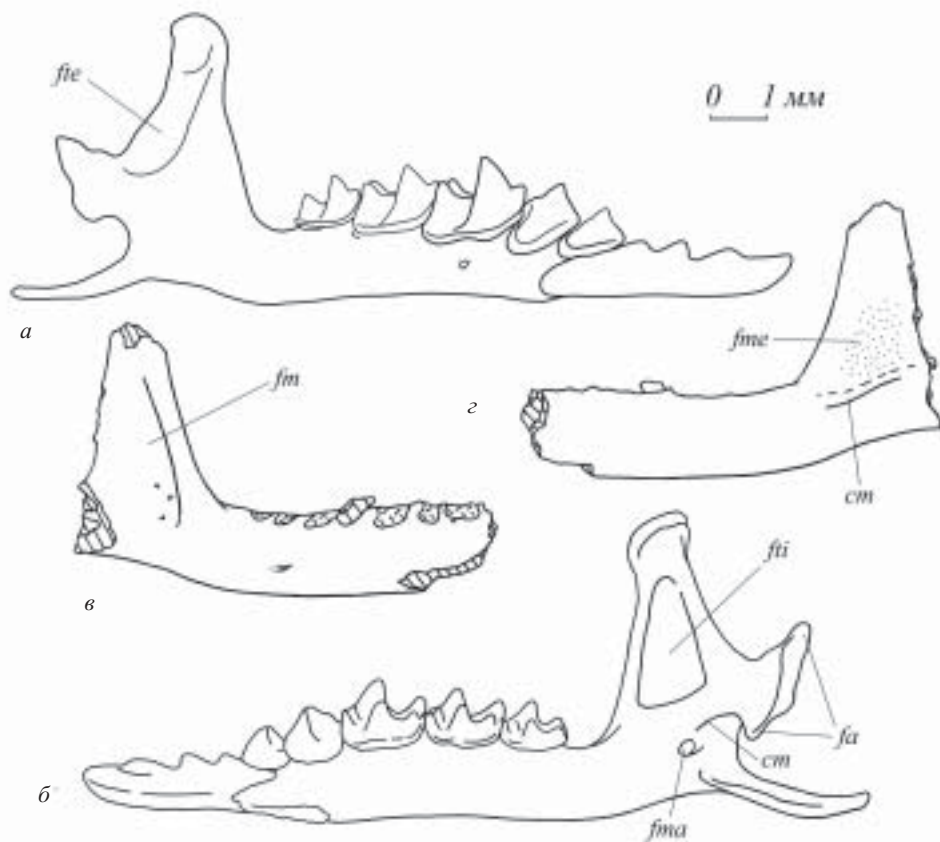


Рис. 3. Сравнение строения восходящей ветви нижней челюсти *Sorex* и *Soricolestes*: а, б — *Sorex araneus* L., 1758, правая нижнечелюстная кость: а — с латеральной стороны, б — с медиальной стороны; колл. ПИН, Республика Коми; современный; в, г — *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002: в, г — экз. ПИН, № 3107/410, фрагмент правой нижнечелюстной кости с венечным отростком: в — с латеральной стороны, г — с медиальной стороны; Монголия, Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин. Обозначения: *cm* — медиальный гребень, *fa* — сочленовные фасетки нижнечелюстного мышцелка, *fm* — массетерная впадина, *fma* — нижнечелюстное отверстие, *fme* — медиальная впадина венечного отростка, *fie* — наружная височная впадина, *fti* — внутренняя височная впадина.

Ашер (Asher, 2005, с. 61) отметил, что отсутствие двойного сочленения нижней челюсти с черепом у *Soricolestes* нельзя обосновать отсутствием карманообразной внутренней впадины и наличием массетерной впадины, так как гетеросорицины рода *Trimylus*, обнаруживающие сходное с *Soricolestes* строение венечного отростка, тем не менее имеют широко разделенные сочленовные фасетки нижнечелюстного мышцелка (Asher, 2005, рис. 5.3В), а у *Domnina* эти фасетки также всегда имеются, хотя и разделены намного слабее. Действительно, гетеросорицины имеют массетерную впадину, а внутренняя височная впадина у них слабая, без карманообразного углубления. Однако у *Soricolestes* массетерная впадина заметно обширнее и глубже, чем у гетеросорицин, тогда как внутренняя височная впадина (медиальная впадина венечного отростка) едва намечена (рис. 3, в, г). Вероятно, и сочленовный мышцелок *Soricolestes* был более примитивного строения, даже по сравнению с мышцелком *Domnina* (Repenning, 1967, с. 8, рис. 2; Asher, 2005, рис. 5.3А).

Еще одним косвенным свидетельством отсутствия хорошо обособленной нижней сочленовной фасетки у *Soricolestes* является отсутствие задней порции медиального гребня, которая у других землероек нависает над нижнечелюстным отверстием и протягивается к сочленовному мыщелку (рис. 3, б), укрепляя структуры, связанные с нижней сочленовной фасеткой. Тем не менее, следует подчеркнуть, что указанные признаки свидетельствуют об отсутствии у *Soricolestes* хорошо развитого двойного черепно-нижнечелюстного сочленения, но при этом наличие зачаточного разделения верхней и нижней сочленовных фасеток нижнечелюстного мыщелка не исключается (см. также Лопатин, 2002).

Обсуждение

Репеннинг (Repenning, 1967) предполагал, что гипотетический предок всех землероек должен иметь следующие признаки нижних зубов и челюсти: 1) формула нижних зубов 1.4.1.3 ($I_1A_1-A_4P_4M_1-M_3$), 2) крупный, прокумбентный нижний резец, 3) нижние антемоляры с одним треугольным бугорком, первый и последний (P_4) — наиболее крупные, компактизация ряда антемоляров слабо выражена, 4) P_4 немольризованный, однобугорковый, с отчетливыми цингулидами, двухкорневой, 5) M_1 с хорошо развитыми тригонидом и талонидом, метаконид и параконид разделены сильнее, чем на M_2 , косой кристид соединен с тригонидом посередине зуба или с метаконидом, энтоконид четко отделен от посткристида и соединен с метаконидом высоким и хорошо развитым энтокристидом, гипоконулид отсутствует, эктоцингулид мощный, гипофлексид достигает уровня эктоцингулида, 6) M_2 сходен с M_1 , но имеет сильнее сближенные параконид и метаконид, 7) тригонид M_3 как у M_2 , талонид редуцированный, энтоконид соединен с посткристидом, 8) внутренняя височная впадина мощная, но без карманообразного углубления, 9) подбородочное отверстие под P_4 или P_3 , 10) мелкие размеры. В этом перечислении приведены общие для всех известных Репеннингу *Soricidae* признаки (1–8), в основном, в их наиболее примитивном выражении (1, 3–5, 7, 8), а также даны гипотетические характеристики примитивного состояния отдельных признаков (9, 10).

Soricolestes обладает почти всеми признаками этого гипотетического общего предка землероек (рис. 1–3). Формула нижних зубов (1.5.1.3) отличается от приведенной Репеннингом, но наличие пяти однокорневых антемоляров между передним резцом и P_4 в настоящее время известно также у олигоценовых *Crocidosoricinae* рода *Srinitium* (Ziegler, 1998). Наличие редуцированного параконида и рудиментарного метаконида на P_4 , отсутствие соединения посткристида с энтоконидом на M_3 и отсутствие хорошо развитого эктоцингулида на P_4-M_3 — признаки, отражающие большую примитивность *Soricolestes* по сравнению с прочими землеройками. В то же время, по строению M_1-M_2 *Soricolestes* в целом настолько близок к более поздним *Soricidae*, что, если бы были известны только эти зубы, его было бы довольно трудно отличить от некоторых олигоценовых и миоценовых форм.

Итак, строение нижней челюсти и зубов *Soricolestes* позволяет рассматривать этот род как общего предка всех более поздних землероек. *Eosoricodon* очень сходен с *Soricolestes* по строению P_4 , но отличается от него наличием P_1 , слабее редуцированными P_2 и P_3 и наличием на M_1-M_3 четкого гипоконулида, который не преобразован в энтостилид. По строению M^1-M^2 и M_1-M_2 *Eosoricodon* в целом близок к *Nyctitheriidae* уровня *Saturninia*. Соответственно, *Eosoricodon* рассматривается как особым образом специализированный представитель *Nyctitheriidae* (выделенный в самостоятельное подсемейство *Eosoricodontinae*) и не включается в *Soricidae*. *Eosoricodon* заполняет (по меньшей мере, значительно сокращает) морфологический разрыв между *Soricolestes* и типичными ник-

титеридами и демонстрирует морфологическую основу, на которой могли быть сформированы свойственные землеройкам зубные признаки.

Следует отметить, что *Soricolestes* и *Eosoricodon* были одними из самых мелких насекомоядных в соответствующих ассоциациях млекопитающих. Очевидно, Soricidae как экологическая группа изначально формировались в самом мелком размерном классе насекомоядных. М.В. Зайцев (2005) показал, что современные Soricidae обладают специфическим способом жевания, который он назвал «горизонтальным нарезанием», в отличие от свойственного остальным насекомоядным и плотоядным млекопитающим «вертикального разрезания». Этот уникальный механизм включает захват добычи парой передних (верхних и нижних) резцов, ее фиксацию за счет прокалывания тела жертвы вершинами передних верхних резцов и прижимания к верхним молярам благодаря работе мощного височного мускула и при сохранении подвижности нижней челюсти и расчленение добычи за счет незначительных по силе и размаху мелких движений нижней челюсти в течение продолжительной фазы медленного открытия рта в результате работы жевательного, медиального и латерального крыловидных и двубрюшного мускулов. Нарезание пищи производится мелкими движениями нижней челюсти преимущественно в переднем и заднем направлениях горизонтальной плоскости при едва открытом рте и, по образному выражению Зайцева (2005, с. 142), напоминает процесс «натирания овощей на терке». Этот механизм позволил землеройкам охотиться на крупную (по отношению к их собственным размерам), подвижную добычу, что определило возможность потребления большого количества высококалорийной пищи и достижения высокого уровня метаболизма при сохранении относительно мелких размеров тела и, в конечном итоге, обеспечило эволюционный успех Soricidae.

Можно предположить, что именно формирование этой адаптации привело к выделению предковой для Soricidae группы в недрах Nyctitheriidae. Возможность такой адаптации определило наличие относительно крупного височного мускула, видимо, свойственного некоторым группам никтитериев (*Voltaia minuta* Nessov, 1987, верхний палеоцен Южного Казахстана; Несов, 1987). Этот сценарий согласуется также с гипотезой В.С. Никольского (1983, 1990), согласно которой особенности строения жевательного аппарата землероек могут быть связаны с уплощением черепа в результате адаптации Soricidae к добычанию пищи в полостях лесной листовой подстилки, имеющих вследствие ее постепенного уплотнения вид горизонтальных щелей с низким потолком.

Итак, установленная морфологическая преемственность в последовательности *Eosoricodon* — *Soricolestes* — продвинутые Soricidae позволяет обосновать гипотезу о происхождении землеройковых от эосорикодонтовых никтитериев в раннем эоцене Азии. Основные морфологические преобразования жевательного аппарата на начальном этапе становления группы включали формирование специализированного инструмента захвата в виде увеличенных передних резцов, компактизацию ряда антемоляров, прогрессивную вторичную премоляризацию последних премоляров, развитие эктодиламбдоморфии моляров и преобразование жевательной мускулатуры, начавшееся с уменьшения массивности и усиления внутреннего височного мускула.

В заключение следует отметить, что результаты проведенного морфологического анализа в целом согласуются с теоретическими построениями, основанными на реконструкции тенденций развития комплексов признаков землеройкообразных насекомоядных (Repenning, 1967; Sigé, 1976). Таким образом, открытие сразу двух «недостающих звеньев» в морфогенезе зубной системы Soricidae, позволившее обосновать их происхождение от специализированных Nyctitheriidae, превратило семейство землеройковых из «группы без корней» в модельную группу для реконструкции филогенеза насекомоядных.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», гранта Президента РФ МК-726.2004.4, ведущей научной школы НШ-6228.2006.4, грантов РФФИ №№ 04-05-64805 и 05-04-48493, Благотворительного фонда содействия отечественной науке и Американского палеонтологического общества (PalsIRP Sepkoski Grants, 2002–2005 гг.).

Литература

- Гуреев А.А. 1971. Землеройки (Soricidae) фауны мира. Л.: Наука. 254 с.
- Гуреев А.А. 1979. Насекомоядные (Mammalia, Insectivora). Ежи, кроты и землеройки (Eginacidae, Talpidae, Soricidae) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 4. Вып. 2. Л.: Наука. 503 с.
- Зайцев М.В. 2005. Эколого-морфологические особенности функционирования жевательного аппарата землероек // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 135–145.
- Лопатин А.В. 2002. Древнейшая землеройка (Soricidae, Mammalia) из среднего эоцена Монголии // Палеонтол. журн. № 6. С. 78–87.
- Лопатин А.В. 2005а. Новое землеройкообразное насекомоядное (Soricomorpha, Mammalia) из эоцена Монголии и происхождение землероек (Soricidae) // Докл. АН. Т. 401. № 6. С. 842–844.
- Лопатин А.В. 2005б. Раннепалеогеновые насекомоядные и современная система Lipotyphla // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН. С. 133–154.
- Лопатин А.В. 2006. Раннепалеогеновые насекомоядные млекопитающие Азии и становление основных групп Insectivora. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ПИН РАН. 48 с.
- Несов Л.А. 1987. Результаты поисков и исследования меловых и раннепалеогеновых млекопитающих на территории СССР // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. о-ва. Т. 30. С. 199–218.
- Никольский В.С. 1983. Строение жевательного аппарата землероек (Soricidae) // Зоол. журн. Т. 62. № 7. С. 1077–1086.
- Никольский В.С. 1990. Адаптивные преобразования костно-мышечной системы в эволюции Soricomorpha. Челюстной аппарат // Зоол. журн. Т. 69. № 3. С. 81–90.
- Asher R.J. 2005. Insectivoran-grade placentals // The rise of placental mammals: Origins and relationships of the major extant clades / K.D. Rose, J.D. Archibald (eds.). Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 50–70.
- Asher R.J., McKenna M.C., Emry R.J. et al. 2002. Morphology and relationships of *Apternodus* and other extinct, zalambdodont, placental mammals // Bull. Amer. Mus. Natur. History. No. 273. P. 1–117.
- Butler P.M. 1988. Phylogeny of the insectivores // The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 2. Mammals / M.J. Benton (ed.). Oxford: Clarendon Press. P. 117–141.
- Dannelid E. 1998. Dental adaptations in shrews // Evolution of shrews / J.M. Wojcik, M. Wolsan (eds.). Bialowieza: Publ. Mammal Research Inst. P. 133–156.
- Green M. 1977. A new species of *Plesiosorex* (Mammalia, Insectivora) from the Miocene of South Dakota // N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsh. No. 4. S. 189–198.
- Harris A.H. Fossil history of shrews in North America // Evolution of shrews / J.M. Wojcik, M. Wolsan (eds.). Bialowieza: Publ. Mammal Research Inst. 1998. P. 133–156.
- Krishtalka L., Setoguchi T. 1977. Paleontology and geology of the Badwater Creek area, Central Wyoming. Pt 13. The Late Eocene Insectivora and Dermoptera // Ann. Carnegie Museum. Vol. 46. No. 7. P. 71–99.
- Lopatin A.V. 2006. Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // Paleontol. Journ. Vol. 40. Suppl. 3. P. S205–S405.
- MacPhee R.D.E., Novacek M.J. 1993. Definition and relationships of Lipotyphla // Mammal phylogeny: placentals / F.S. Szalay, M.J. Novacek, M.C. McKenna (eds.). N.Y.: Springer-Verlag. P. 13–31.
- McKenna M.C., Bell S.K. 1997. Classification of mammals above the species level. N.Y.: Columbia Univ. Press. 631 p.

- Menu H., Sigé B. 1971. Nyctalodontie et myotodontie, importants caracteres de grades evolutifs ches les chiropteres entomophages // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D. Vol. 272. P. 1735–1738.
- Repenning C.A. 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae // Prof. Pap. US Geol. Surv. No. 565. P. 1–74.
- Reumer J.W.F. 1987. Redefinition of the Soricidae and the Heterosoricidae (Insectivora, Mammalia), with the description of the Crocidosoricinae, a new subfamily of Soricidae // Rev. paleobiol. Vol. 6. No. 2. P. 189–192.
- Reumer J.W.F. 1998. A classification of the fossil and recent shrews // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 5–22.
- Rzebik-Kowalska B. 1997. The importance of shrews in the stratigraphy of Cenozoic in Europe // Mem. Trav. EPHE, Inst. Montpellier. No. 21. P. 249–259.
- Rzebik-Kowalska B. 1998. Fossil history of shrews in Europe // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 23–92.
- Saban R. 1958. Insectivora // Traité de paléontologie. T. 6. Vol. 2. Paris: Masson et C^{ie}. P. 822–909.
- Sigé B. 1976. Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Nyctithériides // Mem. Mus. Nation. Histoire Natur. Sér. C. T. 34. P. 1–140.
- Simpson G.G. 1945. The principles of classification and classification of mammals // Bull. Amer. Mus. Natur. History. Vol. 85. P. 1–350.
- Storch G., Qiu Zh., Zazhigin V.S. 1998. Fossil history of shrews in Asia // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 93–120.
- Storer J.E. 1984. Mammals of the Swift Current Creek Local Fauna (Eocene: Uintan, Saskatchewan) // Contrib. Saskatchewan Mus. Natur. History. No. 7. P. 1–158.
- Stucky R.K. 1992. Mammalian faunas in North America of Bridgerian to Early Arikareean «ages» (Eocene and Oligocene) // Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 464–493.
- Van Valen L. 1967. New Paleocene insectivores and insectivore classification // Bull. Amer. Mus. Natur. History. Vol. 135. No. 5. P. 217–284.
- Viret J. 1946. Sur un nouvel exemplaire de *Plesiosorex soricinoides* Blainv. des argiles de Marseille-Saint-André // Eclog. Geol. Helv. Vol. 39. No. 2. P. 314–317.
- Wolsan M., Hutterer R. 1998. A list of the living species of shrews // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 425–448.
- Wolsan M., Wójcik J.M. 1998. Introduction // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 1–4.
- Ziegler R. 1998. Marsupialia und Insectivora (Mammalia) aus den oberoligozänen Spaltenfüllungen Herrlingen 8 und Herrlingen 9 bei Ulm (Baden-Württemberg) // Senckenb. lethaea. B. 77. No. 1–2. S. 101–143.

УДК 6341.4

Роль и значение почв в становлении и эволюции жизни на Земле

Г.В. Добровольский

Институт экологического почвоведения
Московского государственного университета.
E-mail: npm@soil.msu.ru

Кратко изложены известные гипотезы происхождения жизни на Земле. Рассмотрена вероятная роль примитивных почв, образовавшихся около 2 млрд. лет назад на влажных поверхностях горных пород, в качестве первоначальной среды обитания жизни на земной суше. Дальнейшее развитие почв осуществлялось в процессе коэволюции почв, растений и животных.

Ключевые слова: почва, жизнь, биосинтез, микрофлора, биоразнообразие, среда обитания, коэволюция.

Значение почв в истории планеты гораздо больше, чем это обычно кажется.

В.И. ВЕРНАДСКИЙ

Вопрос о роли почвы в становлении и эволюции жизни на Земле непосредственно связан с общей проблемой происхождения и развития жизни. Эта проблема издавна интересовала людей и в наше время остается одной из самых дискуссионных проблем естествознания.

Существует две полярно противоположные точки зрения на происхождение жизни. Сторонники одной из них утверждают, что жизнь во вселенной была всегда и что каждая из ее форм порождается лишь другой формой. Эту точку зрения часто называют принципом Реди, по имени итальянского естествоиспытателя, провозгласившего, что «все живое — только от живого». Согласно этой же точке зрения жизнь на Земле появилась извне в составе космической пыли, метеоритов или других небесных тел, упавших на Землю. Это так называемая гипотеза «панспермия».

Сторонники другой точки зрения допускают возможность зарождения самых примитивных форм жизни (протобионты) из неживых веществ неорганической природы.

Надо сказать, что обе точки зрения на происхождение жизни на Земле не только продолжают существовать в наше время, но и пополняются новыми доказательствами и обоснованиями, опирающимися на результаты новейших экспериментальных исследований.

В пользу первой точки зрения (панспермия) говорят материалы развернувшихся в конце 90-х гг. XX в. обширных исследований по бактериальной палеонтологии. Речь идет в первую очередь о выявлении в составе десятков метеоритов, особенно так называемых

хондритов (каменных метеоритов) литифицированных остатков разных видов цианобактерий, близких по морфологии к современным их формам. Существенный вклад в их изучение внесен А.Ю. Розановым (Розанов, Заварзин, 1997; Розанов, 2000; Розанов и др., 2002).

По мнению Розанова, «Принципиальное морфологическое единство земных микробных организмов – как современных, так и древних — с псевдоморфозами по микроорганизмам из углистых метеоритов дают основание для утверждений о единстве микробиологического мира Земли и космических объектов» (Розанов и др., 2002, с. 146).

Объективности ради следует все же упомянуть, что достоверность присутствия в метеоритах остатков бактерий оспаривается некоторыми учеными, утверждающими, что морфологически углеродистые выделения в хондритах имеют абиотическую природу (Маракушев, 2000).

Все же поиск доказательств наличия остатков жизни в пришельцах из Космоса продолжает привлекать внимание отечественных и иностранных ученых и исследования в этом направлении продолжают.

Ведь ежесуточно на Землю выпадает от 100 до 1000 тонн космических веществ в виде пыли и метеоритов, в которых и находят силитизированные бактериоподобные формы жизни.

Одновременно с поисками жизни в посланцах Космоса все более активно разворачиваются исследования возможностей абиогенного возникновения первоначальных форм (протобионтов) жизни на Земле.

Еще в 1924 г. А.И. Опарин разработал гипотезу возникновения жизни на Земле в результате естественной эволюции углеродистых соединений. Согласно этой гипотезе допускалось, что возникавшие в «первичном бульоне» белковоподобные соединения объединялись в коацерватные капли — обособленные коллоидные частицы, плавающие в водном растворе. Некоторые из этих коацерватных белковых капель приобретали каталитическую биохимическую активность и обменную способность с веществами окружающего раствора, а в процессе дальнейшей эволюции распадались на «дочерние капли», что было как бы зачатком их размножения. Так рисовался прообраз живых абиогенно возникавших клеток (Опарин, 1957).

Надо сказать, что гипотеза Опарина получила широкую известность среди ученых многих стран. Она побудила к разворачиванию экспериментальных исследований возможностей абиогенного синтеза. И действительно, многочисленными опытами, проведенными учеными разных стран во второй половине XX в., была доказана возможность синтеза ряда аминокислот при пропускании электрического разряда через смесь газов, близкую по составу к первичной земной атмосфере. В других опытах были абиогенно синтезированы некоторые компоненты нуклеиновых кислот и белковых соединений.

В самое последнее время А.С. Спирин, крупнейший специалист в изучении белковых соединений, выдвинул гипотезу, согласно которой «...все начиналось вовсе не с белков, а с РНК». Именно «...на основе мира РНК должно происходить становление механизмов биосинтеза белка, появление разнообразных белков с наследуемой структурой и свойствами, компартментализация систем биосинтеза белка и белковых наборов, возможно, в форме коацерватов и эволюция последних в клеточные структуры — живые клетки» (Спирин, 2001, с. 326).

Так постепенно ученые все глубже проникают в механизм возможного абиогенного синтеза зачатков жизни на Земле, хотя и признают, что еще не все тайны этого великого явления постигнуты в полной мере.

В настоящее время наиболее широко распространено представление о том, что жизнь зародилась и постепенно развивалась в органических мелководьях прибрежных зон, в

которых по мере развития химических процессов выветривания на суше аккумулировалось большое количество пригодных для жизни элементов минерального питания.

В то же время обосновываются взгляды о возможности возникновения зачатков жизни не в морской среде, а на суше — на влажных поверхностях горных пород. Такую точку зрения высказал В.Р. Вильямс (1938) в своем очерке «Развитие первичного почвообразовательного процесса». По его мнению, в прозрачной воде океана жизнь не могла зародиться из-за проникающей в нее ультрафиолетовой радиации солнца, а как защитного озонового экрана в те далекие геологические времена еще не было, поскольку не было зеленых растений, продуцирующих кислород. Поэтому, считал Вильямс, наилучшие условия для зарождения хемотрофных литофильных микроорганизмов были в «ультрафиолетовой тени» расщелин и каверн выветривания горных пород суши, где скапливалась атмосферная влага. По мере эволюции жизни вслед за хемотрофами появились эутрофные бактерии, водоросли, грибы, мхи, а затем и высшие зеленые растения, постепенно накапливавшие органические вещества на поверхности горных пород, т.е. формировавшие примитивные первичные почвы.

Близкую точку зрения в эти же годы высказал и известный микробиолог Н.Г. Холодный (1942). Он пришел к заключению, что «...колыбелью жизни на Земле была, по всей вероятности, поверхность обнажившегося из под воды дна мелких водоемов, и первые этапы своего эволюционного развития археобионты проводили не в воде, а на поверхности влажного, но твердого субстрата» (Холодный, 1942, с. 104).

Эту точку зрения Н.Г. Холодного очень подробно цитирует В.И. Вернадский в своей известной статье «О значении почвенной атмосферы и ее биогенной структуры» (Вернадский, 1944, с. 137–143).

«Скальную гипотезу» условий зарождения жизни высказал в сороковые годы XX в. и Б.Б. Польшов (1945, 1948). Обобщая литературные материалы тех лет и результаты собственных наблюдений, он предложил следующую схему общей эволюции жизни на начальных этапах ее зарождения и развития.

Первыми поселенцами на поверхности скал массивно кристаллических пород являются прототрофные (хемолитоавтотрофные) бактерии — нитрификаторы, окисляющие аммиак в нитриты и нитраты, а также микроскопические синезеленые водоросли (цианобактерии), осуществляющие фотосинтез органических веществ с выделением в атмосферу кислорода. Они подготавливают основу для дальнейшего заселения и развития более разнообразной микрофлоры, включая микроскопические грибы, а затем лишайники и мхи. Все эти организмы, действуют на поверхность скал не только химически, но и физически преобразовывали поверхность породы в органоминеральный субстрат, пригодный для поселения высшей растительности и сопутствующей ей фауны, т.е. образовывали первоначальную примитивную почву.

По мнению Польшова (1948, с. 601) «...развитие жизни на нашей планете происходило по схеме, аналогичной той, по которой современная жизнь завоевывает магматические породы и готовит материал для более широкого распространения организмов».

Аналогичные наблюдения провела М.А. Глазовская (1950) в нивальном поясе Центрального Тянь-Шаня. Она показала, что пионерами заселения скальных поверхностей массивных изверженных пород являются синезеленые и диатомовые водоросли, силикатные бактерии, близкие к роду *Meghatherium*, грибы из рода *Penicillium*. В менее суровых условиях поверхности скал заселяются не только микроорганизмами, но и разнообразной флорой литофильных лишайников и мхов. Специальное исследование микрофлоры примитивных почв Арктики и высокогорного Памира было предпринято Н.Н. Сушкиной и И.Г. Цюрупой (1973). Они обратили внимание на активную роль в этих примитивных

почвах проактиномицетов. В условиях резкого недостатка углеродного и минерального питания, эти микроорганизмы обнаруживают способность растворения первичных минералов с переводом элементов минерального питания в доступную для растений форму.

По представлениям некоторых современных ученых наиболее благоприятные условия для биосинтеза высокомолекулярных органических соединений, а следовательно и для возникновения первых молекулярных зачатков жизни были скорее на суше, нежели в океане. Эту мысль Л.К. Лозина-Лозинский (1984) высказал на конференции по анабиозу, полагая, что для подобного синтеза благоприятны как раз экстремальные физико-химические и гидротермические условия, свойственные разным поверхностям твердых минеральных субстратов на земной суше.

О возможности экспериментального синтеза РНК на глинистых минералах типа монтмориллонита сообщается в работе В. Гилберта (Gilbert, 1986). Ссылаясь на эту работу, академик-геолог Н.Л. Добрецов (2005, с. 45) пишет в своей статье «О ранних стадиях зарождения и эволюции жизни»: «...Поэтому можно предполагать, что при подходящем составе среды синтез коротких олигонуклеотидов мог идти прямо на первичных глинах, распространенных в то время (примерно 3,8 млрд. лет назад)». Далее автор приводит гипотезу Альштейна о том, что белок появился до возникновения клетки, плаывая в первичном бульоне или существуя в пленочной среде на глинах вместе с первичной РНК».

В наше время вряд ли можно однозначно утверждать, что жизнь могла появиться первоначально только в водной среде. Может быть, правильнее предполагать возможность одновременного возникновения микроскопических форм жизни как в океане, так и на суше, особенно в тех ее экологических нишах, где обеспечивался непосредственный контакт трех природных сред обитания — твердой, жидкой и газообразной. В таких нишах и могли возникать тончайшие органо-минеральные пленки, т.е. примитивные почвы, в которых накапливался мелкозем, органические вещества и биофильные элементы питания, закладывались первоначальные формы великого биологического круговорота на земной суше.

По мнению Г.А. Заварзина и И.Н. Крылова (1983), на самых ранних этапах докембрийской истории нашей планеты единственными ее обитателями были синезеленые водоросли (цианобактерии), продуцирующие кислород и в сообществе с ними разнообразные бактерии, включающие даже строго анаэробные метанообразующие бактерии. С жизнедеятельностью синезеленых водорослей связано образование строматолитов — карбонатных слоистых структур в мелководьях, включающих остатки синезеленых водорослей. Образование строматолитов относят к самому древнему геологическому периоду истории земли — к архею (2,5–3,5 млрд. лет назад).

В настоящее время цианобактерии встречаются преимущественно в экстремально неблагоприятных условиях жизни — в горячих источниках вулканических областей и на поверхностях ледников, в максимально соленых водах и засоленных почвах, на поверхностях пустынных почв и горных пород в виде пленок и корочек. Таким образом, синезеленые водоросли выступают пионерами заселения мест с предельно крайними для жизни условиями. Многие из них вступают в ассоциацию с другими видами бактерий, а также грибами, образуя лишайники.

Большинство ботаников, палеоботаников, палеогеографов и геологов полагает, что в докембрии, кембрии и ордовике суша выглядела еще пустынной и растительного покрова на ней не было. Господствовали на поверхности суши бактериально-водорослевые пленки, грибы и лишайники (Криштофович, 1950; Страхов, 1971; Соколов, Федонкин, 1988; Каратыгин, 1993). Однако биогеохимическая их деятельность была очень активной, о чем свидетельствуют мощные древние коры выветривания. В силуре и начале девона на

суше появились первые высшие растения. Они были представлены псилофитами (рионофитами) — сосудистыми бескорневыми и с зачаточной лиственной растительностью, обитавшими преимущественно в прибрежных морских мелководных лагунах и болотах. В девоне сильно расширилась площадь суши. Она начала заселяться плаунами, папоротниками, облиственными кустарниками и деревьями с развитой корневой системой.

К сожалению, свидетельств о наличии обитавших в почвах животных тех времен почти не сохранилось (Feakes, 1989; Retallack, 2001). Известно, например, что наиболее древние ходы животных обнаружены в палеопочвах верхнего ордовика, следы жизнедеятельности беспозвоночных животных найдены в раннем силуре. Возможно, что первые наземные беспозвоночные обитали в водорослевых пленках на поверхностях почв в еще более древние времена (Пономаренко, 1989; Стриганова, 1996). Исследования адаптации аэробных животных к дыханию в почве привели Б.Р. Стриганову к мысли о возможности заселения почв не из воды, а с поверхности суши.

В девоне на суше началось формирование «настоящих» почв (Соколов, Барсков, 1988), накопление органических веществ в виде залежей торфа и углей.

В карбоне этот процесс усилился в связи с наступлением более влажного климата. В растительном мире появляются первые голосеменные — хвойные деревья, на сушу выходят многочисленные виды животного мира, в том числе насекомые, пауки, клещи и др. Вообще конец палеозоя (карбон и пермь) ознаменовался широким завоеванием суши разными группами организмов растительного и животного мира. Это время господства на большей части суши тропического и субтропического влажного климата, время развития интенсивного почвообразовательного процесса и формирования мощных кор выветривания аллитного и ферраллитного типов. Этот тип ландшафтов преобладал почти до середины перми. По мнению многих исследователей завоевание растительным и животным миром суши было переломным моментом в истории развития жизни на Земле. И в этом нельзя не видеть важной роли почв как особой среды обитания.

По словам М.М. Камшилова (1974, с. 76), выход растений и животных из водной среды на сушу открыл широкие перспективы для прогрессивной эволюции, и «... эволюция жизни на суше пошла явно ускоренными темпами». Н.М.Страхов в 1971 писал, что завоевание континентов сопровождалось резким возрастанием общей биомассы живого вещества: она по крайней мере удваивается (с. 549).

В настоящее время установлено, что живое вещество океана в 700–1000 раз меньше живого вещества суши (Суетова, 1976), и, следовательно, «выход растений на сушу означал более значительное увеличение биомассы, чем это допускалось в расчетах В.А. Успенского и Н. М. Страхова» (Колчинский, 1990, с. 149).

Б.С. Соколов и Б.С. Барсков (1988) также относят заселение суши растениями и животными и появление «настоящих почв» (400 млн. лет назад) к одному из глобальных этапов в развитии биосферы.

Почвенный покров Земли несравненно богаче океана как среды обитания не только по общей величине биомассы живущих в ней и на ней организмов, но и по их видовому разнообразию. Ссылаясь на Т. Добжанского (1953), М.М. Камшилов (1974, с. 74) пишет, что число видов сухопутных животных составляет 93% от общего числа видов и водных — только 7%. То же самое и для растений — 92% сухопутных и только 8% водных.

Какие же качества почв обеспечивают благоприятность их как среды обитания жизни на Земле? Особенно обстоятельно этот вопрос был разработан М.С. Гиляровым в его монографии «Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых». В этой монографии он писал: «Анализ условий обитания животных в почве дает возможность раскрыть исключительное значение особенностей этих условий в эволюции

животного мира, в процессе освоения суши исходно-водными организмами» (Гиляров, 1949, с. 3). Главную особенность почвы, как среды обитания Гиляров видел в том, что в ней одновременно и в тесном контакте представлены твердая, жидкая и газовая фазы состояния субстрата, обеспечивающие возможность воздушного дыхания при минимальной потере влаги, наличие в почве и минеральных и органических веществ, пригодных для жизни, и автотрофных и гетеротрофных организмов. На большом количестве примеров в книге показаны пути адаптации насекомых и других беспозвоночных к почвенным условиям, как в отношении их питания, так и дыхания, способов передвижения и т.п. Все это сопровождалось эволюцией морфофизиологических черт, осваивавших экологические особенности почв как сухопутной среды обитания.

Исследования Гилярова получили дальнейшее развитие в трудах его учеников и последователей. Б.Р. Стриганова (1996) установила, что освоение почвы как среды обитания обеспечило сухопутным беспозвоночным возможность прогрессивной эволюции, сопровождавшейся активной дивергенцией форм и развитием разнообразных алломорфных приспособлений к питанию, локомоции и ориентации в почве.

Не менее тесна связь растений и микроорганизмов с разнообразием экологических особенностей почв. Еще в 1938 г. основатель микроморфологии почв В. Кубиена обратил внимание на исключительно гетерогенное строение почв как природных тел, характеризующихся исключительным разнообразием в них микроэкологических условий. Он писал, что при микроскопическом изучении строения почв обнаруживается, что это не смесь, не масса разнородных веществ, но «целый организованный микромир» (Kubiёna, 1938).

О своеобразии почв как трехфазных природных систем, характеризующихся исключительным разнообразием экологических условий говорят и микробиологи (Звягинцев, 1978; Добровольская и др., 1996). Они подчеркивают, что каждая почва представляет для микроорганизмов не одну среду, а множество сред обитания, обеспечивающих богатство видового и функционального разнообразия почвенной микробиоты.

По-видимому экологически благоприятные свойства “настоящих почв”, т.е. мелкоземистых и обогащенных органическим веществом, обусловили то быстрое распространение и высокие темпы эволюции жизни на поверхности суши, которые произошли в конце палеозоя. Тем более интересны новые данные о строении и составе почв того времени (Якименко и др., 2000). Вряд ли можно сомневаться в том, что дальнейшая эволюция сухопутной жизни в мезозое еще теснее была связана с развитием почвенного покрова.

К самому последнему геологическому периоду мезозойской эры — меловому, особенно к его середине и второй половине (100–65 млн. лет назад), приурочены такие важные события в развитии природы, как появление и широкое распространение лиственных лесов, степей и пустынь в умеренных широтах северного полушария и вообще довольно четкая дифференциация его на биоклиматические зоны (Марков, 1960). Не будет ошибочным предположить, что столь же существенные изменения происходили и в развитии почвенного покрова. Очевидно, создавались необходимые условия для образования соответствующих почвенно-растительных зон — с ферраллитными корами и почвами в тропическом поясе, подзолистыми почвами под хвойными лесами приполярных широт, дерново-подзолистыми и бурыми лесными почвами лиственных лесов, степных и пустынных почв типа черноземов и каштановых, различных видов засоленных почв. Конечно, все эти почвы, вероятно, не были идентичными современным и несли в своем составе, режимах и свойствах отражение особенностей того времени. Однако общая тенденция появления в почвенном покрове с конца мелового

периода сходных черт с почвами более позднего геологического времени намечается достаточно ясно.

Если в палеогене на обширных территориях Европы и Азии преобладали еще субтропические гумидные условия почвообразования и формировались каолиновые и красноцветные коры выветривания, то в первый период неогена (миоцен) начинаются похолодание и аридизация; соответственно на севере расширяется зона хвойных лесов, а на юге — степных пространств. В связи с изменением биоклиматической обстановки в миоцене под хвойными лесами, вероятно, протекал подзолистый тип почвообразования, и в продуктах гипергенеза накапливались вторичные гидрослюдистые минералы. В южных аридных ландшафтах под степной растительностью, видимо, формировались почвы черноземного и каштанового типов с карбонатными конкрециями.

По мнению В.В. Добровольского (1969, с. 146), «...миоцен, на протяжении которого совершается глубокое изменение условий выветривания и соответственно состава и строения коры выветривания — своеобразный естественноисторический рубеж между древними эпохами и новейшим этапом гипергенеза».

В конце неогена (плиоцен) рельеф, расположение климатических зон, характер растительного и животного мира, почвенного покрова были уже близки к современному, но началось похолодание, что свидетельствовало о начальных фазах великого четвертичного оледенения северного полушария (1,7 млн. лет назад).

Почвы плиоцена и, главным образом, четвертичного периода (антропоген) сравнительно хорошо сохранились в виде погребенных слоев в толщах лессовых и покровных отложений плейстоцена. Конечно, они подверглись определенным изменениям, но все же изучение их строения, состава и свойств дало очень много для суждения об особенностях природных условий, при которых они сформировались. Материалы этих исследований послужили основой развития новой специальной дисциплины — палеопочвоведения. Важное значение для становления этой науки имели труды К.Д. Глинки, В.И. Крокоса, М.Ф. Веклича, И.П. Герасимова и др. Решением Центрального Совета Международного союза почвоведов от 27 апреля 2004 г. рабочей группе по палеопочвоведению придан статус комиссии по палеопочвоведению в составе Международного Союза почвенных наук.

Многочисленные исследования остатков растений и животных в ископаемых почвах плиоцена, плейстоцена и голоцена убедительно свидетельствуют о тесноте их взаимосвязей и сопряженности эволюции в соответствии с изменением климатических и других природных условий (Веклич, 1974; Динесман, 1976; История биогеноценозов СССР в голоцене, 1976; Таргульян, Александровский, 1976; Величко, Морозова, 1982; Гричук, 1982).

В современной биологии все более утверждается мысль о том, что история развития органического мира может успешно проследиваться путем анализа эволюции не только и не столько отдельных видов организмов, но обязательно эволюции сообществ или биogeосистем. Особенно обстоятельно эта позиция обоснована в трудах Г.А. Заварзина (1997).

Неотъемлемым компонентом наземных экосистем является их почвенный покров. Поэтому изучение роли и значения почв в эволюции жизни на Земле представляет одну из важнейших задач не только палеопочвоведения, но и общей теории эволюции биосферы.

Кстати следует вспомнить, что о близости органического мира и почв с геохимической точки зрения писал А.Е. Ферсман в своей фундаментальной «Геохимии». Рассматривая строение и химический состав геосфер, Ферсман анализировал средние величины содержания в них химических элементов — так называемых кларков. Он пришел к следующему знаменательному выводу — «Мы должны признать, что средний состав живого

вещества следует в меньшей степени кларкам атмосферы и гидросферы, а ближе всего и непосредственно следует кларкам почвенного покрова, который в сущности и предопределяет состав организмов» (Ферсман, 1937, с. 261).

Анализируя закономерности распределения редких и рассеянных химических элементов в почвах, А.П. Виноградов (1957, с. 6) пришел к заключению, что «геохимическое изучение основной среды жизни — почв продвигает нас вперед по пути более глубокого познания эволюции флор и фаун далекого прошлого...».

К сожалению, и до настоящего времени еще совсем недостаточно данных о содержании многих химических элементов, особенно в почвах погребенных и древних корях выветривания. Только дальнейшие исследования в этом направлении позволят в будущем разработать концепцию о коэволюции почв и органического мира.

Изучение экологических и эволюционных связей между почвами, растениями и животными приобрело в наше время очень актуальное значение в связи с обостряющейся проблемой сохранения на Земле биологического разнообразия.

На состоявшейся в 1992 г. в Рио-де-Жанейро конференции ООН по окружающей среде и развитию была принята специальная «Конвенция о биологическом разнообразии». Впервые человечество в полной мере осознало свою ответственность за ежегодное исчезновение 10–15 тыс. разновидностей биологических организмов. Учитывая это обстоятельство, Конвенция провозгласила, что «...сохранение биологического разнообразия является общей задачей всего человечества».

Основным условием сохранения биологического разнообразия, указывается в Конвенции, является сохранение *in situ* экосистем и естественных мест обитания. При этом понятие экосистемы определяется в Конвенции как «...динамичный комплекс сообществ растений, животных и микроорганизмов, а также их неживой окружающей среды, взаимодействующих как единое функциональное тело».

С точки зрения почвоведения, очень важно подчеркнуть, что почва является основной средой обитания наземных организмов и входит в экосистемы как неотъемлемый их компонент, поэтому сохранение разнообразия почв должно быть одним из важнейших условий реализации концепции сохранения биоразнообразия.

Почвоведцами и биологами накоплены обширные материалы, доказывающие тесноту связей между разнообразием характерных для них биоценозов, отдельных видов растений, животных и микроорганизмов. Более того, теснота этих связей лежит в основе главного теоретического принципа докучаевского генетического почвоведения — почва является результатом взаимодействия факторов почвообразования, среди которых незаменимая роль принадлежит растениям, животным и микроорганизмам. Следовательно, разнообразие почв на Земле в значительной мере определяется разнообразием живых существ, а разнообразие последних связано с разнообразием почв.

На основе этого принципа получили признание такие «пограничные» дисциплины, как индикационная геоботаника (Викторов, Ремезова, 1988), зоологическая диагностика почв (Гиляров, 1965), индикационная зоология (Криволицкий, 1985), которые успешно используют установленные почвенно-биологические корреляции в научных и практических целях.

Многочисленные почвенно-экологические исследования показали многообразие и неразрывность взаимосвязей почв с разнообразием органического мира. Это относится к связям структурно-функциональным, эволюционно-историческим, биогеохимическим, экологическим, географическим (Ковда, 1973; Звягинцев, 1978; Покаржевский, 1985; Добровольский, Никитин, 1990; Карпачевский, 1993; Криволицкий, 1994).

Все шире закономерности этих взаимосвязей используются в таких смежных естественных науках, как палеонтология, палеогеография, палеоантропология, археология и др.

С точки зрения сохранения биологического разнообразия, особый интерес представляет изучение древних и реликтовых почв. Некоторые из них находятся под угрозой полного исчезновения (эрозия, застройка и т.п.), а между тем в них находятся специфические для этих почв и прошлых исторических эпох организмы либо их остатки (Добровольский, 1996). Кроме того, необходимо иметь в виду, что почвы обладают естественно-исторической «памятью» в виде сохранения в их составе, а частично и в свойствах, реликтовых признаков, несущих информацию об экологических условиях прошлых времен почвообразования. Таковыми служат различные органоминеральные почвенные новообразования (ортштейны, ортзанды, карбонатные и солевые горизонты, мерзлотные турбационные почвенные структуры, вторые гумусовые горизонты, сохранившиеся в профилях современных почв, и др.).

Становление и эволюция разнообразных форм жизни на Земле неразрывно связаны с эволюцией среды их обитания. На суше этой средой обитания изначально были органоминеральные пленки, образовавшиеся около 2 млрд. лет назад под воздействием цианобактериальных сообществ на влажных поверхностях подстилающих горных пород и функционально сходные с примитивными маломощными почвами.

Дальнейшее развитие и преобразование примитивных почв в «настоящие» полнопрофильные почвы осуществлялось в процессе совместной эволюции (коэволюции) почв, растений и почвообитающих животных, т.е. эволюции биогеоценозов и ландшафтов в разных эколого-географических условиях.

Литература

- Веклич М.Ф. 1974. Палеопедология — наука о древнем почвообразовании // Палеопедология. Киев: Наукова думка. С. 3–14.
- Величко А.А., Морозова Т.Д. 1982. Изменение природной среды в позднем плейстоцене по данным изучения лессов, криогенных явлений, ископаемых почв и фауны // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М.: Наука. С. 115–120.
- Вернадский В.И. 1944. О значении почвенной атмосферы и ее биогенной структуры // Почвоведение. № 4–5. С. 137–143.
- Викторов С.В., Ремезова Г.Л. 1988. Индикационная геоботаника. М.: Изд-во Моск. Ун-та. 168 с.
- Вильямс В.Р. 1951. Развитие первичного почвообразовательного процесса // Собр. соч. Т. 6. М.: Сельхозгиз. С. 284. (опубл. впервые в 1938 г.)
- Виноградов А.П. 1957. Геохимия редких и рассеянных элементов в почвах. М.: Изд-во АН СССР. С.6.
- Гиляров М.С. 1965. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука. 269 с.
- Гиляров М.С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.;Л.: Изд-во АН СССР. С. 280.
- Глазовская М.А. 1950. Влияние микроорганизмов на процессы выветривания первичных минералов // Изв. АН КазССР. Сер. почв. Вып. 6
- Гричук В.П. 1982. Растительность Европы в позднем плейстоцене // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М.: Наука. С. 92–109.
- Динесман Л.Г. 1976. Голоценовая история биогеоценозов Русской равнины в позднем антропогене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С. 122–132.
- Добрецов Н.Л. 2005. О ранних стадиях зарождения и эволюции жизни // Вестн. ВОГиС. №1. С. 43–54.
- Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Звягинцев Д.Г. 1996. Почвы и микробное разнообразие // Почвоведение. № 6. С. 699–705.
- Добровольский В.В. 1969. География и палеогеография коры выветривания СССР. М.: Мысль. С. 146.

- Добровольский Г.В. 1996. Значение почв в сохранении биологического разнообразия // Почвоведение. № 6. С. 694–699.
- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. 1990. Функции почв в биосфере и экосистемах (экологическое значение почв). М.: Наука. 260 с.
- Добровольский Г.В., Чернова О.В., Быкова Е.П., Матекина Н.П. 2004. Роль и значение заповедников в фундаментальных исследованиях почв и природных условий России // Известия Самарского научного центра РАН. Самара. С. 130–139.
- Заварзин Г.А. 1997. Становление биосферы // Микробиология № 6. С. 725–734.
- Заварзин Г.А., Крылов И.Н. 1983. Цианобактериальные сообщества — колодец в прошлое // Природа. № 3. С. 59–69.
- Звягинцев Д.Г. 1978. Некоторые концепции строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение. № 4. С. 48–56.
- История биогеоценозов СССР в голоцене. 1976. М.: Наука. 290 с.
- Камшилов М.М. 1974. Эволюция биосферы. М.: Наука. № 1. 255 с.
- Каратыгин И.В. 1993. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат. 115 с.
- Карпачевский Л.О. 1993. Экологическое почвоведение. М.: Изд-во Моск. ун-та. 184 с.
- Ковда В.А. 1973. Основы учения о почвах. М.: Наука. Т. 1. С. 112..
- Колчинский Э.И. 1990. Эволюция биосферы. Л.: Наука. 235 с.
- Криволицкий Д.А. 1985. Индикационная зоология // Природа. № 7. С. 86–91.
- Криволицкий Д.А. 1994. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука. С. 270.
- Криштофович А.Н. 1950. Эволюция растений по данным палеоботаники // Проблемы ботаники. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР.
- Лозина-Лозинский Л.К. 1984. К вопросу об анабиозе микроорганизмов при высушивании и промораживании // Экспериментальный анабиоз. Тезисы докл. 2-ой Всесоюзн. конференции по анабиозу. Рига. С. 22.
- Маракушев А.А. 2000. Астробиология — иллюзорная наука // Вестн. РАН. № 3. С. 223–226.
- Марков К.К. 1960. Палеогеография. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 222–228.
- Опарин А.И. 1957. Возникновение жизни на Земле. М.: Изд-во АН СССР.
- Палеопедология. 1974. Киев: Наукова думка. 215 с.
- Покаржевский А.Д. 1985. Геохимическая экология наземных животных. М.: Наука. С. 15.
- Полынов Б.Б. 1948. К вопросу о роли элементов биосферы в эволюции организмов // Почвоведение. № 10. С. 601.
- Полынов Б.Б. 1945. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах. // Почвоведение. № 7. С. 327–339.
- Пономаренко А.Г. 1989. Наземные беспозвоночные // Природа. № 5. С. 14.
- Розанов А.Ю. 2000. Бактериально-палеонтологический подход к изучению метеоритов // Вестн. РАН. № 3. С. 214–226.
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А. 1997. Бактериальная палеонтология // Вестн. РАН. № 3. С. 241–245.
- Розанов А.Ю., Хувер Р., Жегалло В.И. 2002. Исследование взвешенного вещества // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН. С. 136–155.
- Соколов Б.А., Федонкин М.А. 1988. Ранние этапы развития жизни на Земле // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 118–142.
- Соколов Б.С., Барсков И.С. 1988. Палеонтология и эволюция биосферы // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 245–254.
- Спирин А.С. 2001. Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни // Вестн. РАН. № 4. С. 326.
- Страхов Н.М. 1971. Развитие литогенетических идей в России и СССР. М. 608 с.
- Стриганова Б.Р. 1996. Адаптивные стратегии освоения животными почвенного яруса // Почвоведение. № 6. С. 714–721.
- Суетова И.А. 1976. География живого вещества // Природа. № 2. С. 34–37.
- Сушкина Н.Н., Цюрупа И.Г. 1973. Микрофлора и первичное почвообразование. М.: Изд-во Моск. ун-та. 157 с.
- Таргульян В.О., Александровский Л.Г. 1976. Эволюция почв в голоцене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С. 57–79.

- Ферсман А.Е. 1937. Геохимия. Л. ОНТИ. Т. 1. 260 с.
- Холодный Н.Г. 1942. Возникновение жизни и первичные организмы // Изв. Армянск. фил. АН СССР. № 9–10. С. 104
- Чалышев В.И. 1968. Открытие ископаемых почв в пермских и триасовых отложениях // Докл. АН СССР. Т. 182. № 2. С. 426–430.
- Якименко Е.Ю., Таргульян В.О., Чумаков Н.М. и др. 2000. Палеопочвы в верхнепермских отложениях, река Сухона (Бассейн Северной Двины) // Литология и полезные ископаемые. № 4. С. 376–390.
- Dobzhansky Th. 1953. Genetics and the origin of species. New York. 364 p.
- Feakes C.R., Holland H.D., Zbinden E.A. 1989. Ordovician paleosols at Arisaig Nova Scotia, and the evolution of the atmosphere // Paleopedology: Nature and application of paleosols. Catena supplement 16. P. 207–232.
- Gilbert W. 1986. The RNA World // Nature. Vol. 319. No. 6055. P. 618.
- Kubiena L.W. 1938. Micropedology. Iowa: Ames. 243 p.
- Retallack Gregory J. 2001. Soils of the past. An introduction to paleopedology. Second edition. Blackwell Science. 404 p.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ И БИОРАЗНООБРАЗИЯ

4. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ

УДК 575.87:591.531.1

Эволюция фитофагии

А.Г. Пономаренко

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: aponom@paleo.ru

Эволюция взаимоотношений растений с фитофагами популярный ныне, но еще далеко не исследованный предмет. Большую часть истории Земли на ней существовала преимущественно прокариотная биосфера, состоявшая из продуцентов и редуцентов. Евкариоты существовали в качестве минорного компонента и распространялись сначала в планктонных экосистемах. На континентах сосудистые растения начали распространяться после того как беспозвоночные создали примитивные почвы, перерабатывая органику бактериальных матов. На суше детритные цепи преобладают над пастбищными. В палеозое сначала потреблялись генеративные органы сосудистых растений, затем начало увеличиваться потребление соков растений, потребление их зеленой массы сильно увеличивается в кайнозое.

Ключевые слова: эволюция, фитофагия.

Взаимоотношения растений и животных привлекают внимание с классических времен и число посвященных им публикаций несчетно. Большая часть из них посвящено современным животным и растениям, но и взаимоотношения ископаемых форм не обойдены вниманием, особенно в последнее время. Достаточно упомянуть наиболее полный обзор Конрада Лабандейры (Labandeira, 2002), содержащий обширную библиографию. Настоящая работа не претендует на подобную полноту, она посвящена рассмотрению вопросов, относительно которых у меня возникли сомнения в принятой интерпретации. Приводится и наиболее общая картина эволюции фитофагии, поскольку русскоязычная литература по этому вопросу далеко не так богата, как англоязычная.

Прежде всего необходимо определить предмет рассмотрения, хотя на первый взгляд всё кажется однозначным. Однако более пристальное рассмотрение показывает, что это далеко не так. Прежде всего, сам термин «фитофагия» должен переводиться как «поедание растений», однако следует ли сюда относить поедание цианобактерий, являющихся прокариотами, и, тем самым, к растениям не принадлежащих? С другой стороны, вся мортмасса, в том числе и растительного происхождения, перерабатывается редуцентами, которые не считаются фитофагами. Кем же в этом случае являются грибы и насекомые, живущие за счет древесины живого дерева, которая в действительности живой практически не является, не участвуя в обмене веществ и ничем не отличаясь от древесины мертвого ствола? Эти грибы и насекомые фитофаги или редуценты? Палеозойские леса большую часть времени были залиты водой. Представим себе, что падает вайя крупного папоротника или птеридосперма. В воде она способна долгое время жить, следует ли ее относить к мортмассе или биомассе и, соответственно, кем считать поедающих ее

животных? Ведь она довольно долго способна к фотосинтезу и участвует в газообмене. Она может образовывать рубцовую ткань вокруг объединенных мест, поэтому такие повреждения на палеонтологических объектах будут восприниматься как прижизненные, ничем не отличаясь от повреждений листьев на самом растении.

Представляется целесообразным считать **фитофагами** любые организмы, живущие за счет фотосинтетиков (продуцентов) и прокариотической и эукариотической природы, понимая, что встречаются некоторые особые случаи, вроде описанных выше или питания за счет бесхлорофильных паразитических растений. Следует принимать во внимание, что разные фитофаги могут существенно отличаться по своим потребностям и разные растения существенно различны в качестве пищевого ресурса. Даже разные возрастные стадии одного и того же животного могут существенно отличаться по требованиям к пище. Малоподвижным и растущим организмам нужно больше пластических веществ, белков, из которых они строят свое тело. Животные с активным образом жизни нуждаются в повышенном содержании энергоресурсов — полисахаридов и жиров. Так, малоподвижные сосущие насекомые, питающиеся бедным белком и богатым сахарами соком растений, почти не используют сахара и выбрасывают их из кишечника. Наоборот, большинство активно летающих насекомых поглощает богатый сахарами нектар и часто не использует никакой другой пищи. Наземные растения с точки зрения их пищевой ценности резко отличаются от водных. Водные растения состоят преимущественно из белка протоплазмы, они могут быть весьма полно преобразованы в биомассу фитофагов. Совсем иное дело наземные растения. Основная часть их биомассы состоит из полисахаридов — лигнина и целлюлозы. Поэтому их использование фитофагами затруднено. Таким образом, фитофаги оказываются существенно разными и растения как пищевой ресурс также существенно различны.

Однако этим терминологические сложности не ограничиваются. В англоязычной литературе термин «herbivorous» применяется как синоним фитофага вообще, хотя питание травой достаточно сильно отличается от питания листьями деревьев. Этот термин употребляется даже для характеристик экосистем палеозоя и мезозоя, когда травы вовсе не было. Поэтому нужно определить отдельные виды фитофагии, но и здесь следует помнить, что границы между разными видами вряд ли удастся сделать абсолютными. Сначала следует отделить случаи, когда продуцент поглощается целиком. Это наиболее характерно для водных экосистем, где консумент, как правило, много крупнее продуцента. Изредка такие случаи встречаются и на суше, например при питании позвоночных травянистыми растениями, выдерживаемыми из почвы. Важной особенностью такого способа питания является то, что консумент выступает здесь как фактор эволюции и регулятор численности продуцента, препятствуя переэксплуатации ресурса. Такой способ питания можно назвать **голофагическим**. Далее следует выделить питание зелеными частями растений. Здесь консумент также влияет на плотность популяции и состояние экосистемы в целом, снижая продукционные возможности, что может привести к конкурентному вытеснению экосистемы соседней. Важны способность растения к восстановлению и состав фотосинтезирующего органа. У споровых и голосеменных листья содержат много целлюлозы, питание ими мало чем отличается от потребления мортмассы, и консументу нужно потребить значительный объем зеленой массы ради получения необходимого количества белка. Листья гнетовых и покрытосеменных гораздо богаче белком и быстрее восстанавливаются после объедания. Получение одного и того же количества белка принесет в среднем гораздо меньше вреда покрытосеменным по сравнению с голосеменными. Еще меньше страдают травянистые растения, особенно злаки. Способ питания фотосинтезирующими частями растений можно называть **филлофаги-**

ей, независимо от того, являются ли такие части растений листьями. С филофагией наиболее сходна **ризофагия** т.е. питание корнями, но здесь мы почти не имеем каких-либо палеонтологических свидетельств, так что ниже ризофагия не рассматривается. Особым видом фитофагии является **лимфофагия** — высасывание жидкостей с помощью разнообразных сосущих аппаратов. Может высасываться содержимое клеток, когда консумент получает все ее содержимое, оставляя трудно усваиваемую стенку, соки из сосудов, флоэмы и ксилемы, последние гораздо беднее; часто потребитель извлекает почти исключительно белок, выбрасывая остальное вместе с сахарами; в палеозое весьма распространенным было высасывание незрелых семезачатков; наконец, в позднем мезозое и кайнозое весьма распространенным стало высасывание нектара, специально производимого растениями для привлечения опылителей. Затраты на производство нектара могут достигать 10% всех затрат на размножение. При этом способе питания растения, как правило, повреждаются намного меньше. Наконец, возможно преимущественное или полное питание генеративными органами растений, которое можно назвать **гименофагией**. Этот способ питания очень выгоден для консумента, поскольку эмбриональные ткани этих органов гораздо ближе по составу к клеткам животных. Растения довольно легко мирятся с таким способом потребления, получая услуги опылителей и разносчиков спор. У насекомых такой способ питания был особенно распространенным в палеозое и мезозое, у позвоночных — в кайнозое.

На суше однако главными потребителями растений выступают **детритофаги**, потребители мортмассы (Shurin et al, 2006). Сюда следует относить и потребителей древесины живых деревьев, ведь деревья состоят в основном из так называемой «не дышащей биомассы», ничем в сущности от мортмассы не отличающейся. Экосистема заинтересована в возможно более быстрой переработке мортмассы и возвращении биогенов в круговорот. В современных водных экосистемах переработка мортмассы осуществляется в основном голофагами, в древних акваториях преимущественно в основном работали сульфаторедукторы. Ныне моря и многие континентальные водоемы олиготрофны, в палеозое и мезозое часто были евтрофными и аноксийными. Переработка мортмассы на суше затруднена тем, что лигнин и целлюлоза имеют дефицит азота. В ее переработке весьма важна роль деструкторов, измельчающих растительные остатки и многократно увеличивающих площадь, доступную воздействию грибов и бактерий, в том числе и азотофиксирующих.

Далее следует рассмотреть вопрос о том, для чего вообще экосистеме нужны растительноядные животные, почему она позволяет изъятие биомассы консументам, не ограничиваясь продуцентами, создающими биомассу, и редуцентами, ее перерабатывающими. Ведь уже в глубоком докембрии возникает весьма совершенное образование - водорослево-бактериальный мат, состоящий из тесно взаимодействующих продуцентов и редуцентов и вроде бы вполне обходящийся без консументов. Полезность и даже необходимость в экосистеме редуцентов несомненна, но полезность для экосистемы потребления зеленой фотосинтезирующей массы требует специального объяснения. Тем не менее, эволюция пошла в сторону все большей и большей роли в экосистемах консументов, выстроенных в несколько порядков. Следует полагать, что консументы биомассы имеют в экосистемах весьма важную роль, за что экосистема их и содержит. Экосистемы с потребителями живого вещества оказываются лучше, устойчивее, чем без них. И это несмотря на то, что потребители живого вещества обходятся экосистеме недешево. Особенно это касается высших трофических уровней. Поскольку биомасса на каждом трофическом уровне меняется примерно на порядок (Odum, 1971), существование даже незначительного по биомассе высшего трофического уровня с неизбежностью требует

на несколько порядков большей биомассы продуцентов, обеспечивающих их существование. Ролей, которые играют в экосистеме потребители живого вещества, в первую очередь две: они увеличивают устойчивость экосистемы за счет разделения центров продукции и центров дыхания и осуществляют регуляцию плотности популяции. Первое есть один из важнейших способов поддержания устойчивости биогеохимических круговоротов (Маргалеф, 1992), второй также снижает безвозвратные потери органики в ходе круговорота.

Огромное значение прокариотических организмов в функционировании биосферы Земли общеизвестно и не требует специального рассмотрения. Далеко не столь однозначны наши знания об эволюции этой роли. Из более простого строения прокариот обычно делается вывод об их первичности, о происхождении от них эукариот путем симбиогенеза и, следовательно, о существовании первичной чисто прокариотической биосферы. Однако, первичность далеко не однозначно следует из примитивности. Существуют же еще более примитивные организмы — вирусы, но паразитический образ жизни доказывает вторичность их простоты. Надо же было им на ком-то паразитировать! Конечно, происхождение прокариот от эукариот маловероятно, слишком разнообразна биохимия прокариот, но гипотеза об их независимом возникновении от протобионтов должна быть принята к рассмотрению. Действительно, с симбиогенетическим происхождением эукариот далеко не все благополучно. Органеллы эукариот обычно производят из «захваченных» прокариот, но захватить могут только эукариоты, способные к голозойному питанию. Прокариоты этого сделать не могут. Симбиотический путь усложнения организации, тем самым, открыт только для эукариот. Вполне может оказаться, что какие-то первичные эукариоты, способные к голозойному питанию за счет манипулирования стенкой тела, существовали столь же давно, как и прокариоты современного типа. Во всяком случае, палеонтология дает все больше данных в пользу такого предположения (Bridgewater et al., 1981; Buick, 1991; Han, Runnegar, 1992; Brocks et al., 1999, Розанов, 2003; Сергеев В.Н., Ли Сень-джо, 2006).

Близкое время возникновения еще не означает, что роль про- и эукариот в функционировании экосистем сразу стала подобной современной. Действительно, большую часть истории Земли экосистемы были преимущественно прокариотическими, и роль прокариот становилась тем значительнее, чем глубже мы погружаемся в геологическую историю. При этом биосфера Земли достаточно долго оставалась преимущественно прокариотической и во времена, когда существование эукариот представляется доказанным. Возникает вопрос, почему эукариоты столь долго не ограничивали деятельность прокариот теми же рамками, что в современной биосфере? В первую очередь это относится к продуцентам и особенно к фотосинтетикам, эксплуатирующим неисчерпаемый ресурс энергии - солнечный свет. Эукариоты оставили современным фотосинтезирующим прокариотам, за исключением океанической микробной петли, одни лишь неудобья - пересольные лагуны и водоемы с неустойчивым режимом, в остальные биотопы прокариотические фотосинтетики не допускаются. В то же время известно, что в позднем протерозое, когда уже заведомо существовали эукариоты, строматолиты, постройки прокариотических водорослей, занимали гигантские площади в мелководной зоне, наиболее удобной для жизни фотосинтетиков. В фанерозое постройки цианобактерий сохраняются почти исключительно в континентальных водоемах, но и здесь их распространенность резко уменьшается в кайнозое. Таким образом, можно констатировать постепенное сокращение ценозообразующей роли фотосинтезирующих прокариот и увеличение таковой эукариот. Происходит это потому, что прокариотические экосистемы имеют целый ряд свойств, не позволяющих им сводить балансы биогеохимических круговоротов без

весьма значительных потерь. В то же время общий объем производимой прокариотами экосистемной работы, по-видимому, даже увеличивается за счет редуцентов, разлагающих вместе с грибами огромные массы органики, производимой фотосинтезирующими эвкариотами и возвращающих биогены в биотический круговорот.

Пространственная организация про- и эвкариотических биосфер различна. Прокариотическая биосфера не поднимается над поверхностью лито- и гидросферы, образуя лишь одноклеточный слой или многоклеточный мат толщиной в несколько сантиметров, но глубоко проникает в литосферу. Эвкариотическая биосфера покрывает поверхность литосферы толстым слоем, совершенно осваивает гидросферу, но слабо простирается вглубь литосферы. Эта разница связана в первую очередь с существенно разными размерами про- и эвкариот. За счет непосредственного клеточного взаимодействия эвкариоты способны создавать макромерные многоклеточные организмы. Разница в пространственной организации приводит к существенно разной продукции фотосинтетиков в про- и эвкариотической биосферах, при практически равной удельной продукции прокариотических матов максимальная продукция на единицу площади территории у эвкариот несравненно выше. Подобные отношения существуют и в гидросфере. Прокариотические фотосинтетики здесь состоят из планктонных организмов, сосредоточенных в довольно тонком слое под поверхностью воды и в совсем тонком бентосном слое. Здесь также продукция не может быть очень высокой.

Средняя продукция в прокариотических системах не может быть высокой еще и потому, что при отсутствии регулирующей роли консументов, поддерживающих оптимальную плотность популяции, неизбежны резкие ее колебания, приводящие к катастрофическим снижениям биомассы и выводу части неокисленной органики за пределы экосистемы. Опасность таких колебаний и заставляет экосистему не ограничиваться продуцентами, создающими биомассу, и редуцентами, перерабатывающими мортмассу. В ходе эволюции увеличивалось значение в экосистемах консументов, выстроенных в несколько порядков.

Будучи осмотрофами, прокариоты не могут выступать в роли совершенного регулятора плотности популяции других прокариот из-за невозможности индивидуального выбора жертв. Они будут действовать на все окружение сразу, радиус воздействия невелик, и место действия мало изменчиво из-за ограниченности возможностей передвижения. Поэтому высока вероятность гибели и регулируемых и регулятора, устойчивость всей системы не повышается. Таким образом, лучше не называть хищными даже бактерий, нападающих на других живых прокариот. Недаром такой образ жизни остался мало распространенным. Как регулятор плотности прокариот могут выступать бактериофаги, но и они плохие регуляторы из-за отсутствия у них способности к активному движению. Эти же факторы — осмотрофное питание и ограниченность передвижения — не позволяют прокариотам организовать существенное разделение центров продукции и дыхания. Продуценты и редуценты прокариотических экосистем обязательно должны быть близко расположенными в пространстве. Недаром они так склонны организовывать водорослево-бактериальные маты, где продуценты и редуценты фактически соединены в симбионтный организм. Слаборегулируемые и низкоустойчивые прокариотические экосистемы, не умея предотвращать вредные воздействия, очень быстро восстанавливаются при наступлении благоприятных условий (экспелеренты, г-отобранные организмы). Поэтому прокариотические экосистемы должны препятствовать появлению или, во всяком случае, заметной деятельности макроорганизмов, которые могли бы выступать в качестве регуляторов. Прокариотический экосистеме просто незачем тратить на их содержание. Кроме того, при любой кризисной ситуации в преимущественно прока-

риотической экосистеме, где макроорганизмы будут присутствовать в виде минорного элемента, последние будут гибнуть в первую очередь. Сильные колебания плотности популяции «выметают» из такой системы макроскопические организмы. Это должно сильно растягивать время между появлением эвкариотических и метазойных организмов или, во всяком случае, приобретением последними существенной экологической роли, что мы и видим в геологической истории. В прокариотических экосистемах хищники не только не нужны, но и вредны. Недаром и ныне преимущественно прокариотические и преимущественно эвкариотические водорослевые маты существуют практически отдельно, и первые из них почти не заселяются животными, в том числе и столь вездесущими, как насекомые.

Ныне единственной экосистемой, включающей прокариотических фотосинтетиков - нано- и пикопланктон и протозойных консументов является так называемая микробная петля - сообщество, поддерживаемое совершенным выеданием в олиготрофном состоянии. В фотической зоне, по-видимому, вообще невозможно обеспечить хотя бы частичное заикливание биогенов только за счет прокариот-редуцентов, без участия каких бы то ни было фильтраторов. Необходимо какое-то концентрирование мортмассы на дне или поверхностях раздела водных масс - слое скачка. До возникновения сообществ типа микробной петли существовали только такие экосистемы, основанные на планктонных фотосинтетиках. С их возникновением появляются экосистемы, способные осуществлять биогенный круговорот в фотической зоне и соответственно значительно повышать продуктивность и устойчивость экосистем. Представляется, что именно планктонные экосистемы оказались тем местом, где возможно взаимодействие между прокариотическими фотосинтетиками и эвкариотическими консументами, где эволюция эвкариотических организмов оказалась разрешенной.

Ситуация в планктонных экосистемах оказывается существенно отличной. В отличие от матов и даже плавающих агрегатов, они практически не могут быть организованы на чисто прокариотической основе из-за сложности организации осмотрофного питания в достаточно дисперсной экосистеме. Неизбежными становятся резкие колебания плотности популяции, перепотребление биогенов, массовая гибель, значительная потеря органики из-за высокого отношения поверхности к объему, расходывание кислорода на ее окисление, причем эти процессы шли с положительной обратной связью. Здесь необходимо включение эвкариотических консументов с голозойным питанием, способных осуществлять регуляцию плотности популяции. Действительно, из геологической истории мы знаем, что в планктонных экосистемах организмы, принимаемые за эвкариот, появляются раньше и в большем числе. Создается новое экологическое образование — микробная петля. Ранняя история взаимоотношений фитопланктона и зоопланктона была рассмотрена М.Б. Бурзиным (1994) и Н. Баттерфилдом (Butterfield, 1997, 2001). В кембрии возникшие членистоногие фильтраторы начинают довольно активно потреблять планктон и регулировать плотность популяции. Артроподизация пелагиали вела к увеличению объема фотической зоны, увеличению продукции и значительно большей равномерности ее потребления за счет пеллетного транспорта (Пономаренко, 2004). В связи с повышением устойчивости морских экосистем разнообразие организмов увеличилось не менее чем на порядок. В ордовике главными пелагическими фильтраторами стали граптолиты, и повышение устойчивости экосистем увеличило разнообразие в несколько раз. Неясно, кто был основным фильтратором после вымирания граптолитов, но, судя по распространенности аноксических явлений в позднем палеозое и мезозое, они вряд ли были совершенными. Ныне роль главных фильтраторов перешла к ракообразным, в первую очередь к копеподам и евфаузидам. Эта палеосукцессия сопровождалась увеличением

объема пригодного для обитания объема воды как за счет увеличения глубины фотической зоны, так и за счет увеличения возможности донного обитания, в том числе и для инфауны.

Регулирование плотности популяции происходит благодаря сложной иерархической системе воздействий, но все они объединяются одной общей чертой - регулирование осуществляется за счет изъятия части биомассы экосистемы или препятствием ее появлению, что мало отличается от первого, так как в обоих случаях результатом будет снижение числа размножающихся особей и уменьшение темпа нарастания биомассы. Это уменьшение будет тем большим, чем больше сам темп нарастания биомассы, чем больше плотность популяции. Никаких иных способов регулирования не существует. Безудержно размножаясь в геометрической прогрессии, компоненты экосистемы могут произвести больше мортмассы, чем в состоянии переработать редуценты. Особенно большим избыток мортмассы может быть в случае массовой гибели при катастрофической переэксплуатации ресурсов. Экосистема старается уменьшить мортмассу, так как при невозможности ее переработки редуцентами значительная часть биогенов и свободной энергии в виде восстановленного углерода неизбежно уйдет за пределы экосистемы. Еще вреднее избыток мортмассы в экосистемах с ограниченным притоком кислорода. Здесь избыток мортмассы останавливает ее переработку, и наиболее совершенные оксифильные редуценты перестают работать, пока избыточная мортмасса не будет захоронена в осадках. Если же совершенных конкурентов близко не окажется, то и весьма несовершенная система сможет существовать как угодно долго. Возможно, что именно в этом может содержаться объяснение известного противоречия между ранним появлением эвкариот и длительным сохранением прокариотической биосферы, где эвкариоты присутствовали только в виде минорного компонента главным образом в планктоне (Розанов, 2003). Весьма показательным, что и в бентических сообществах, существовавших в фотической зоне обширных мелководий, не происходит вытеснение прокариотических экосистем эвкариотическими, хотя, кажется, ничто не препятствует макроводорослям вытеснять маты, перехватывая весьма дефицитный в водных экосистемах свет. На то, с какой скоростью может происходить такой процесс, указывает быстрое распространение морских трав после возникновения в середине мела покрытосеменных растений. Эта смена происходила уже внутри эвкариотического мира. Преимущественно прокариотический мир продолжает существовать вплоть до «Великой Агрономической Революции», положившей ему предел за счет деятельности более совершенных фильтрационных систем (Butterfield, 1997, 2001; Пономаренко, 2004). В дальнейшем характер биотических отношений зависел не столько от совершенства самой биотической организации, сколько от возможностей, предоставляемых биоте строением водной массы мирового океана, зависящей от термогалинной циркуляционной системы. При «теплой биосфере», когда доминировал галинный компонент и широко распространялась аноксия, экосистема океана в известной степени частично возвращалась к дофанерозойской организации. При «холодной биосфере» с возникновением психросферы океан становился в большей степени олиготрофным с совершенным выеданием и большим развитием донной, в том числе и глубоководной, биоты. Подобным образом действовали и биотические кризисы. В кризисной ситуации появлялась низкоразнообразная, в значительной степени микробная, биота, с окончанием кризиса восстанавливались более разнообразные олиготрофные экосистемы. На эти колебания накладывалось воздействие поступательного процесса изменения условий выветривания, эрозии и седиментации на континентах, связанного с эволюцией наземной флоры, поскольку морская биота по образному выражению Хелен Таппан, «сидит за солью» (Тарпан, 1968), завися от поступления биогенов с континентальным стоком.

Рассмотрим теперь эволюцию биотического круговорота на континентах. Если обратиться к учебникам, то можно подумать, что выход жизни на сушу произошел в девоне с появлением сосудистых растений и четвероногих позвоночных. В действительности жизнь на суше существовала столько же, сколько существовала суша, то есть с ядер микроконтинентов в глубоком архее. По большей части это были биопленки на твердых субстратах и водорослево-бактериальные маты на плоских, заливаемых водой поверхностях. По-видимому, довольно рано появились эвкариотические одноклеточные водоросли и грибы, но основную биомассу суши, как и в море, долгое время составляли прокариоты.

Ландшафт первичной суши сильно отличался от современного. Даже если не принимать во внимание возможную меньшую высоту рельефа из-за меньшей толщины континентальной коры, рельеф должен был быть более плоским из-за сильной эрозии в отсутствии растительного покрова. По той же причине химическое выветривание должно было быть слабее, а физическое, наоборот, сильнее. Наклонные рыхлые субстраты отсутствовали, быстро смываемые плащевым стоком. Ныне сильная эрозия возникает только на пахотных землях, в природе она сдерживается растениями. Наиболее яркие примеры природных эродированных ландшафтов можно ныне видеть в пустынях, но и там эрозия намного слабее, так как пустыни возникают из-за дефицита осадков. В общем, ныне эрозия обратно пропорциональна количеству осадков. В древности эродированные ландшафты должны были возникать и при самом высоком уровне осадков, степень эрозии была прямо пропорциональна количеству осадков. Из-за того же отсутствия растительности постоянной речной сети не было, и доминировал плащевой сток. Реки не имели сформированных русел, преобладали «блуждающие реки». Разгрузка потоков, часто имевших характер селей, могла происходить практически в любом месте. В результате смыва наклонных рыхлых субстратов ландшафт становился корытообразным – широкие плоские равнины, занятые «равнинным пролювием», тянувшиеся на десятки и сотни километров от моря к горам, и почти вертикальные останцы голых коренных пород. Осадки перемывались стоком и приливными волнами, равномерно распределяясь на больших площадях, так что мощность осадков была невелика, несмотря на выветривание и эрозию. Именно эта почти горизонтальная поверхность и была занята водорослево-бактериальным матом.

Водорослево-бактериальные маты беззащитны против их захоронения пелитовым материалом, что неизбежно при высокой мутности воды из-за сильной эрозии. Мат в целом погибал, но легко восстанавливался за счет выхода на поверхность подвижных фотосинтетиков типа *Microcoleus* и самосборки, поскольку и другие его компоненты были легко расселяющимися и быстро размножающимися эксплорентами. Захороненное органическое вещество перерабатывалось бактериями-редуцентами и грибами или обугливалось и сохранялось в виде лигнитов. При этом не возникала почва как достаточно гомогенная биокосная система. Минеральные прослойки препятствовали доступу кислорода к органике и снижали возможность работы редуцентов. Положение изменилось с появлением олигохет, унираммийных членистоногих (эвтикарциноидов, архидесмид, кампекаррид, ногохвосток) и клещеобразных хелицероных. Они начали перерабатывать органику матов, перемешивая ее с продуктами выветривания, и придавали прапочве скважинность, снабжая ее кислородом. Древнейшие возникшие таким способом прапочвы сходами известны из отложений верхнего ордовика (Retallack, Feakes, 1987). К позднему силуру уже складывается близкий к современному почвенный коадаптивный комплекс, включающий высокоспециализированных хищников — многоножек и хелицероных (Jeram et al., 1990). Быстрому развитию почвообитающих и почвообразующих животных спо-

собствовало то, что органика матов не включала столь большого количества труднорастворимых высокополимерных углеводов, как органическое вещество сосудистых растений и легко усваивалась животными.

Ранним этапам существования на суше растений посвящено несравненно больше работ, чем животным. Содержательный обзор знаний о ранних растениях был опубликован П. Кенриком и П. Крейном (Kenrick, Crane, 1997). Первыми (ордовик-ранний силур) появляются тетрады спор, принадлежавших, скорее всего, печеночникам. Наиболее вероятными их предками были колеохетовые харовые водоросли. Макроостатки этих растений неизвестны, скорее всего, они возникли на суше (Мейен, 1992). Можно предполагать, что сначала началось распространение высших растений на твердые субстраты и освоение растениями рыхлых наклонных, лишь потом проптеридофиты постепенно начали вытеснять маты с горизонтальных заливаемых поверхностей. Печеночники могут довольно успешно сдерживать эрозию, плотно прирастая ризоидами к субстрату по всему таллосу. В конце силура начинается активное вытеснение водорослево-бактериальных матов с их прежних местообитаний в экологические неудобья. Массовое появление в захоронениях макроостатков проптеридофитов, тем самым, означает не «выход растений на сушу», а, наоборот, переселение их в водоемы. К этому времени почвенная биота, состоявшая из бактерий, протозоев (раковинные амебы), грибов и беспозвоночных (олигохеты, эвтикарциноиды, «многоножки»), включая олигомерных, клещи и другие паукообразные), была уже практически сформирована. Почвообразовательный процесс заметно ускорился. Наконец, в раннем девоне сосудистые растения заняли практически все местообитания водорослево-бактериальных матов. С распространением сосудистых растений в экосистемах увеличилось производство трудно разложимого детрита — целлюлозы и лигнина, условия существования почвенной фауны стали более стабильными за счет их медленной переработки. Использование высокополимерных полисахаридов было очень важным, строя из них стенки клеток, в первую очередь сосудов, растения решали сразу две главные проблемы наземного существования — транспорт воды и биогенов к фотосинтезирующим органам и сохранение формы в мире с действием силы тяжести. Фотосинтезирующая часть экосистемы стала трехмерной, что резко увеличило ее продукционные возможности. Столь характерный для наземных экосистем круговорот вещества и энергии с сильным преобладанием детритных цепей над пастбищными (Shurin et al., 2006) начал складываться уже в это время.

С появлением сосудистых растений возникли значительные трудности и для фитофагов и для детритофагов — биомасса растений гораздо беднее белком, чем биомасса животных. Фитофагия на сосудистых растениях мало отличается от детритофагии ввиду сходства состава их биомассы и возникающей после смерти мортмассы. Фитофаги, а это достаточно долго были беспозвоночные, приспособились к питанию главным образом богатыми протеином эмбриональными тканями — спорофиллами, незрелыми спорами, а затем семязачатками. Споры и пыльца — почти единственное содержание кишечника, которое удается найти у насекомых палеофита и мезофита. Остатки спорофиллов встречаются реже. По-видимому, они быстрее перевариваются, а стойкие оболочки миоспор сохраняются гораздо лучше.

Зеленые части споровых и голосеменных растений должны были потребляться слабо, в них так много скелетных элементов, что фитофаг для получения заметного количества протеина должен был бы переработать огромный объем зеленой массы. Это приводит к очень сильному повреждению растительности, что мы и видим ныне, когда голосеменные растения гораздо быстрее гибнут от объедания растительоядными насекомыми, чем покрытосеменные. В позднем палеофите и мезофите мы довольно редко

видим объедание листьев, если сравнить частоту этого повреждения с другими, такими как, например, галлы. Уже на самых ранних ступенях развития наземной растительности можно видеть повреждения мезенхимы стволов, но не описано повреждений наружной фотосинтезирующей ткани. Лишь в фитоориктоценозах позднего карбона и ранней перми мы встречаемся с массовым объеданием листьев, главным образом птеридоспермов (Beck, Labandeira, 1998). Однако оно не сопровождается массовым распространением насекомых фитофагов с грызущим ротовым аппаратом. В позднем карбоне насекомые с сосущим ротовым аппаратом составляют половину всех насекомых, так что листогрызущие насекомые никак не могут иметь сравнимое с ними обилие, как это имеет место ныне. Зато в это время необыкновенно обильны «многоножки». В поздней перми обилие «многоножек» сокращается, и одновременно падает обилие поврежденных листьев. Есть основание предполагать, что эти «многоножки», включая и гигантских артроплевр, были амфибиотическими или даже водными формами (Hoffman, 1969). По-видимому, именно они объедали упавшие в воду вайи птеридоспермов, которые могли долго сохраняться живыми и даже образовывать каллус на месте объедания. Объедания листьев еще достаточно обильны в триасе (Scott et al, 2004), но становятся исключительно редкими в юре и раннем мелу. Так, в обширных палеботанических коллекциях из известного верхнеюрского местонахождения Каратау, несмотря на специальные поиски, не удалось найти объеденных листьев беннеттитов и гирмерелловых (Д. Василенко, личное сообщение), хотя кусочки листьев последних были найдены в кишечнике двух насекомых. По-видимому, объедание, хотя и имело место, было весьма незначительным и не могло существенно повреждать растительности. Фитоценозы не могли позволить значительное объедание: если в них появлялся активный филлофаг, они погибали. Маловероятно и существенное потребление наземной растительности палеозойскими и мезозойскими позвоночными. Их зубы совершенно не приспособлены для откусывания, а тем более для пережевывания веток голосеменных, которые им пришлось бы поедать в огромном количестве и, чтобы получить значительную массу за разумное время, пришлось бы глотать их целиком. Переваривание такой массы целлюлозы невозможно без участия симбионтов, но для них она должна быть мелко пережевана, чего не позволяют щечные зубы этих рептилий. Не следует надеяться и на гастролиты: соединение в одном и том же месте мельницы и ферментера вряд ли было бы целесообразным изобретением. Странным образом, специалисты по динозаврам не обращают внимания на эти несоответствия. Игуанодон назван так за сходство зубов с зубами ящерицы игуаны. Игуана откусывает маленькие куски мягких листьев, а что мог откусывать своими зубами громадный игуанодон? Представляется, что единственной доступной для них пищей были плавающие водные агрегаты из мягкой водяной растительности, насыщенные разнообразным населением из мелких рыб и беспозвоночных: моллюсков, ракообразных, насекомых. Копролиты этих динозавров фосфатизированы, а не обуглены, как копролиты растительоядных млекопитающих. Так что картины жизни динозавров, которые можно видеть при «Прогулках с динозаврами», представляются невозможными. Кстати, и назвозники в это время отсутствовали; по свидетельству лучшего специалиста по мезозойским скарабедам Г.В. Николаева (личное сообщение), все они были детритофагами.

С распространением покрытосеменных обилие объеденных листьев резко возрастает. Так, в туронском местонахождении Кзыл-Джар минировано большинство листьев платановых. Филлофагам теперь для развития нужно было меньшее количество более богатых протеином листьев, да и возобновлялась листва после объедания гораздо быстрее. Ныне покрытосеменные деревья не гибнут даже после неоднократных объеданий. В позднем мелу число семейств насекомых-филлофагов увеличивается и начинает догонять

число семейств лимфофагов. Изменяется и зубная система динозавров. Зубные батареи гадрозавров и рогатых динозавров состоят из сотен плотно пригнанных друг к другу зубов, их наружная эмаль образует гребешки, похожие на пластинки слоновьих зубов. Эти образования уже вполне пригодны для переработки высокоабразивной пищи, что мы и видим по копролитам гадрозавров (Chin, Gill, 1996). Они состоят из измельченных кусочков древесины болотных кипарисов. Однако было бы преждевременным думать, что это была основная пища гадрозавров. Клеточная структура древесины практически не изменена. Скорее, основной пищей этих динозавров были травянистые водные и приводные покрытосеменные, которые переварились, а сохранились попавшие вместе с ними ветки деревьев. Именно для болотных кипарисов весьма высока вероятность попадания вместе с другой болотной растительностью. Характерно, что нет древесины покрытосеменных. Если бы гадрозавры питались в основном ветвями деревьев, они бы, конечно, не пренебрегали и покрытосеменными. Под копролитами этих динозавров найдены норки навозников, заполненные более мелкими кусочками древесины, чем в основной массе копролита. Интересно, навозники отбирали для своих личинок более мелкие кусочки или дожевывали их? Ни то, ни другое не делают современные навозники. В конце мела значительно возрастает обилие жуков листоедов, особенно связанных с водно-болотной растительностью донации. Семейство листоедов существует с поздней юры, но, судя по экологии ближайших современных родственников, юрские «листоеды» не были филлофагами, а заселяли пахикаульные стволы саговников.

Процент поврежденных листьев еще более возрастает в начале палеогена (Д. Василенко, личное сообщение), вопреки утверждению К. Лабандейры (Labandeira, 2000) о его резком падении в ходе мел-палеогенового биотического кризиса. В течение палеогена и у насекомых и у позвоночных шло в основном «качественное» развитие фитофагии — появлялись все новые группы фитофагов, но их общее обилие росло относительно мало. У насекомых филлофагии еще заметно отставали по семейственному обилию от лимфофагов. Низкий уровень фитофаги можно почувствовать по обилию и разнообразию высших трофических уровней. Для позвоночных было сформулировано представление о «дефиците хищников», в качестве которых выступали неспециализированные млекопитающиеся и нелетающие птицы (Раутиан, Каландадзе, 1995). «Дефицит» связывался с трудностью создания совершенного хищника. Более вероятным представляется ситуация, когда доступная продукция растительности и, соответственно, консументов первого порядка просто недостаточна для поддержания существования специализированных высокопродвинутых хищников, для таких экосистем лучше подходят малоспециализированные формы.

Значительный подъем фитофагии произошел в конце палеогена-начале неогена с распространением открытых ландшафтов и злаковников. Злаки, способные быстро отрастать после засыхания надземной части в неблагоприятных условиях, особенно «подходят» для потребления и насекомыми и позвоночными, в данном случае млекопитающими. Распространение злаковников устанавливается по распространению семян злаков в семенных тафофлорах, а высокую продукцию можно оценить для насекомых по распространению саранчевых, бабочек и их хищников и паразитов. Среди позвоночных распространяются продвинутые копытные и лучшие за всю историю земли хищники-собаки и кошки. На то же указывают многочисленные находки навозников и их шаров. Интересно, что в Южной Америке, где, как считают, злаковники распространились раньше, существенно раньше появляются и окаменевшие навозные шары.

Питание жидким содержимым характерно, главным образом, для беспозвоночных. Высасывание клеток олигомерными многоножками-коллемболами и клещами началось,

скорее всего, еще до появления сосудистых растений и продолжалось далее на протяжении всей истории наземной биоты, когда к ним присоединились некоторые насекомые, роль его в дальнейшем сократилась. В позднем карбоне и ранней перми палеодиктиоптерные насекомые высасывали семязачатки и споры, оставляя следы проколов. В перми появляются потребители содержимого сосудов, число их семейств быстро достигает современного. Многие такие насекомые переходят к практически неподвижному образу жизни, когда энергетические вещества, сахара, почти не нужны. Они выбрасывают их, оставляя лишь белок. Сахар подбирают активные, нуждающиеся в источнике энергии муравьи, которые начинают охранять сосущих насекомых — тлей, псиллид и цикадок — от хищников. В результате сосущие размножаются безудержно, и наносимый ими растениям вред становится весьма существенным. Уже в перми некоторые растения становятся энтомофильными, привлекая насекомых к переносу пыльцы и, возможно, начиная выделять нектар, но массовый характер энтомофилия приобретает в конце юры — начале мела, значительно увеличиваясь в ходе эволюции цветковых растений. Нектар потребляется и некоторыми позвоночными, но их роль сильно уступает таковой насекомых.

Гименофагия возникает на самых ранних стадиях эволюции сосудистых растений. Уже в девоне известны копролиты со спорами риниофитов, в копролитах из карбона больше спорангиальных тканей, чем вегетативных (Labandeira, 2002), в перми пыльца была найдена в кишечном тракте разнообразных насекомых (Rasnitsyn, Krassilov, 1996). Считается, что генеративные органы растений были первичной диетой насекомых и сама их способность к полету возникла в ходе обеспечения такого способа питания. Оболочки спор и пыльцы весьма устойчивы, степень их сохранности мало отличается в передних и задних отделах кишечника, так что многие мiosпоры могли проходить через него неповрежденными, а насекомые оказывались их распространителями. Уже говорилось, что насекомым гораздо удобнее питаться тканями спорофиллов, чем стойкими пыльцевыми зернами, к тому же не слишком богатыми столь нужным белком. Такой способ питания оказался характерным для удивительно многих пермских и мезозойских насекомых (Rasnitsyn, Krassilov, 1996). Пыльца была найдена в кишечнике насекомых, которых ранее никому не приходило в голову считать палинофагами. Большинство из них не имели очевидных морфологических приспособлений к палинофагии. Специализированные палинофаги довольно редки в перми, но становятся гораздо чаще в конце юры. С перми насекомые начинают откладывать яйца в стробилы голосеменных, обеспеченная питанием личинка дезэмбрионируется, выходит на все более ранней стадии эмбриогенеза, появляются насекомые с полным превращением, к которым принадлежит подавляющее большинство видов современной биоты. Правда, реально стробилы со следами питания жуков известны только из мела, но можно не сомневаться в том, что такой тип питания возник намного раньше.

Роль детритофагов на ранних этапах развития жизни на Земле освещена ранее. Уже для нижнедевонских захоронений характерно значительное увеличение числа и разнообразия детритофагов, в первую очередь ногохвосток и клещей. С возникновением в начале перми жуков увеличивается роль насекомых в разложении древесины. Жуки действуют вместе с грибами и приобретают специальные органы для переноса грибницы. В конце концов они начинают заражать грибами и живые деревья. В конце юры появляются жуки-златки, способные жить на живых деревьях, переработка древесины и круговорот вещества ускоряются. К тому времени, когда дерево погибает, его древесина оказывается уже источенной ходами жуков, что сильно облегчает ее переработку грибами. Важнейшую роль играют черви, многоножки и насекомые в измельчении и переработке листового опада. Без них опад превращается в плотную массу, на которую

почти не могут воздействовать грибы и бактерии. Фактически фитодетритофагами являются и навозники, перерабатывающие недопереваренные позвоночными растительные остатки. Их важная роль хорошо была показана «экспериментом», поставленным в Австралии. Специализированные на сумчатых нагивные навозники не смогли перерабатывать навоз европейского скота, навоз высыхал и не удобрял пастбищ, пришлось привозить из Европы и навозников.

Предложенный краткий обзор эволюции взаимоотношений продуцентов, консументов и редуцентов в истории Земли показывает, что они регулируются экосистемой в целом. Можно согласиться с критикой В. Мердоха (Murdoch, 1966) в адрес предположения о том, что фитофаги регулируются хищниками, а хищники — их пищей (Hairston et al., 1960). Регуляция плотности популяции и уровня потребления определяется объемом ресурса, который может быть изъят без опасности гибели экосистемы. Именно объем доступного ресурса определяет характер морфо-физиологического совершенства потребителей, а не наоборот, как предполагалось (Kalandadze, Rautian, 1995). Обсуждение особенностей круговорота вещества и энергии, балансных отношений, следует проводить для всей экосистемы, не вырывая из нее отдельных таксоценов. Обсуждение взаимоотношений фитофагов и хищников должно начинаться с определения доступного для потребления объема первичной продукции. Фитофаги способны приспособиться к потреблению любой пищи, лишь бы ее было достаточно, при этом в зависимости от потребностей консумента наиболее важным компонентом оказывается или белок (пластический ресурс) или сахара (энергетический ресурс). В триасе Австралии одними из наиболее объедаемых растений были гинкговые, Современные гинкго вовсе не повреждаются фитофагами, которые вымерли при резком сокращении гинкговых.

Литература

- Бурзин М.Б. 1994. Основные тенденции в историческом развитии фитопланктона в позднем докембрии и раннем кембрии // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. С. 51–62.
- Маргалеф Р. 1992. Облик биосферы. М.: Наука. 213 с.
- Мейен С.В. 1992. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука. 124 с.
- Пономаренко А.Г. 2004. Артроподизация и ее экологические последствия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: ГЕОС. С. 7–22.
- Раутиан А.С., Каландадзе Н.Н. 1995. Дефицит крупных хищников и эффект опережающей специализации фитофагов в палеогеновых и реликтовых фаунах млекопитающих // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. М.: ПИН РАН. С. 84–87.
- Розанов А.Ю. 2003. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтол. журн. № 6. С. 41–49.
- Сергеев В.Н., Ли Сень-джо. 2006. Первые находки несомненных эукариот и преципитатов в стратотипе среднего рифея, Южный Урал // Стратиграф. Геол. Коррел. Т. 14. № 1. С. 3–21
- Beck A.L., Labandeira C.C. 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas // Palaeogeog., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 142. P. 139–173.
- Bridgewater D., Allaart J.H., Schopf J.W. et al. 1981. Microfossil-like objects from Archean of Greenland: A cautionary note // Nature. Vol. 289. P. 51–53.
- Brocks J.J., Lagan G.A., Buick R., Summons R.E. 1999. Archean molecular fossils and the early rise of eucaryotes // Science. Vol. 285. P. 1033–1036.
- Buick R. 1991. Microfossil recognition in Archean rocks: an appraisal of spheroids and filaments from 3.500 M.Y.-old chert-barite unite at North Pole, Western Australia // Palaios. Vol. 6. P. 441–459.

- Butterfield N.J. 1997. Plankton ecology and the Proterozoic-Phanerozoic transition // *Paleobiology*. Vol. 23. No. 2. P. 247–262.
- Butterfield N.J. 2001. Ecology and evolution of Cambrian plankton // *The ecology of the Cambrian radiation*. N. Y.: Columbia Univ. Press. P. 200–216.
- Chin K., Gill B.D. 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: Participants in a Cretaceous food web. *Palaios*. Vol.11. No. 3. P. 280–285.
- Han T.-M., Runnegar B. 1992. Megascopic eucaryotic algae from the 2.1-billion-year-old Negaunee Iron Formation, Michigan // *Science*. Vol. 257. P. 232–235.
- Hairton N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *Amer. Naturalist*. Vol. 94. P. 421–425.
- Hoffman R.L. 1969. Myriapoda, exclusive of Insecta. *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt. R. Vol. 2. Arthropoda 4. Lawrence: Univ Kansas Press. P. 572–606.
- Jeram J., Selden P.A., Edwards D. 1990. Land animals in the Silurian: arachnids and myriapods from Shropshire, England // *Science*. Vol. 250. P. 658–661.
- Kalandadze N.N., Rautian A.S. 1995. Physiology prerequisites for the utilization of plant resource by land vertebrates // *Paleontol. Journ.* Vol. 29. No. 4. P. 179–185.
- Kenrick P., Crane P.R. 1997. The origin and early evolution of plants on land. *Nature*. Vol. 389. P. 33–39.
- Labandeira C.C. 2000. Timing the radiations of leaf beetles: Hispines on gingers from Latest Cretaceous to recent // *Science*. Vol. 289. No. 5477. P. 291–294.
- Labandeira C.C. 2002. The history of associations between plant and animals // *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*. L.: Blackwell Sci. P. 26–74, 248–261.
- Murdoch W.W. 1966. Community structure, population control, and competition – a critique // *Amer. Naturalist*. Vol. 100. P. 219–226.
- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. 3 ed. Philadelphia. Saunders. 574 p.
- Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 1996. Pollen in the gut contents of fossil insects as evidence of coevolution // *Palaeontol. Journ.* Vol. 30. No.6. P. 716–722.
- Retallack G, Feakes C. 1987. Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land // *Science*. Vol. 235. P. 61–63.
- Scott A.C., Anderson J.M., Anderson H.M. 2004. Evidence of plant-insect interactions in the Upper Triassic Molteno Formation of South Africa // *J. Geol. Soc. London*. Vol. 204. P. 401–410.
- Shurin J.B., Gruner D.S., Hillebrand H. 2006. All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // *Proc. Roy. Soc. London. B*. Vol. 273. P. 1–9.
- Tappan H. 1968. Primary production, isotopes, extinctions, and the atmosphere // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* Vol. 4. P. 187–210.

УДК 56.112(571.5)

Раннепротерозойская биота из удоканской серии западной части алданского щита (Россия)

А.А. Терлеев, А.А. Постников, Б.Б. Кочнев, К.Е. Наговицин¹,
Д.В. Гражданкин², А.М. Станевич³

¹ Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН,
г. Новосибирск;

² Палеонтологический институт РАН, г. Москва;

³ Институт земной коры СО РАН, г. Иркутск

E-mail: PostnikovAA@uiggm.nsc.ru

В статье излагаются новые данные о находках микрофоссилий и осадочных текстур микробиального происхождения из нижнепротерозойских отложений удоканской серии и ханинской свиты западного склона Алданского щита. Выделены и описаны различные морфологические типы осадочных текстур микробиального происхождения, которые интерпретируются как отпечатки колоний одноклеточных организмов, эрозионные останцы, отпечатки и продукты разрушения микробиальных матов. Таксономический состав микрофоссилий, включающий *Eosynechococcus* sp., *Leiosphaeridia* cf. *crassa*, *Leiosphaeridia* cf. *tenuissima*, *Bavlinella*? sp. не противоречит нижнепротерозойскому возрасту вмещающих отложений. Учитывая данные абсолютного возраста (древнее 1870 млн. лет), микробные текстуры из удоканской серии являются древнейшими из известных.

Ключевые слова: нижний протерозой, удоканская серия, микрофоссилии, микробиальные маты.

Удоканская биота составляет особый предмет в развитии представлений о раннепротерозойском этапе эволюции биосферы. Под удоканской биотой понимается совокупность организмов, остатки которых обнаружены в метаморфизованной осадочной последовательности нижнепротерозойской удоканской серии и одновозрастных отложениях ханинской свиты в пределах юго-западного блока Алданского кратона. Комплекс ископаемых остатков включает в себя микрофоссилии, строматолиты и микрофитолиты, но широкую известность ему придадут проблематичные образования *Udokania* и многочисленные отпечатки на поверхностях напластования песчаников, напоминающие отпечатки и следы жизнедеятельности поздневендских эдиакарских организмов (Вильмова, 1989, 1990, 1995; Саютина, Вильмова, 1990; Сеница, 1996; Сеница и др., 2003). Несмотря на сходство отдельных представителей удоканской биоты с элементами эдиакарской биоты поздневендского возраста, верхняя возрастная граница удоканской серии по

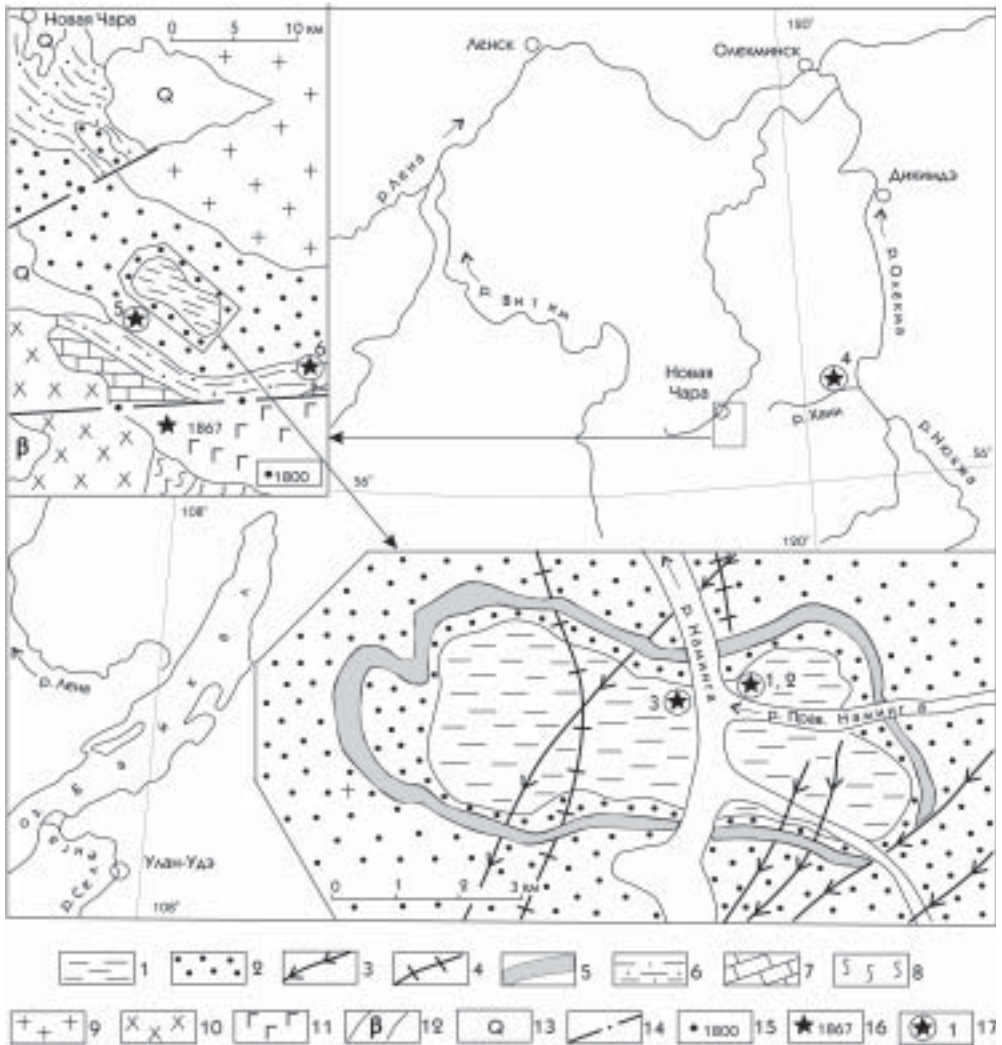


Рис. 1. Схема геологического строения Удоканского месторождения (по: К.К. Анашкина и др., 1997; А.Б. Птицин и др., 2003, упрощено). Условные обозначения:

1 — песчаники-алевролиты намингинской свиты; 2 — алевролиты-песчаники сакуканской свиты; 3–4 — дайки основных (3) и кислых (4) пород; 5 — рудный горизонт; 6 — песчаники-алевролиты талаканской свиты; 7 — терригенно-карбонатные отложения бутунской свиты; 8 — метатерригенные породы читкандинской свиты; 9 — гранитоиды кодарского комплекса (PR); 10 — граносиениты ингамакитского комплекса (P); 11 — габброиды чинейского комплекса; 12 — неоген-четвертичные базальты; 13 — четвертичные отложения; 14 — основные тектонические зоны; 15–16 — датировки возраста пород чинейского комплекса: 15 — И.А.Загрузина и др., 1984 — цирконы, U-Pb метод; 16 — Н.В.Попов и др. (устное сообщение) — цирконы, U-Pb метод; 17 — местонахождения палеонтологических остатков (пояснения к номерам точек в тексте).

геологическим данным считается, как минимум, доранневендской (Хоментовский, Постников, 2001), хотя большинством геологов традиционно признает ее раннепротерозойский возраст (древнее 1700–2000 млн лет). Для разрешения этого противоречия нами в 2004 г. в рамках программы РАН «Происхождение и эволюция биосферы» были начаты работы по сбору и изучению всего комплекса палеонтологических остатков из удоканской серии Кодаро-Удоканского прогиба и ханинской свиты Нижне-Ханинской грабен-синклинали, а также предпринята попытка уточнить изотопный возраст прорывающих их интрузивов (рис. 1).

Стратиграфия

Карбонатно-терригенная удоканская серия развита в пределах Кодаро-Удоканской структурно-фациальной зоны Байкало-Вилуйского прогиба и достигает мощности 13 км (Салоп, 1964; Лейтес, 1965; Федоровский, 1972, 1985; Бурмистров и др., 1986; Анашкина и др., 1997; Томбасов, Сеница, 1990 и др.). Наиболее распространенной является схема трехчленного деления серии (снизу-вверх) на кодарскую, чинейскую и кеменскую подсерии. Кодарская подсерия разделяется на борурахскую, веселинскую, икабийскую и аянскую свиты. Однако некоторые исследователи, принимая во внимание различия в степени метаморфизма, последние две свиты относят к чинейской подсерии (Томбасов, Сеница, 1990). Борурахская свита (500 м) объединяет метаморфизованные песчаники и алевролиты. Веселинская свита (460–670 м) также представлена метапесчаниками и метаалевролитами, но в отличие от подстилающих отложений имеет флишеподобный облик. Икабийская свита (200–1000 м) представлена черными и темно-серыми метаморфизованными алевролитами и песчаниками. Следующая за ней аянская свита (120–750 м) сложена тонким переслаиванием метаморфизованных песчаников и алевролитов с прослоями известковистых кварцитовидных песчаников. Кодарская подсерия несогласно, часто с базальными конгломератами, залегает на архейских метаморфических породах и прорывается гранитоидами Чуйско-Кодарского комплекса, чарнокитами и анортозитами Каларского массива с возрастным интервалом от 2 до 1,7 млрд. лет (Федоровский, 1972; Глуховский и др., 1993). Чинейская подсерия со структурно-метаморфическим несогласием залегает на кодарской (Татаринов и др., 1998; Хоментовский, Постников, 2001). Однако ряд исследователей считает (Салоп, 1964; Федоровский, 1972), что соотношение подсерии с подстилающими отложениями согласное и представляет собой резкую смену обстановок седиментации, а именно: заливно-лагунных на прибрежно-морские с широким развитием косослоистых серий. Осадочная система чинейской подсерии имеет четко выраженное трансгрессивное строение и по литологическим признакам разделяется на четыре свиты: инырскую, читкандинскую, александровскую и бутунскую. Инырская свита (120–850 м) представлена сложным чередованием пачек серых известковистых метапесчаников, темно-серых тонкослоистых метаалевролитов и черных метаалевролитов. Читкандинская свита (300–1300 м) объединяет метаморфизованные тонко-, мелко- и реже среднезернистые известковистые песчаники. Александровская свита (130–230 м) сложена переслаиванием метаморфизованных песчаников, алевролитов, аргиллитов, доломитов и известняков. Бутунская свита (300–600 м) представлена аргиллитами с подчиненными алевролитами, песчаниками, известняками и доломитами. Чинейская подсерия прорывается расслоенным пироксенит-габбро-анортозитовым Чинейским плутоном. Кеменская подсерия, несогласно залегающая на различных уровнях чинейской подсерии, имеет двуритмичное строение и состоит из талаканской, сакуканской и намингинской свит. Нижний трансгрессивный ритм представлен отложениями талаканской

свиты (1100–1450 м), в основании которой залегают гравелиты, конгломераты и грубозернистые песчаники, а основная часть представлена переслаиванием алевролитов, песчаников и аргиллитов. Верхний трансгрессивный ритм в основании содержит диамиктиты и песчаники сакуканской свиты (1500–3000 м). Диамиктиты (300 м) представлены валунами и галькой песчаников, алевролитов, эффузивов, гранитов и известняков в песчано-аргиллитовом матриксе. Песчаники имеют аркозовый и полимиктовый состав, часто известковистые, массивные или горизонтально- и косослоистые. Основная часть трансгрессивного ритма сложена переслаиванием серых, темно-серых песчаников и алевролитов намингинской свиты (1150–1400 м). Данные о возрасте чинейской и кеменской подсерий достаточно противоречивы. Судя по изотопному составу цирконов из метатуфов читкандинской свиты, ее возраст составляет 2180 ± 50 млн лет (Бережная и др., 1998). Строматолиты и микрофоссилии указывали на рифейский возраст удоканской серии (Томбасов, Сеница, 1990; Шишова, 2000; Хоментовский, Постников, 2001), а особенности удоканской биоты допускали рифей-вендский возраст включающих ее отложений (Вильмова, 1995; Сеница и др., 2003 и др.) U-Pb возраст цирконов из габброидов Чинейского массива, прорывающих чинейскую подсерию (Бурмистров и др., 1986; Житова и др., 2004), по данным И.А. Загрузиной с соавторами (Анашкина и др., 1997 и ссылки в этой работе), составил 1800 ± 50 млн лет (рис. 1). Согласно данным А.В. Татарина с соавторами (1998), Чинейский массив имеет аллохтонное залегание с мощной зоной меланжа в основании, и поэтому изотопные датировки по массиву не могут быть использованы для оценки возраста удоканской серии. Однако рассмотрение картографического материала по зоне контакта плутона с вмещающими песчаниками (Бурмистров и др., 1986; Житова и др., 2004; и геологические карты) скорее указывает на внедрение Чинейского массива только в отложения чинейской подсерии.

Габброиды западного фланга массива были дополнительно опробованы в 2004 г. А.А. Постниковым, Н.В. Поповым и М.Н. Шапориной (рис. 1). Из лейкократовых разностей выделены чистые магматические цирконы, изотопный U-Pb возраст которых составил 1867 ± 3 млн лет (определение возраста проведено А.Б. Котовым в ИГГД РАН, г. Санкт-Петербург). Кроме того, нами опробованы дайки основных и кислых пород прорывающих кеменскую подсерию района Удоканского месторождения в местах непосредственного обнаружения палеонтологических остатков рассматриваемых ниже. Эти пробы находятся в обработке.

Палеонтологический материал, положенный в основу данной работы, представлен микрофоссилиями и отпечатками микробиальных текстур, а их местоположение показано на рис. 1. Микрофоссилии выделены из углеродистых сланцев ханинской свиты на правом борту р. Хани, в 8 км к востоку от станции Олекма (железная дорога БАМ), а также из отложений александровской?-бутунской, сакуканской и намингинской свит удоканской серии в районе Удоканского месторождения. Данный район расположен в 30 км к юго-востоку от станции Новая Чара (рис. 1). Отпечатки микробиальных текстур приурочены к намингинской свите удоканской серии и найдены на левом борту р. Наминга и правом борту р. Правая Наминга в районе их слияния (нижняя врезка на рис. 1).

Микрофоссилии

Вследствие метаморфизма вмещающих отложений основная часть органического вещества из ханинской и удоканской серий углефицирована (превращена в непрозрачные объекты). Изученные породы метаморфизованы в условиях зеленосланцевой фации (до низкотемпературного биотита) и локально испытали на себе термальное воздействие

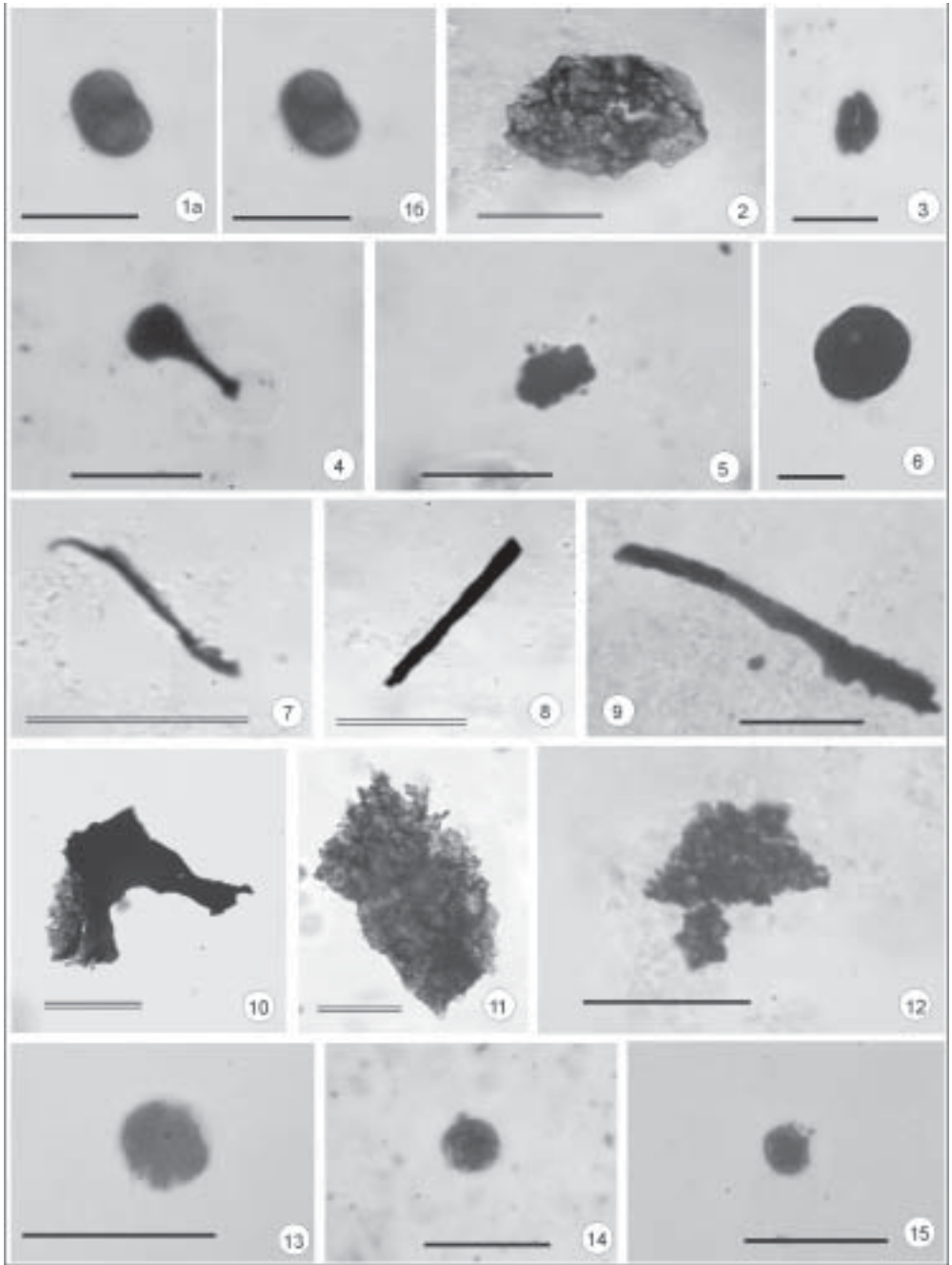


Рис. 2. Микрофоссилии нижнего протерозоя западной части Алданского щита.

1 — *Leiosphaeridia* cf. *crassa* (Naum.). — темные полупрозрачные круглые оболочки с узкими трещинами; 1a, 1б — фокусировка на верхнем и нижнем экземплярах (Ол-2/3); 2 — *Leiosphaeridia* cf. *tenuissima* Eisenack, крупная округлая оболочка со складками смятия (M05-30/5); 3 — непрозрачная

уплощенная округлая оболочка с узкими трещинами (Ол-2/3); 4 — непрозрачная оболочка колбовидной формы (Ол-2/3); 5 — непрозрачная колония довольно крупных (около 4–5 мкм) коккоидных форм (Пх-3/36); 6 — непрозрачная сферическая форма (Пх-3/36); 7–9 — непрозрачные нитчатые остатки (7 — ПН-12, 8 — ПН-8/3, 9 — Пч-5а); 10–12 — обрывки микробных органических пленок (10,11 — ПН-8/3; 12 — Пч-5а); 13 — *Bavlinella?* sp. — колониальная форма без общей оболочки с размером колонии 8 мкм и клеток около 2 мкм (Пх-3/36); 14,15 — Объемные колониальные формы с общей оболочкой (Ол-2/3).

Примечание: происхождение образцов (см. рис. 1): Ол-2/3, Пх-3/36 — ханинская свита, местонахождение № 4; М05-30/5, ПН-12 — намингинская свита, местонахождение № 1, 3; Пч-5а — сакуканская свита, местонахождение № 5; ПН-8/3 — александровская+бутунская свиты (неразделенные), местонахождение № 6. Все изображенные экземпляры хранятся в ИНГТ, Новосибирск. Одинарная масштабная линейка на фотографиях соответствует 20 мкм, двойная — 50 мкм.

гранитов (вторая генерация биотита). Температурные условия образования биотита являются предельными для сохранности самых устойчивых микрофоссилий. Достоверных микрофоссилий с их характерными признаками, такими как четкая внешняя линия оболочки с определенной толщиной стенки, хорошо выраженные складки смятия, найти не удалось. Тем не менее в ряде случаев по характерным контурам удастся произвести сравнение обнаруженных образований с известными таксонами микрофоссилий. Ряд непрозрачных плоских округлых форм с радиальными трещинами (рис. 2, 3) может быть с большой уверенностью диагностирован как остатки одиночных коккоидных микроорганизмов (подобные оболочкам *Leiosphaeridia*, но худшей сохранности). Непрозрачная оболочка колбовидной формы (рис. 2, 4) сопоставляется с гантелевидными остатками из формации Ганфлинт (Awramik, Barghoorn, 1977). Нитчатые углефицированные объекты (рис. 2, 7–9), скорее всего, являются остатками нитевидных микроорганизмов.

Однако небольшая часть органического вещества сохранилась в менее измененном виде. Так, в александровской(?)–бутунской свитах обнаружены многочисленные остатки органических пленок (рис. 2, 10, 11). Их оптическая плотность колеблется от черных до светло-коричневых тонов. Также найдены экземпляры с неравномерно распределенной плотностью (рис. 2, 10). В намингинской свите найдена довольно крупная (80 мкм) прозрачная округлая форма удовлетворительной сохранности (рис. 2, 2), которую можно определить как *Leiosphaeridia* cf. *tenuissima* Eisenack. В ханинской свите (рис. 2, 1) обнаружены мелкие (10–12 мкм) округлые темно-коричневые оболочки с трещинами, определенные как *Leiosphaeridia* cf. *crassa* (Naum.). Определение в открытой номенклатуре обусловлено недостаточно хорошей сохранностью найденных микрофоссилий. Следует отметить, что находки этих микрофоссилий пока единичны, что заставляет с осторожностью использовать их в палеобиологических реконструкциях. Остальные прозрачные объекты в большинстве своем имеют объемную форму (рис. 2, 13–15). Они представлены колониальными формами с общей оболочкой и без нее (*Bavlinella?* sp.).

Рис. 3. Осадочные текстуры микробного происхождения и отпечатки микробных колоний из намингинской свиты. 1–5 — отпечатки микробных колоний; 6 — уплощенные возвышения на поверхности кровли, образовавшиеся в результате эрозии микробного субстрата; 7 — шагреневая текстура; 8 — проблематичный отпечаток; 9 — складки деформации микробной пленки; 10, 12 — трещины на поверхности напластования, возникающие при разрушении микробного субстрата; 11, 13 — скопления бугорков на поверхности напластования.

Примечание: местонахождение образцов (№ 1–3 на рис. 1): левый и правый борта р. Наминга в районе ее слияния с р. Правая Наминга, Удоканское месторождение. Все изображенные экземпляры хранятся в ИНГТ, Новосибирск. Размер масштабной линейки 10 мм.

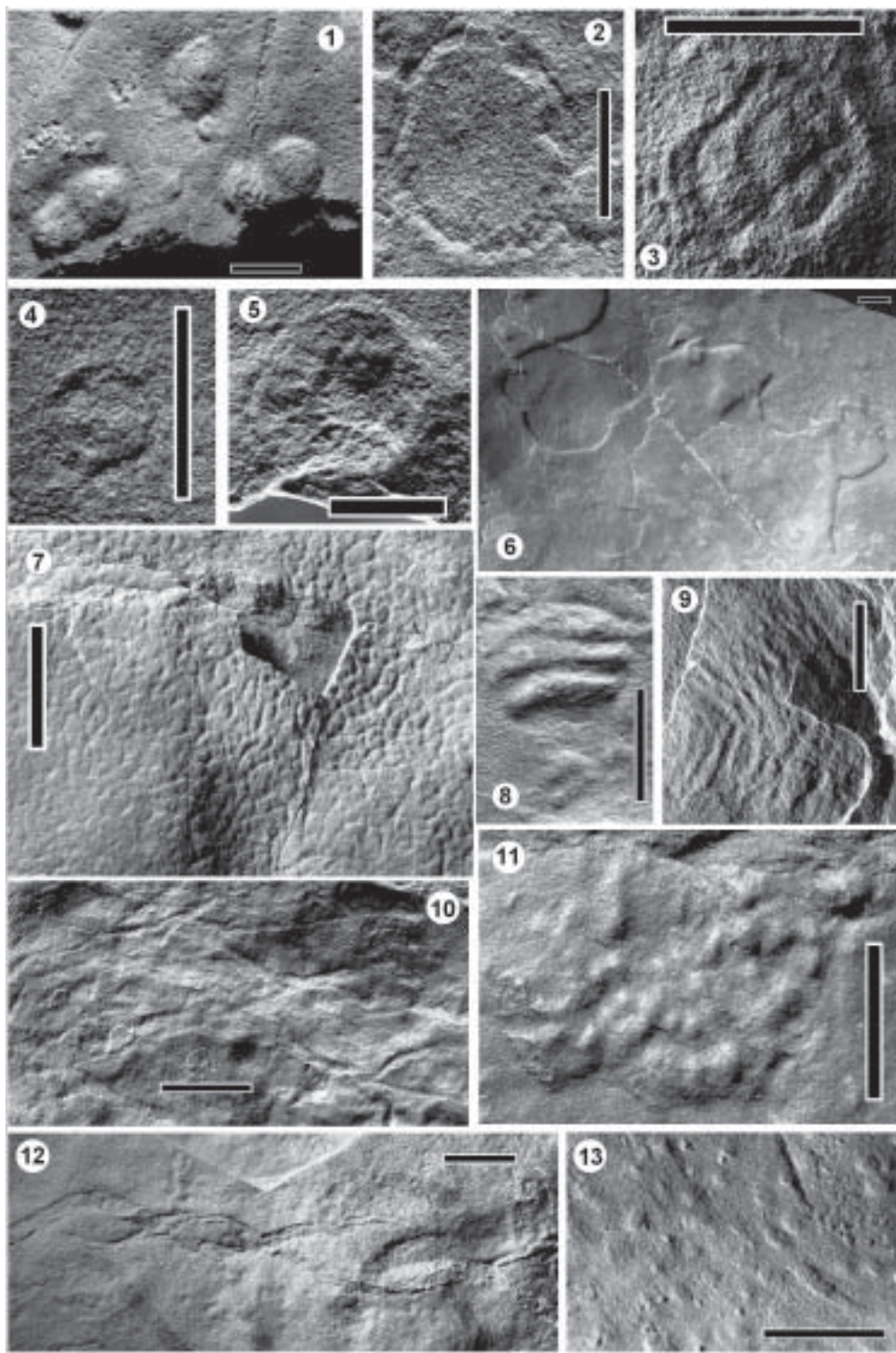


Рис. 3.

Следует отметить что в шлифах объемных прозрачных микрофоссилий обнаружить не удалось, но среди алеврослюдистого матрикса наблюдается масса неопределимого углеродистого вещества, представленного различной формы сгустками. Они включают мелкие (5–15 мкм) округлые формы, которые могут быть условно сопоставлены с сапрофитными бактериями глинистого осадка. Микроорганизмы быстро фоссилизируются и хорошо сохраняются в ископаемом состоянии (Бактериальная палеонтология, 2002; Розанов, 2004). Однако согласно распространенной точке зрения, органостенные микрофоссилии сохраняют объем только в результате образования минеральных псевдоморфоз. Вместе с тем, в многочисленных местонахождениях известны формы, размерами от 3–25 до 50 мкм, которые сохранили свое трехмерное строение и разнообразные признаки, в том числе и тончайшие, в условиях начальной степени зеленосланцевой фации метаморфизма (Станевич, Файзулина, 1992; Немеров, Станевич, 2001). Хорошей иллюстрацией к затронутой теме являются экспериментальные данные по определению прижизненной устойчивости современных бактерий к давлению (Кузнецов и др., 1962). Некоторые бактерии, находящиеся в фазе роста, отмирали при 500–600 атм., а их размножение задерживалось при 300 атм. Некоторые виды хорошо размножаются и при 600 атм. Наиболее устойчивыми к давлению оказались эндоспоры и покоящиеся клетки бактерий. Поэтому объем и морфологические признаки многих бактерий могут сохраняться при давлениях, соответствующих условиям начального метаморфизма.

Таким образом, можно заключить, что размерные характеристики микрофоссилий из удоканской серии свидетельствуют об их вероятном прокариотическом происхождении. Объемные колонии с очень мелкими клетками и мелкие черные округлые формы, вероятно, являются остатками бактерий. Более крупные формы *Leiosphaeridia* cf. *crassa*, непрозрачные сферические и нитчатые образования по размерам и морфологии, скорее всего, являются остатками коккоидных и нитчатых цианобактерий. Однако не исключено, что крупные оболочки *Leiosphaeridia* cf. *tenuissima* имеют эукариотическое происхождение. Переизучение А.М. Станевичем коллекции Н.С. Михайловой (1979) в ИГГД АН СССР заставляет сделать вывод, что большинство ранее выделенных микрофоссилий из удоканской серии на самом деле является результатом современного или послепротерозойского засорения. Несомненная «свежесть» форм (красно-коричневый и желтый цвета, тонкие, иризирующие контуры и другие приметы нефоссилизированных форм) явно не соответствует степени изменения пород удоканской серии.

Осадочные текстуры микробиального происхождения

В намингинской свите широко распространены осадочные текстуры микробиального происхождения, приуроченные преимущественно к границе слоев тонкозернистых песчаников и алевролитов. Текстуры микробиального происхождения образуются в результате биостабилизации песчаного осадка — склеивания частиц слизью, выделяемой цианобактериями в интерстициальном пространстве (Biostabilization ..., 1994; Заварзин, 2004). По классификации осадочных текстур микробиального происхождения, предложенной Ю. Шибером (Schieber, 2004), в удоканской серии установлены текстуры, отражающие процессы биостабилизации осадка микробным матом (шагренева текстура), эрозии микробиального субстрата (уплощенные возвышения) и разрушения микробного мата (трещины усадки). Кроме того, в той же серии широко распространены дисковидные отпечатки, которые мы интерпретируем как микробные колонии. *Дисковидные отпечатки* сохраняются в виде позитивного гипорельефа (подошва) или негативного эпирельефа (кровля). Диаметр их 5–20 мм. Различаются как простые округлые отпечатки,

так и диски, ограниченные валиком (рис. 3, 2), а также диски с центральным углублением и слабо выраженными радиальными структурами (рис. 3, 3–5). Встречаются изолированно, либо образуют скопления. В единичном случае наблюдаются сдвоенные отпечатки, которые могли образоваться в результате слияния двух дисков (рис. 3, 1). Похожие отпечатки, ранее обнаруженные в чинейской и кеменской подсериях, были описаны как *Cyclomedusa salopi* Vilmova, *Butunella sokolovi* Vilmova, *Nemiana simplex* Palij и *Nimbica occlusa* Fedonkin (Синица и др., 2003). Морфологически идентичные отпечатки широко распространены в верхневендских отложениях. Традиционно они интерпретируются либо как примитивные кишечнополостные («медузоиды»), либо как прикрепительные органы бентосных организмов (Федонкин, 1981). Однако при более тщательном их изучении обнаруживаются детали, которые вынуждают пересмотреть эту точку зрения. В исключительных случаях пиритизация дисковидных отпечатков позволяет увидеть их нитчатую микроструктуру (на материале из венда юго-восточного Беломорья), в то время как внешне они практически неотличимы от микробных колоний на поверхности современных микробных матов (Gerdes et al., 1993). Таким образом, дисковидные отпечатки из удоканской серии можно интерпретировать как колонии одноклеточных организмов (бактерий, протистов, грибов). *Уплощенные возвышения* сохраняются в виде позитивного эпирельефа (кровля) с четко выраженным краевым уступом (рис. 3, 6). Могут иметь размеры до первых см и более. Очертания округлые, овальные, с несколькими лопастями. Поверхность гладкая, либо с тонкими морщинами, складки и бугорками. Уплощенные возвышения интерпретируются нами как своеобразные эрозионные останцы микробного мата — тонкого песчаного слойка, который был насыщен экзополимерами (продуктами жизнедеятельности микроорганизмов) и поэтому оказался закрепленным (биостабилизирован) и устойчивым по отношению к размыву волнами и течениями. *Бугорки* сохраняются в виде позитивного эпирельефа (кровля). Размеры до 3–4 мм. Распределены равномерно (рис. 3, 11). Их можно интерпретировать как мелкие микробные колонии. *Шагреновая текстура* образована незакономерным пересечением морщинок на поверхностях напластования (рис. 3, 7). Часто встречается совместно с мелкими складками деформации (рис. 3, 9, 10). Обычно объясняется как отпечаток циано-бактериального мата (Gehling, 1999; Schieber, 2004). *Трещины усадки* сохраняются в виде песчаных слепков, выполненных осадком из вышележащего слоя. Сильно варьируют по толщине и протяженности и могут иметь как прямолинейную, так и изогнутую, в том числе синусоидальную форму, параллельную волновой ряби (трещины типа «Manchuriophycus») (рис. 3, 12). Образуются в процессе разложения микробиального субстрата, когда захороненный мат теряет свои эластичные свойства и на его поверхности появляются трещины усадки и стягивания, которые затем заполняются песчаным осадком. Кроме текстур микробиального происхождения и отпечатков микробных колоний и матов, в отложениях намингинской свиты встречен проблематичный отпечаток в виде серий изогнутых валиков различного размера, которые имеют некоторое морфологическое сходство со следами жизнедеятельности (рис. 3, 8).

Заключение

1. Из терригенных отложений удоканской серии (александровская?-бутунская, сакуканская и намингинская свиты) и одновозрастной ханинской свиты (серии) выделены единичные микрофоссилии *Eosynechococcus* sp., *Leiosphaeridia* cf. *crassa*, *Leiosphaeridia* cf. *temuissima*, *Bavlinella?* sp., а также ряд непрозрачных округлых, нитевидных и колбовидных форм, которые диагностируются как остатки коккоидных и нитчатых цианобактерий.

Таксономический состав изученного комплекса микрофоссилий не противоречит раннепротерозойскому возрасту удоканской серии.

2. Выявлены и диагностированы разнообразные осадочные текстуры микробильного происхождения и отпечатки микробных матов и колоний из сакуканской (Синица и др., 2003) и намингинской свит верхней кеменской подсерии удоканской серии. Присутствие в мацерате мелких углефицированных фрагментов и пленок органического происхождения согласуется с тем, что в отложениях намингинской свиты микробильные маты имели широкое распространение.

3. Дисковидные отпечатки из удоканской серии, которые предыдущими исследователями интерпретировались как остатки многоклеточных животных эдиакарского облика («медузоидов»), можно рассматривать как сложноорганизованные колонии одноклеточных организмов (бактерий, протистов, грибов). Такая интерпретация дисковидных отпечатков частично снимает накопившиеся противоречия, связанные с попытками установить относительный возраст удоканских отложений, опираясь только на палеонтологическую характеристику и не принимая во внимание историко-геологические данные и изотопный возраст. Вместе с тем приходится признать, что такое количественное и морфологическое разнообразие дисковидных отпечатков, какое мы наблюдаем в удоканской серии, в отложениях довендского возраста встречено впервые. Учитывая данные абсолютного возраста удоканской серии, эти дисковидные микробные колонии бесспорно являются древнейшими из известных.

4. Полученная датировка по Чинейскому массиву является максимально возможным изотопным возрастом изученной ископаемой биоты из намингинской свиты, а минимальный возраст установить пока невозможно. Вместе с тем, отпечатки, которые можно было бы с уверенностью интерпретировать как остатки многоклеточных организмов, не установлены ни среди изученных нами экземпляров, ни среди ранее опубликованных изображений. Нет среди них и форм, которые бы указывали на сравнительно молодой (вендский) возраст вмещающих отложений.

Работа выполнена при финансовой поддержке по интеграционной программе РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и проектов РФФИ №05-05-64229, 06-05-65087.

Литература

- Анашкина К.К., Бутин К.С., Еникеев Ф.И. и др. 1997. Геологическое строение Читинской области. Объяснительная записка к геологической карте м-ба 1:500000. Чита. 239 с.
- Бактериальная палеонтология. 2002. / А.Ю. Розанов (ред.). М.: ПИН РАН. 188 с.
- Бережная Н.Г., Бибикова Е.В., Сочава А.Е. и др. 1998. Изотопный возраст чинейской подсвиты удоканской серии Кодаро-Удоканского прогиба // Докл. АН СССР. Т. 302. № 5. С. 673–676.
- Бурмистров В.Н., Апольский О.П., Четкин В.С. 1986. К вопросу о внутреннем строении и расчленении удоканского комплекса (Кодаро-Удоканская структурно-формационная зона) // Докл. АН СССР. Т. 291. № 6. С. 1432–1436.
- Вильмова Е.С. 1989. Новые данные о бесскелетной органике и ихнофауне удоканской серии Забайкалья // Четверть века отраслевой геологической науке Забайкалья. Тез. докл. науч.-практ. конференции. Чита. С. 57–60.
- Вильмова Е.С. 1990. Возможная реконструкция колоний удоканий из протерозойских отложений Южного Забайкалья // Актуальные проблемы наук о Земле. Чита. С. 33–38.
- Вильмова Е.С. 1995. Докембрий и нижний палеозой Кодаро-Удоканского прогиба Северного Забайкалья (проблемы биостратиграфии). Автореф. дисс. ... к. г.-м. н. Магадан. 25 с.
- Глуховский М.З., Моралев В.М., Суханов М.К. 1993. Тектоническое положение раннепротерозойских анортозитов и гранитоидов Алданского щита и зональность процессов термотектогенеза // Геотектоника. № 3. С. 69–81.

- Житова Л.М., Толстых Н.Д., Цимбалист В.Г. 2004. Особенности концентрирования благородных металлов в склоновых россыпях Чинейского плутона // Докл. РАН. Т. 396. № 5. С. 654–659.
- Заварзин Г.А. 2004. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Кузнецов С.И., Иванов М.В., Ляликова Н.Н. 1962. Введение в геологическую микробиологию. М.: Изд-во АН СССР. 239 с.
- Лейтес А.М. 1965. Нижний протерозой северо-востока Олекмо-Витимской горной страны. М.: Наука. 183 с.
- Михайлова Н.С. 1979. Микрофитофоссилии удоканской и бодайбинской серий // Палеонтология докембрия и раннего кембрия. Л.: Наука. С. 121–128.
- Немеров В.К., Станевич А.М. 2001. Эволюция рифей-вендских обстановок биолитогенеза в бассейнах Байкальской горной области // Геология и геофизика. Т. 42. № 3. С. 456–470.
- Птицин А.Б., Замана Л.В., Юргенсон Г.А. и др. 2003. Удокан: геология, рудогенез, условия освоения. Новосибирск: Наука. 160 с.
- Розанов А.Ю. 2004. Бактериальная палеонтология, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Современные проблемы геологии / Тр. Геол. ин-та РАН. М.: Наука. Вып. 565. С. 448–462.
- Салоп Л.И. 1964. Геология Байкальской горной области. Т. 1. М.: Недра. 515 с.
- Саютина Т.А., Вильмова Е.С. 1990. К вопросу о природе удоканий из докембрийских отложений удоканского комплекса // Палеонтол. журн. № 1. С. 100–104.
- Синица С.М. 1996. Проблема удоканской биоты Кодаро-Удоканского района Забайкалья // Проблемы рудообразования, поисков и оценки минерального сырья. Новосибирск: Наука. С. 177–181.
- Синица С.М., Вильмова Е.С., Туранова Т.К. 2003. Протерозойские экосистемы удоканского комплекса // Удокан: геология, рудогенез, условия освоения. Новосибирск: Наука. С. 26–42.
- Станевич А.М., Файзулина З.Х. 1992. Микрофоссилии в стратиграфии позднего докембрия Байкало-Патомской горной области. М.: Недра. 158 с.
- Татаринов А.В., Яловик Л.И., Четчин В.С. 1998. Динамометаморфическая модель формирования расслоенных массивов основных пород (на примере Чинейского в Северном Забайкалье). Новосибирск: Изд-во СО РАН. 120 с.
- Томбасов И.А., Синица С.М. 1990. Стратиграфия Удоканского комплекса Икабья-Читкандинского района // Стратиграфия нижнего докембрия Дальнего Востока / Тр. ИГиГ ДВО АН СССР. Владивосток. С. 56–61.
- Федоровский В.С. 1981. Стратиграфия нижнего протерозоя хребтов Кодар и Удокан. М.: Наука, 1972. 130 с. Федонкин М.А. Беломорская биота венда. М.: Наука. 98 с.
- Федоровский В.С. 1985. Нижний протерозой Байкальской горной области. М.: Наука. 200 с.
- Хоментовский В.В., Постников, А.А. 2001. Неопротерозойская история развития Байкало-Виллюйской ветви Палеоазиатского океана // Геотектоника. № 3. С. 3–21.
- Шишова С.А. 2000. Строматолиты докембрия и нижнего палеозоя Восточного Забайкалья // Материалы 38-й Международной научной студенческой конференции: Геология. Новосибирск: Изд-во НГУ. С. 50–52.
- Awramik S.M., Barghoorn E.S. 1977. The Gunflint microbiota // Precambrian Res. Vol. 5. P. 121–142.
- Biostabilization of sediments. 1994. / Krumbein W.E., Paterson D.M., Stal L.J. (eds.). Oldenburg: Bibl. Inform.-syst. Uni. 528 p.
- Gehling J.G. 1999. Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death mask // Palaios. Vol. 14. P. 40–57.
- Gerdes G., Claes M., Dunajtschik-Piewak K. et al. 1993. Contribution of microbial mats to sedimentary surface structures // Facies. Vol. 29. P. 61–74.
- Schieber J. 2004. Microbial mats in the siliciclastic rock record: a summary of diagnostic features // The Precambrian Earth: Tempos and events. Amsterdam: Elsevier. P. 663–673.

УДК 564; 56.074.2: 551.732

Адаптивная радиация кембрийских гелльционеллоидных моллюсков (*Gastropoda, Archaeobranchia*)

П.Ю. Пархаев

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: pparkh@paleo.ru

Обсуждаются вопросы адаптивной радиации древнейших брюхоногих моллюсков на основе предложенного ранее филогенетического сценария развития группы. Проанализированы основные морфологические типы раковин кембрийских гастропод, для которых найдены аналоги среди современных представителей класса. Сделаны предположения об образе жизни древнейших брюхоногих. Наиболее вероятно, что в начале кембрия преобладающим экологическим типом гастропод был эпифаунный обскребыватель микрообрас-таний, приуроченный к зарослям водорослей либо микроубежищам скального субстрата; число и разнообразие обитателей рифовых построек и открытых скальных биотопов незначительно. Подчиненная роль принадлежит обитателям мягких грунтов, для которых возможна детритофагия.

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, кембрий, адаптивная радиация, экология.

Обычно под адаптивной радиацией какой-либо группы организмов понимают процесс приобретения ряда новых морфологических, физиологических или поведенческих черт, которые позволяют представителям этой группы занять новые экологические ниши. Поскольку только ограниченное число из упомянутых черт находит свое отражение в морфологии скелета, изучение адаптивной радиации на палеонтологическом материале крайне затруднено. Отчасти подобные исследования могут быть облегчены тем, что у некоторых ископаемых организмов могут существовать современные родственники либо не родственные аналоги, но морфологически конвергентно близкие и, как следствие, занимающие схожие экологические ниши. В случае отсутствия относительно близких современных родственных форм, а также аналогичных с экологической точки зрения организмов, изучение адаптивной радиации такой группы — занятие непростое, а его результаты в существенной степени предположительны.

В случае с кембрийскими моллюсками мы имеем как раз такую ситуацию, так как морфологически и филогенетически они далеки от ныне существующих групп, а все наши представления о их биологии и строении являются умозрительными и базируются на неоднозначных интерпретациях ряда структур (см., например, Yochelson, 1978; Peel, 1991; Пархаев, 2005). Поэтому какие-либо детальные работы, затрагивающие адаптивную радиацию древнейших моллюсков, отсутствуют, и лишь в немногих

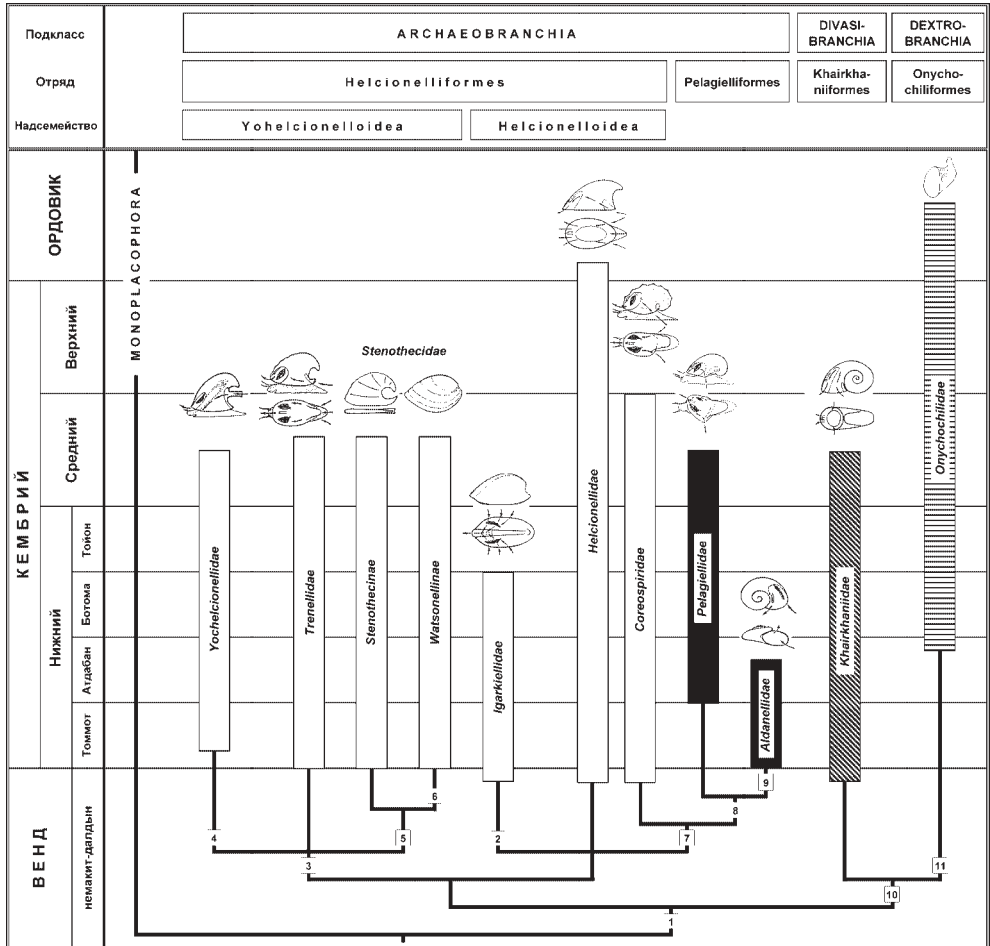


Рис. 1. Филогенез и стратиграфическое распространение семейств раннекембрийских брюхоногих моллюсков; цифрами обозначены диагностические признаки (морфогенетические инновации): 1 — торсия, крышечка ?, 2 — периферический валик, 3 — задний сифональный желобок, 4 — глубокий сифональный желобок или snorkель, 5 — сильное латеральное сжатие, 6 — инфаунные адаптации (внутренние пластинки, непланарное устье), 7 — планиспиральная раковина, обороты завитка латерально уплощены, устье удлинненное, 8 — образование ассиметричной раковины, 9 — турбоспиральное закручивание с возвышающимся завитком, 10 — планиспиральная раковина, обороты завитка и устье округлые, появление мантийного цекума, 11 — гиперстрофия.

публикациях подобные вопросы затрагиваются в общих чертах (Gubanov et al., 1999; Gubanov, Peel, 1999; Kouchinsky, 2001).

Кроме того, многие специалисты не разделяют представления о том, что большая часть раннекембрийских одностворчатых моллюсков составляет филогенетически единую группу, считая их основные ветви далеко не родственными (Yochelson, 1978; Runnegar, 1996, рис. 6.5). А в таком случае рассуждать о едином морфогенезе и, как следствие, об адаптивной радиации не приходится. Однако в предложенной автором оригинальной схеме филогенеза гелиционеллоидных моллюсков все семейства являются прямыми или опосредованными потомками центральной группы — семейства Helcionellidae (рис. 1),

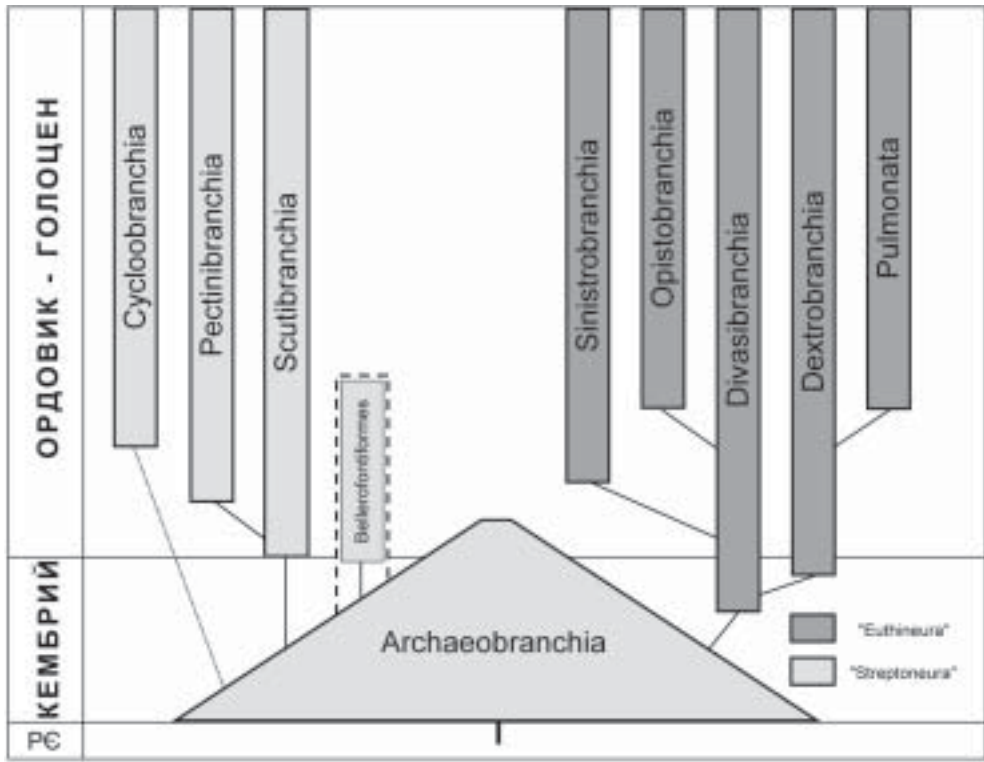


Рис. 2. Филогенетические отношения подкласса Archaeobranchia с остальными подклассами брюхоногих моллюсков (Пархаев, 2005).

которое, как предполагается, берет начало от моноплакофороподобных предков (Пархаев, 2002, 2005). Используя эту схему в качестве основы, можно охарактеризовать адаптивную радиацию древнейших брюхоногих моллюсков подкласса Archaeobranchia и его ближайших потомков – кембрийских Scutibranchia, Divasibranchia и Dextrobranchia (рис. 1, 2).

Адаптивная радиация гельционеллоидных моллюсков

Вначале следует отметить, что наиболее примитивная радула у современных брюхоногих моллюсков — докоглоссная — встречается у представителей низших гастропод — циклобранхий. Она близка по строению к радулам хитонов и моноплакофор и устроена по принципу терки (Голиков, Старобогатов, 1988). Поэтому есть все основания предполагать, что археобранхии обладали докоглоссной радулой, приспособленной к обскребыванию микрообрастаний с относительно твердых субстратов. Этот способ питания являлся изначальным и, по-видимому, основным у всех древнейших брюхоногих. Крайне маловероятно, что среди раннекембрийских форм возникла сестонофагия, как предполагает ряд авторов (Burzin et al., 2001; Kouchinsky, 2001), и тем более хищничество. Эти типы питания появляются среди эволюционно более продвинутых групп (см. Ponder, Lindberg, 1997, табл. 4).

Преобладающая форма раковин базального семейства археобранхий Helcionellidae — это колпачковидная. Такой тип раковин считается плезиоморфным, унаследованным от

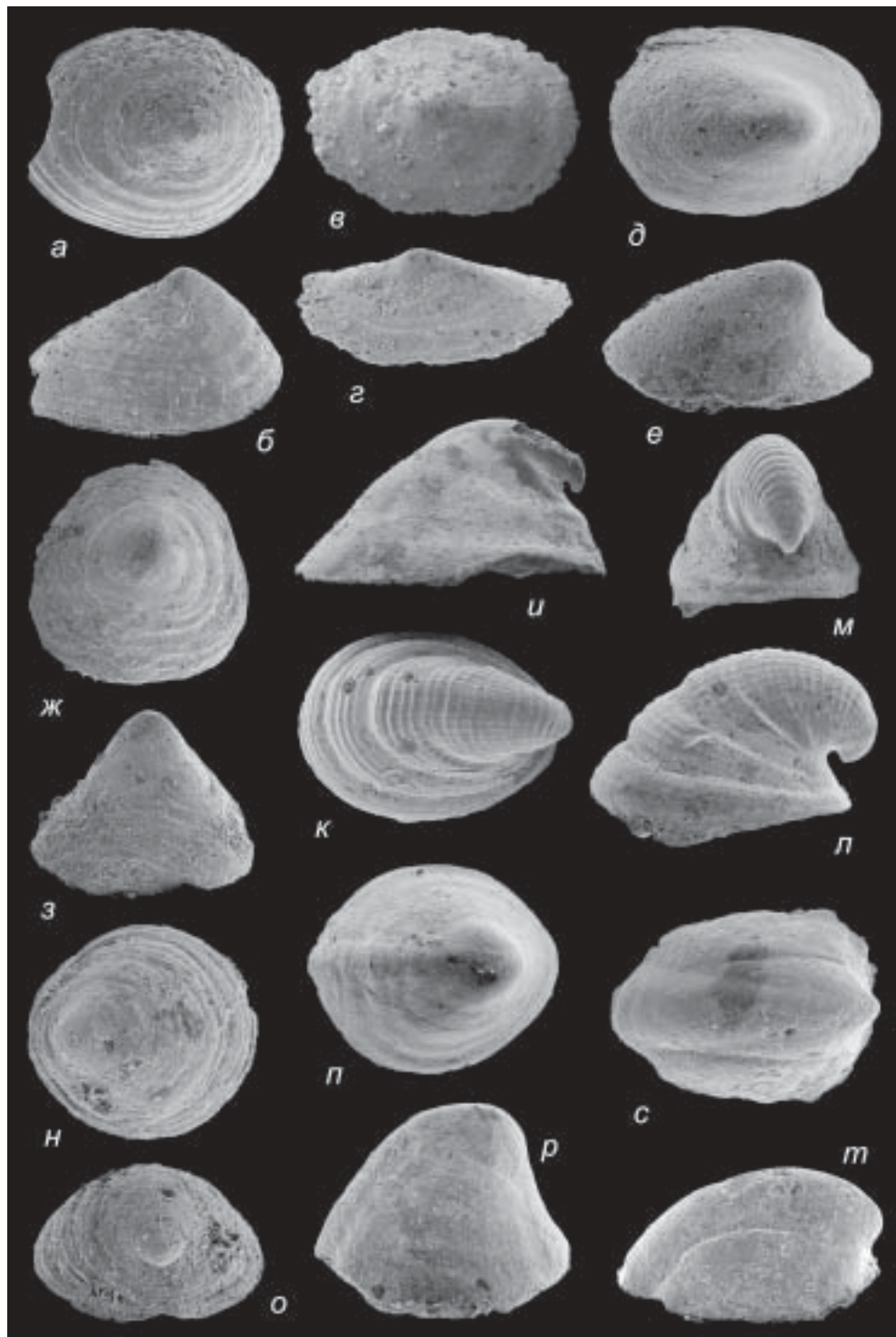


Рис. 3

Рис. 3. Представители малоподвижного эпифаунного бентоса: *a–o* — семейство Helcionellidae, *n–m* — семейство Igarkiellidae; *a, б* — *Pseudoaegides placus* (Jiang in Luo et al., 1982); экз. ПИН, № 4552/1373, раковина (х 31): *a* — сверху, *б* — косой вид слева; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Чжоничунь; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *в, г* — *Truncatocoelus campylurus* (Jiang, 1980); экз. ПИН, № 4552/1506, внутреннее ядро (х 26): *в* — сверху, *г* — косой вид справа; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *д, е* — *Ilсанella atdabanica?* (Missarzhevsky in Rozanov et Missarzhevsky, 1966); экз. ПИН, № 5083/0628, внутреннее ядро молодого ? экземпляра (х 16): *д* — сверху, *е* — косой вид слева; томмотский ярус; Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *ж, з* — «*Pseudopatella*» sp.; экз. ПИН, № 4552/1463, внутреннее ядро (х 18): *ж* — сверху, *з* — косой вид сзади; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *и* — *Fenqiaronia proboscis* (Feng, Qian et Rong, 1994); экз. ПИН, № 4664/1730, внутреннее ядро с фрагментами раковины (х 13); ботомский ярус, формация Парара; скв. SYC-101 (гл. 169.30 м), п-ов Йорк, Южная Австралия; *к–м* — *Bemella septata* (Missarzhevsky in Rozanov et Missarzhevsky, 1966); экз. ПИН, № 5083/0436, внутреннее ядро (х 12): *к* — косой вид сверху, *л* — слева, *м* — косой вид сзади; томмотский ярус; р. Алдан, Сибирская платформа; *н, о* — *Emarginocoelus mirus* Yu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1341, раковина (х 36): *н* — сверху, *о* — косой вид сзади; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Чжоничунь; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *п, р* — *Gonamella rostrata* Valkov et Karlova, 1984; экз. ПИН, № 5083/0186, внутреннее ядро (х 36): *п* — сверху, *р* — косой вид справа; томмотский ярус; р. Фомич, Западное Прианбарье, Сибирская платформа; *с, т* — *Protoconus crestatus* Yu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1530, внутреннее ядро (х 26): *с* — сверху, *т* — косой вид слева; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай.

моноплакофорных предков. Однако вторично и независимо он возникает в различных группах гастропод (см. Ponder, Lindberg, 1997, табл. 6). Современные представители брюхоногих с колпачковидной раковиной встречаются в широчайшем наборе биотопов — в море от супралиторальных скал (Patellidae, Siphonariidae) до твердых субстратов абиссали (различные hot-vents groups), в пресных стоячих водах (Acroloxidae) и горных ручьях (Ancylidae). В.Ф. Пондер и Д.Р. Линдберг (Ponder, Lindberg 1997) предостерегают от вывода о тесной связи колпачковидной формы раковины с обитанием в условиях активной гидродинамики мелководья, подтверждая свой тезис разнообразными примерами из современной фауны. Скорее всего, это справедливо и для раннекембрийских колпачковидных брюхоногих, обитание которых следует предполагать в биотопах с различной гидродинамической нагрузкой. Но несомненно, что ряд форм, например, таких как крупные *Bemella* (рис. 3, *к–м*), *Tannuella* и *Randomia*, могли существовать и в типично мелководных участках побережья, так как некоторые их находки приурочены к археоциатово-водорослевым биогермам (Сундуков, Федоров, 1986; Dzik, 1991; Landing, 1992). Более мелкие формы с уплощенной раковиной (рис. 3, *в–е*), видимо, обскребывали талломы водорослей наподобие молоди современных циклобранхий. У ряда представителей Helcionellidae наблюдается латеральное уплощение раковин (рис. 4, *а, б*). Возможно, это служит адаптацией к обитанию в трещинах и кавернах, либо, что более вероятно, в водорослевых зарослях или даже на их узких стеблевидных талломах, как некоторые современные латерально уплощенные *Notoacmaea*, обитающие на стеблях и листьях взморниковых (*Zosteraceae*). У ряда гелционеллид раковина приобрела высококонический облик (рис. 5). Среди современных брюхоногих сложно найти представителей с близкой формой раковин и предположить сходную жизненную форму. Возможно, наиболее близкими по форме раковины и размеру будут виды семейства Caecidae (роды *Caecum*, *Fartulum*, *Brochina*), обитающие в расщелинах скал, под камнями или в зарослях *Zostera* (Голиков, Кусакин, 1978), либо среди гравийных зерен в ризоидах водорослей и корнях водных

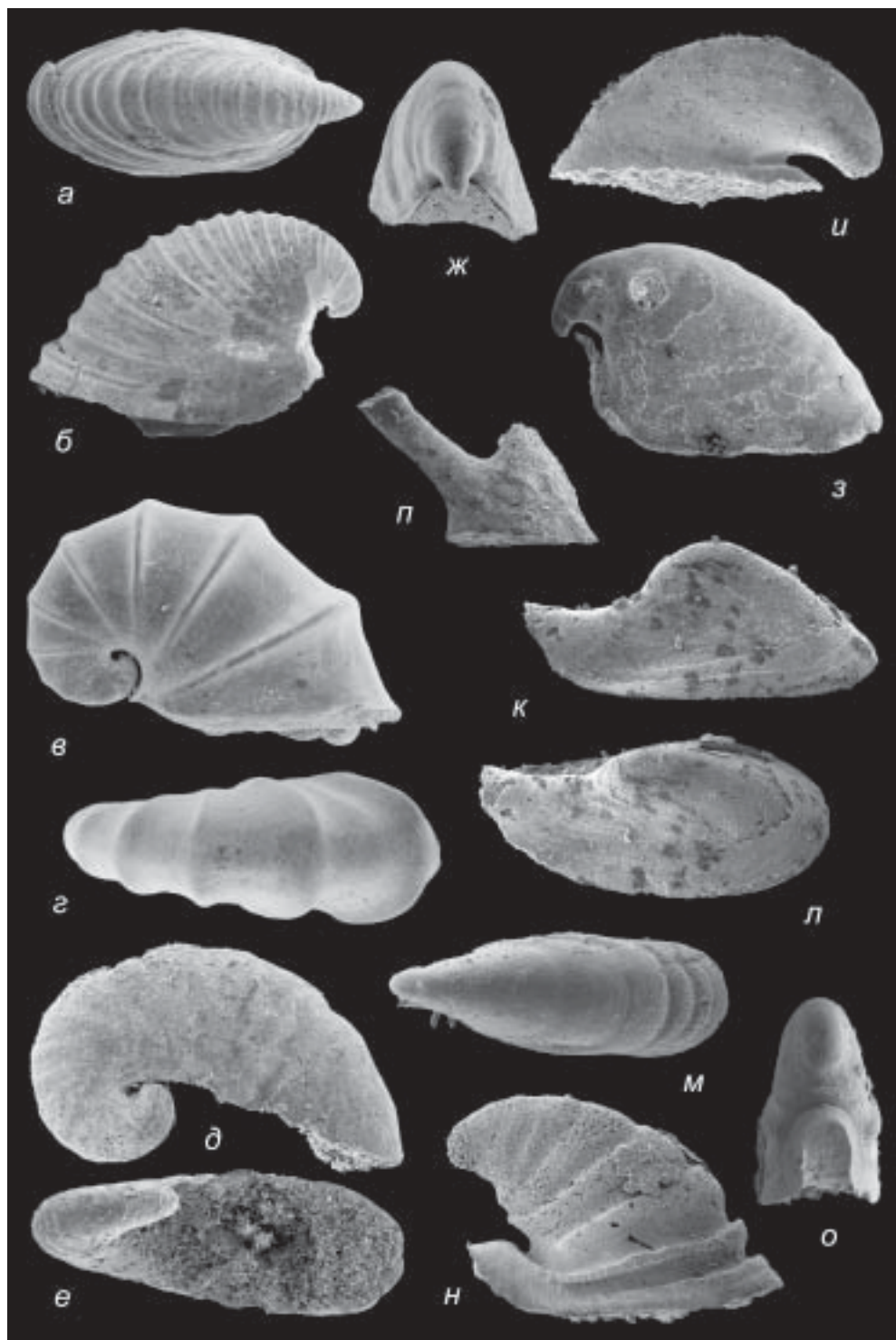


Рис. 4. Обитатели водорослевых талломов: а, б — семейство Helcionellidae, в–е — семейство Coreospiridae; ж–о — семейство Trenellidae; н — семейство Yochelcionellidae; а, б — *Igorella*

maidipingensis (Yu, 1974); экз. ПИН, № 4552/0144, внутреннее ядро ($\times 14$): *a* — сверху, *б* — слева; томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *в, г* — *Latouchella memorabilis* Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969; томмотский ярус; Западное Прианбарье, Сибирская платформа: *в* — экз. ПИН, № 5083/0148, внутреннее ядро справа ($\times 18$); *г* — Рассоха; *д* — экз. ПИН, № 5083/0182, внутреннее ядро, косой вид сверху ($\times 24$); *д* — Фомич; *д, е* — *Pseudoyangtzespira selindeica* Воква, 1990; экз. ПИН, № 5083/0604, внутреннее ядро ($\times 23$): *д* — справа, *е* — со стороны устья; томмотский ярус; *р*. Селинде, Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *ж, з* — «*Securiconus*» *costulatus* Missarzhevsky, 1989; экз. ПИН, № 5083/0007, внутреннее ядро ($\times 23$): *ж* — косой вид сзади, *з* — справа; томмотский ярус; *р*. Котуй, Западное Прианбарье, Сибирская платформа; *и* — *Horsegullia horsegulliensis* (Parkhaev in Gravestock et al., 2001); голотип ПИН, № 4664/1499, внутреннее ядро слева ($\times 19$); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия; *к, л* — *Trenella bifrons* Parkhaev, 2001; голотип ПИН, № 4664/0665, внутреннее ядро ($\times 34$): *к* — справа, *л* — косой вид сверху; ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия; *м-о* — *Mackinnonia rostrata* (Zhou et Xiao, 1984); *м* — экз. ПИН, № 4664/0227, внутреннее ядро сверху ($\times 39$); *н* — экз. ПИН, № 4664/0233, внутреннее ядро справа ($\times 20$); *о* — экз. ПИН, № 4664/0274, внутреннее ядро сзади ($\times 40$); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия; *п* — *Yochelcionella crassa* Zhegallo in Esakova et Zhegallo, 1996; экз. ПИН, № 3302/5001, привершинный фрагмент внутреннего ядра справа ($\times 22$); ботомский ярус; Шингэин-Нуруу, Западная Монголия.

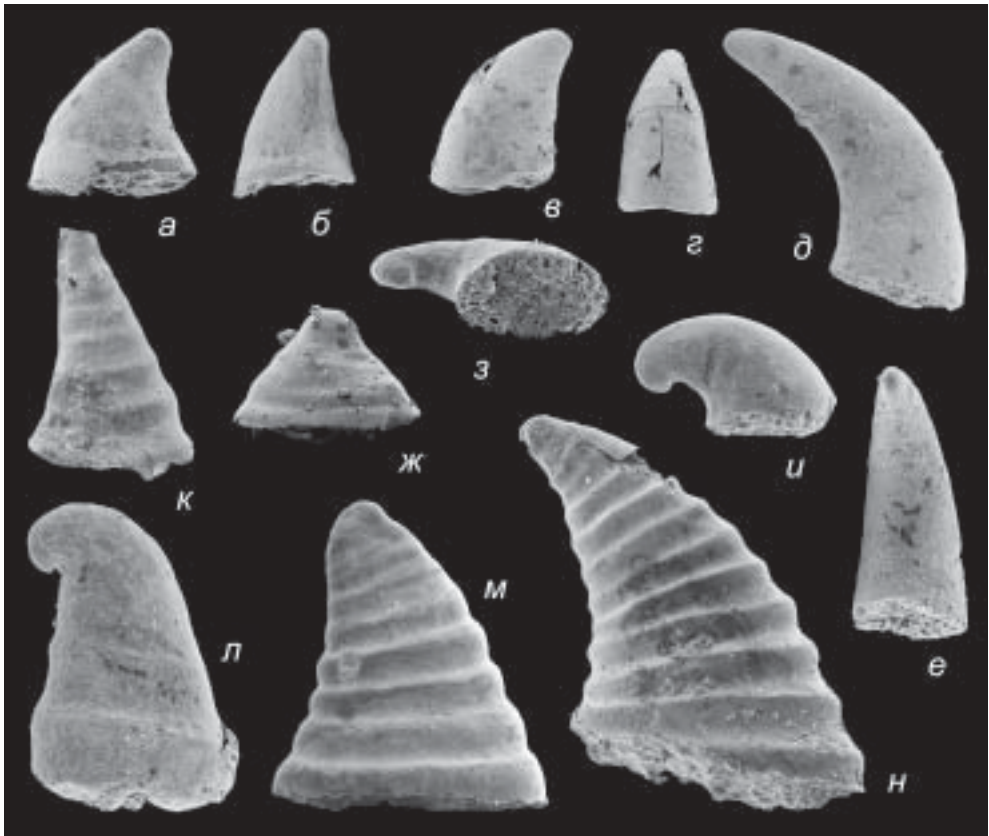


Рис. 5. Обитатели микробежищ (трещины, каверны, и т.п.): *а-н* — семейство Helcionellidae; *а-г* — *Lenoconus sulcatus* Vassiljeva, 1990; *а, б* — экз. ПИН, № 5083/0514, внутреннее ядро ($\times 32$): *а* —

слева, *б* — косой вид сзади; *в*, *г* — экз. ПИН, № 5083/0572, раковина (×21): *в* — слева, *г* — косой вид спереди; томмотский ярус; *р*. Селиндэ, Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *д*, *е* — *Ceratoconus striatus* Chen et Zhang 1980; экз. ПИН, № 5083/0091, внутреннее ядро (×29): *д* — справа, *е* — косой вид сзади; томмотский ярус; *р*. Кенгедэ, Восточное Прианабарье, Сибирская платформа; *ж* — *Aequiconus zigzac* Parkhaev in Gravestock et al., 2001; голотип ПИН, № 4664/1507, ядро раковины, слева (×30); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия; *з*, *и* — *Igorellina monstrosa* (Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969); экз. ПИН, № 5083/0053, внутреннее ядро (×26): *з* — косой вид с устья, *и* — справа; томмотский ярус; *р*. Рассоха, Западное Прианабарье, Сибирская платформа; *к* — *Obtusoconus honorabilis* (Qian, Chen et Chen, 1979); экз. ПИН, № 4552/1167, внутреннее ядро, вид слева (×29); томмотский ярус, формация Чжуцзячин, пачка Дахай; Сяньфэн, Мейшучунь, Юннань, Китай; *л* — *Obtusoconus rostriptuetus* (Qian, 1978); экз. ПИН, № 5083/0553, внутреннее ядро справа (×23); томмотский ярус; *р*. Селиндэ, Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *м* — *Obtusoconus brevis* Zhegallo in Esakova et Zhegallo, 1996; экз. ПИН, № 4664/1337, внутреннее ядро слева (×29); ботомский ярус, формация Селлик-Хил; Майпонга-Бич, п-ов Флери, Южная Австралия; *н* — *Anuliconus magnificus* Parkhaev in Gravestock et al., 2001, голотип ПИН, № 4664/0544, внутреннее ядро, вид справа (×25); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия.

растений (Rehder, 1994). Основываясь на этой приближенной аналогии, для гельционеллид с высококонической раковиной можно допустить сходный образ жизни.

Таким образом, скорее всего можно ожидать, что представители семейства Helcionellidae были слабоактивными обскребывателями, заселившими в раннем кембрии различные эпифаунные биотопы.

Повышение мобильности среди археобранхий связано с формированием спирально закрученной раковины. Отмечено, что формирование компактной по сравнению с колпачковидной, спирально завитой раковины не только позволяет уменьшить размер при сохранении внутреннего объема, но и обуславливает формирование маленького устья с тонким пережимом, соединяющим висцеральную массу в раковине с ногой (Ponder, Lindberg, 1997). Среди археобранхий формирование спирально закрученной раковины наблюдается в двух филогенетических линиях. Первая — это семейство Coreospirigidae, представители которого характеризуются большим, продольно удлинённым устьем и относительно маленьким завитком (рис. 4, *в–е*). Их происхождение, по-видимому, связано с латерально уплощенными гельционеллидами, у которых происходил постепенный загиб вершины (рис. 4, *а, б*). Для короспирида можно также предположить близкий, возможно, чуть более активный образ жизни — обитание в водорослевых зарослях или на узких стеблевидных частях водной растительности. Прямых аналогов по морфометрическим параметрам раковины среди современных бентосных брюхоногих обнаружить не удастся. Возможно, наиболее близкие жизненные формы присутствуют среди пресноводных Planorbidae, тяготеющим к густым зарослям растительности.

Вторая филогенетическая линия, в которой возникли спирально закрученные раковины, — это семейство Khaikhanidae. К этой группе относятся формы, у которых диаметр устья значительно меньше диаметра раковины (рис. 6, *к–р*). Предполагается, что возникновение таких скалярных форм может быть связано с высококоническими гельционеллидами (рис. 5, *д, е*), трубчатая раковина которых свернулась в спираль. Среди хаирханиид отмечены как симметричные, так и слабо декстральные или синистральные виды. Среди современных гастропод известны многочисленные виды с очень близкими по форме и размеру раковинами, например, морские Skeneopsidae (*Skeneopsis*), Omalogyridae (*Ammonicera*) и Vitrinellidae (*Teinostoma*, *Cyclostremisculus*), пресноводные Valvatidae (*Valvata*) и многие мелкие Planorbidae. Для них характерно обитание в зарослях

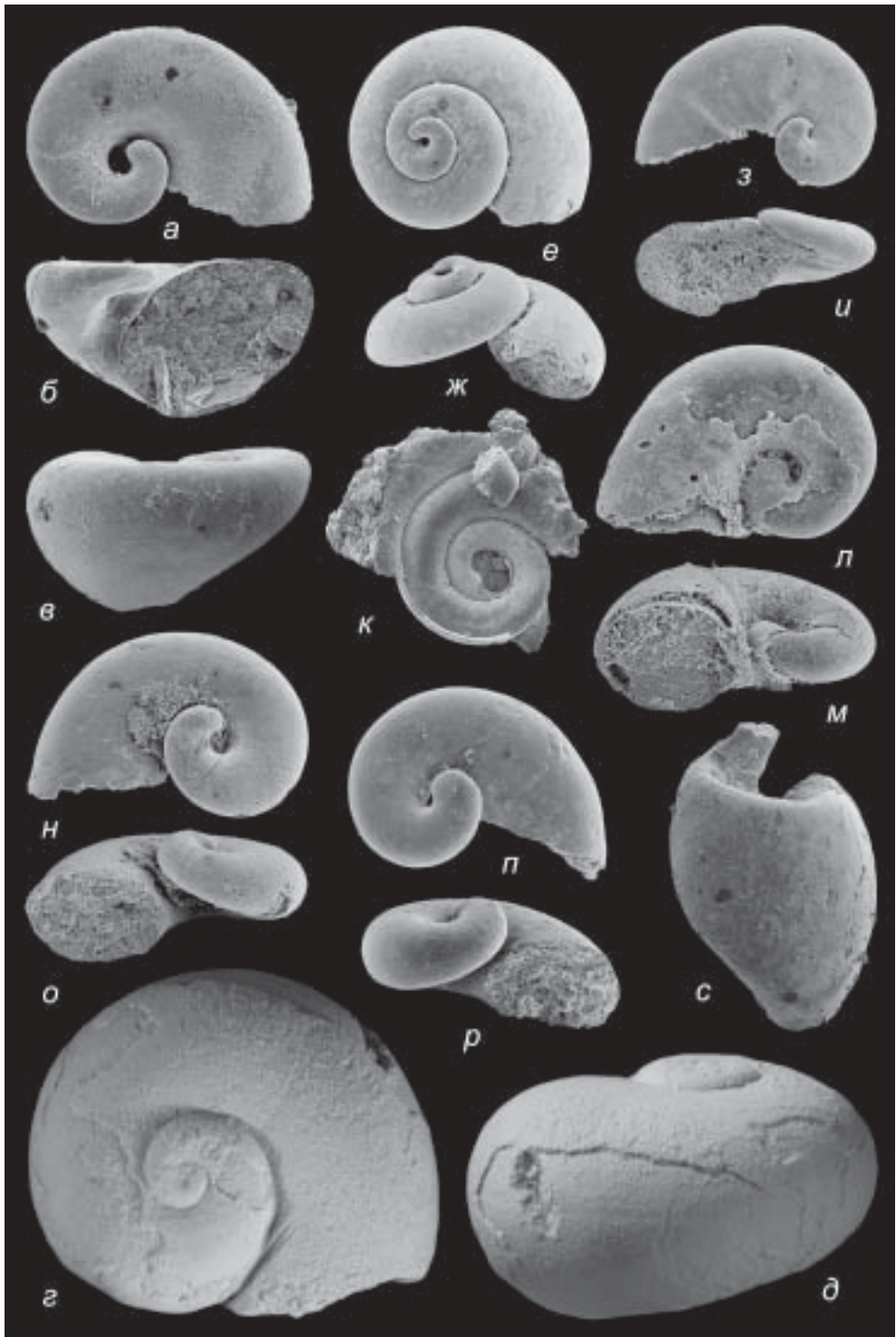


Рис. 6. Представители подвижного эпифаунного бентоса: *а-д* — семейство Pelagiellidae, *е-и* — семейство Aldanellidae; *к-р* — семейство Khairkhaniidae, *с* — семейство Onychochilidae; *а-в* —

Pelagiella adunca Missarzhevsky in Missarzhevsky et Rozanov, 1966; *a, в* — экз. ПИН, № 5083/0300, внутреннее ядро (×38): *a* — со стороны завитка; *в* — со стороны обратной устью; *б* — экз. ПИН, № 5083/0298, внутреннее ядро со стороны устья (×36); томмотский ярус; пос. Чекуровка, низовья р. Лены, Сибирская платформа; *г, д* — *Tannuspira magnifica* Missarzhevsky, 1989; голотип ГИН, № 3593/505, раковина (×3,4): *г* — со стороны завитка, *д* — с дорсальной стороны; ботомский ярус, санаштыгольский горизонт; Восточный Танну-Ола, Алтай-Саянская складчатая обл.; *е, ж* — *Aldanella rozanovi* Missarzhevsky, 1966; экз. ПИН, № 5083/0219, внутреннее ядро (×22): *е* — со стороны завитка, *ж* — косой вид со стороны устья; томмотский ярус; р. Оленёк, Оленёкское поднятие, Сибирская платформа; *з, и* — *Aldanella* sp.; *з* — экз. ПИН, № 4386/1523, внутреннее ядро со стороны завитка (×19); *и* — экз. ПИН, № 4386/1520, внутреннее ядро со стороны устья (×16); томмотский ярус; р. Котуй, Западное Прианабарье, Сибирская платформа; *к* — *Ardrossania pavei* Runnegar in Bengtson et al., 1990; экз. ПИН, № 4664/1535, внутреннее ядро с фрагментами раковины, вид справа (×30); ботомский ярус, формация Парара; скв. Cur-D1В (гл. 278.35 м), п-ов Йорк, Южная Австралия; *л, м* — *Khairkhanianella rotata* Missarzhevsky, 1981; экз. ПИН, № 5083/0153, внутреннее ядро с фрагментами раковины (х 34): *л* — слева, *м* — косой вид со стороны устья; томмотский ярус; р. Рассоха, Западное Прианабарье, Сибирская платформа; *н, о* — *Barskovia hemisymmetrica* Golubev, 1976; экз. ПИН, № 5083/0475, внутреннее ядро (х 28): *н* — со стороны завитка, *о* — косой вид со стороны устья; томмотский ярус; р. Селиндэ, Учуро-Майский р-н, Сибирская платформа; *п, р* — *Philoxenella spirallis* Vostokova, 1962; экз. ПИН, № 5083/0018, внутреннее ядро (×31): *п* — со стороны завитка, *р* — косой вид со стороны устья; томмотский ярус; р. Рассоха, Западное Прианабарье, Сибирская платформа; *с* — *Beshdashella tortilis* Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981; экз. ПИН, № 4664/1008, внутреннее ядро с дорсальной стороны (×40); ботомский ярус, формация Парара; Хорс-Галли, п-ов Йорк, Южная Австралия.

нитчатых водорослей (*Skeneopsis*), среди гравийных зерен в корнях взморниковых или под камнями (Vitrinellidae), на макрофитах (Planorbidae) либо на их разлагающихся остатках (Valvatidae). Логично предположить и сходный образ жизни для Khairkhanianidae.

Формирование гиперстрофной раковины у семейства Onychochilidae (рис. 6, *с*), которое, видимо, берет начало от хаирханиид, несомненно отразилось на повышении мобильности моллюсков, так как коэффициент стройности их раковины (отношение высоты к максимальному диаметру) больше 1, и, таким образом, раковина вытянута вдоль тела животного. Представителей с гиперстрофными раковинами среди современной малакофауны нет, но близкая буллиформная раковина с длинным и узким устьем характерна для многих морских Opisthobranchia (Bulliformes) и некоторых пресноводных Pulmonata (Bulinidae, Physidae). Если первые ведут преимущественно инфаунный образ жизни будучи активными хищниками, то вторые занимают различные микробиотопы на водной растительности и являются растительными. Оба биотопа возможны для онихохилид, с той лишь оговоркой, что при инфаунном образе жизни хищничество сомнительно, и скорее они могли быть детритофагами.

По-видимому, повышение мобильности по сравнению с предковым семейством Coreospiridae наблюдалось у его потомков — семейств Pelagiellidae и Aldanellidae, для которых характерно наличие турбоспиральной раковины. Важно отметить, что асимметрия в этих двух группах достигалась разными путями — у алданеллид за счет выдвигания завитка (рис. 6, *е-и*), а у пелагиеллид за счет выпячивания левой (базальной) части последнего оборота (рис. 6, *а-д*). Но, вероятно, в обеих группах произошел поворот завитка раковины назад, и, таким образом, угол между телом животного и осью раковины стал меньше прямого (см. Пархаев, 2001, рис. 3, *ж, з*; Пархаев, 2006, рис. 1), как это было у кореоспирид. Для Aldanellidae аналогичными по морфометрии раковинами среди современных брюхоногих могут обладать представители Tornidae (роды *Tornus*, *Pseudoliotia*, *Pygmaeorota*), некоторые Trochidae (*Margarites*) и Skeneopsidae (*Lisstesta*),

а для Pelagiellidae некоторые Trichotropidae (*Lepistes*), Littorinidae (*Lacuna*) и Vanicoridae (*Vanikoro*). Среди разнообразия биотопов, занимаемых этими современными брюхоногими, наиболее подходящими для кембрийских форм представляются талломы водорослей, а также трещины и каверны скальных грунтов, покрытые микрообрастаниями и водорослевыми пленками. Представители кембрийских родов *Aldanella* и *Pelagiella* часто являются преобладающими формами в образцах. Вероятно это вызвано тем, что в древних биоценозах это были доминирующие виды с высокой плотностью популяций. То же отмечается и для некоторых видов современных *Lacuna* и *Margarites* (Моллюски Белого моря, 1987).

Формирование структур, регулирующих циркуляцию токов воды в мантийной полости, является определяющим для двух групп гельционеллоидных моллюсков, ответвившихся от семейства Helcionellidae. Первая группа – это семейство Igarkiellidae, апоморфией которого является наличие периферического желобка внутри на передней поверхности колпачковидной раковины; снаружи он выглядит как валик, тянущийся от вершины раковины к переднему краю устья (рис. 3, *n–m*). Несмотря на очевидность адаптивного значения периферического желобка как структуры для локализации выводного тока и, таким образом, для повышения эффективности циркуляции внутри мантийной полости (Пархаев, 2000, рис. 6), у нас нет данных о том, что игаркиеллиды освоили новые адаптивные зоны по сравнению с их предками — гельционеллидами. Судя по низкой, часто даже прижатой, колпачковидной раковине, игаркиеллиды вели малоподвижный образ жизни и питались микрообрастаниями субстратов различного типа.

В другой группе морфогенез шел по пути оформления структур для ввода воды в мантийную полость. Это наблюдается у семейства Trenellidae и их потомков — Yocheccionellidae. В этих группах на базе париетального трена предковых гельционеллид формируются подвершинный вводной желобок (рис. 4, *ж, з, н, о*) или даже сифон (сноркель) (рис. 4, *н*). Несмотря на эту инновацию, общая форма раковины тренеллид и йохелционеллид была близкой к таковой у гельционеллид, заставляя нас предполагать, что эти семейства остались в той же адаптивной зоне, что и предковая группа. Возможно, только роды *Eotebena* и *Runnegarella* (Yocheccionellidae) с их крайне латерально уплощенной раковиной и выгнутым устьевым краем (рис. 7, *л*) могли перейти к частично зарывающемуся образу жизни (Peel, 1991, рис. 32). В таком случае сноркель *Runnegarella* и глубокий синус *Eotebena* являлись приспособлением для забора воды над поверхностью осадка.

Наконец, у семейства Stenothecidae, которое, вероятно, произошло от тренеллид, также наблюдается сильная латеральная уплощенность раковины. Если типичные стенотециды (*Stenotheca*, *Anabarella*) характеризуются почти планарным устьем (рис. 7, *а–е*), то у представителей подсемейства Watsonellinae (*Watsonella*, *Eurekapegma*) устьевой край сильно изогнут, что, видимо, предполагает их инфаунный образ жизни в мягких субстратах (7, *и, к*). Для рода *Watsonella* это подтверждено и находками экземпляров *in situ*, раковины которых ориентированы перпендикулярно плоскости напластования осадка (Landing, 1989). У рода *Eurekapegma* на боковых поверхностях внутри раковины присутствуют складки (MacKinnon, 1985, рис. 6А; Runnegar, 1996, рис. 6.3), которые могут быть интерпретированы как опора для развитой мускулатуры ноги, приспособленной для движения внутри осадка. Существуют и морфологически переходные формы между этими подсемействами, такие как *Mellopegma* (рис. 7, *ж, з*), которые, возможно, могли являться факультативными интрабионтами.

Среди современных брюхоногих моллюсков раковины, морфологически близкие к раковинам кембрийских *Stenotheca* и *Anabarella*, отсутствуют. Уплощенность раковины

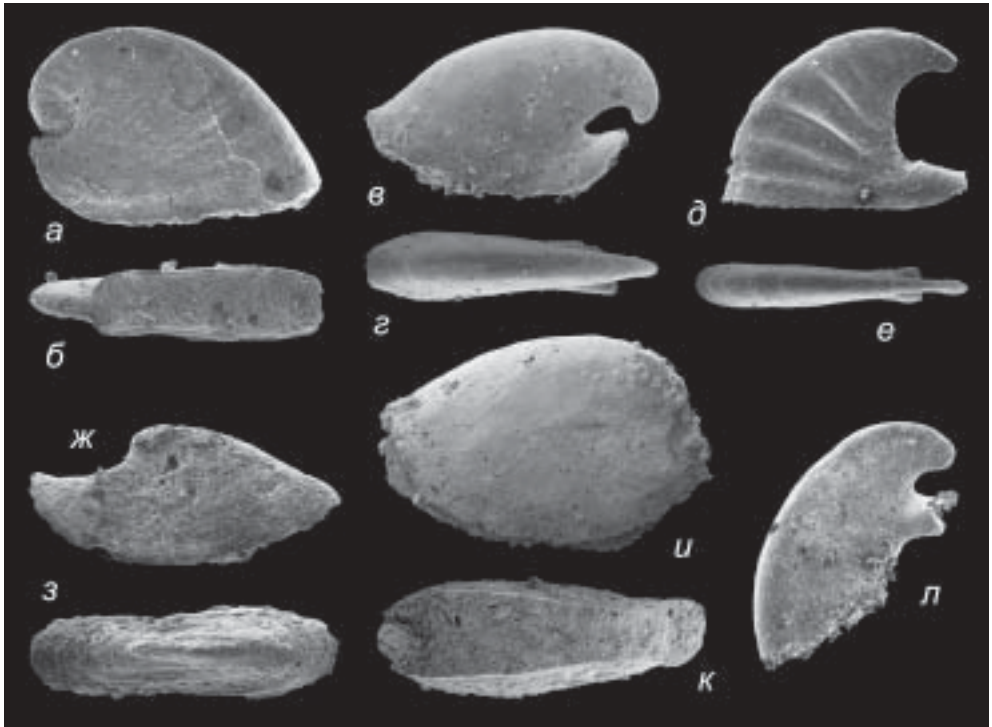


Рис. 7. Обитатели зарослей нитчатых водорослей (а–е — семейство Stenothecidae, подсемейство Stenothecinae), инфаунные обитатели (и, к — семейство Stenothecidae, подсемейство Watsonellinae, л — семейство Yochelcionellidae) и, возможно, факультативные интрабионты (ж, з — семейство Stenothecidae, подсемейство Stenothecinae); а–г — *Anabarella australis* Runnegar in Bengtson et al., 1990; п-ов Йорк, Южная Австралия: а — экз. ПИН, № 4664/1780, раковина справа (x 29); атдабанский ярус, формация Кулпара, скв. CD-2 (гл. 32.66 м); б — экз. ПИН, № 4664/0945, раковина со стороны устья (x55); атдабанский ярус, формация Кулпара, Хорс-Галли; в — экз. ПИН, № 4664/1695, внутреннее ядро слева (x36); ботомский ярус, формация Парара, скв. SYC-101 (гл. 197.40 м); г — экз. ПИН, № 4664/0172, внутреннее ядро сверху (x37); ботомский ярус, Хорс-Галли, формация Парара; д, е — *Stenotheca drepanoidea* (He et Pei in He et al., 1984); ботомский ярус, формация Парара; п-ов Йорк, Южная Австралия; д — экз. ПИН, № 4664/1731, внутреннее ядро слева (x26); скв. SYC-101 (гл. 168.80 м); е — экз. ПИН, № 4664/0608, внутреннее ядро сверху (x31), Хорс-Галли; ж, з — *Mellopegma uslonicum* Parkhaev, 2004; ж — экз. ПИН, № 2019/1047, внутреннее ядро справа (x35); з — экз. ПИН, № 2019/1049, внутреннее ядро сверху (x31); ботомский ярус, быстринская свита; с. Георгиевка, Восточное Забайкалье; и, к — *Watsonella crosbyi* Grabau, 1900; и — экз. ПИН, № 4664/1525, внутреннее ядро слева (x10); к — экз. ПИН, № 4664/1524, внутреннее ядро со стороны устья (x10); ботомский ярус, формация Селлик-Хил; Майпонга-Бич, п-ов Флери, Южная Австралия; л — *Runnegarella americana* (Runnegar et Pojeta, 1980); экз. из колл. Дж.С. Пила (Department of Earth Sciences, Uppsala University, Sweden), ядро раковины слева (x27); нижний кембрий; Ньюфаундленд, Канада.

этих стенотецид такова, что отношение длины к ширине достигает 5–6 и более. Планарность их устья исключает инфаунный образ жизни и предполагает скорее обитание на относительно твердом субстрате. Тогда можно предположить, что крайняя степень латеральной уплощенности есть приспособление к обитанию в густых зарослях водорослей. Это находит подтверждение среди некоторых современных планорбид, напри-

мер, таких как *Anisus (Disculifer) vortex* или *Choanomphalus (Pseudogyraulus) rossmaessleri*, обитающих соответственно в кустистых макрофитах и зарослях нитчатки.

Заключение

Основные направления адаптивной радиации кембрийских брюхоногих моллюсков изображены на рис. 8. Таким образом, в начале кембрия преобладающим экологическим типом гастропод был эпифаунный обскребыватель микрообрастаний, приуроченный в основном к зарослям водорослей либо микроубежищам скального субстрата (трещины, каверны, полости). Число и разнообразие обитателей рифовых построек и открытых скальных биотопов были незначительны. Подчиненная роль принадлежала и обитателям мягких грунтов (*Eotebena*, *Runnegarella*, *Watsonella*, *Eurekapegma*), для которых возможна детритофагия. Важно отметить, что большая часть семейств и, как следствие, основных экотипов появилась почти одновременно на рубеже докембрия и кембрия (рис. 1).

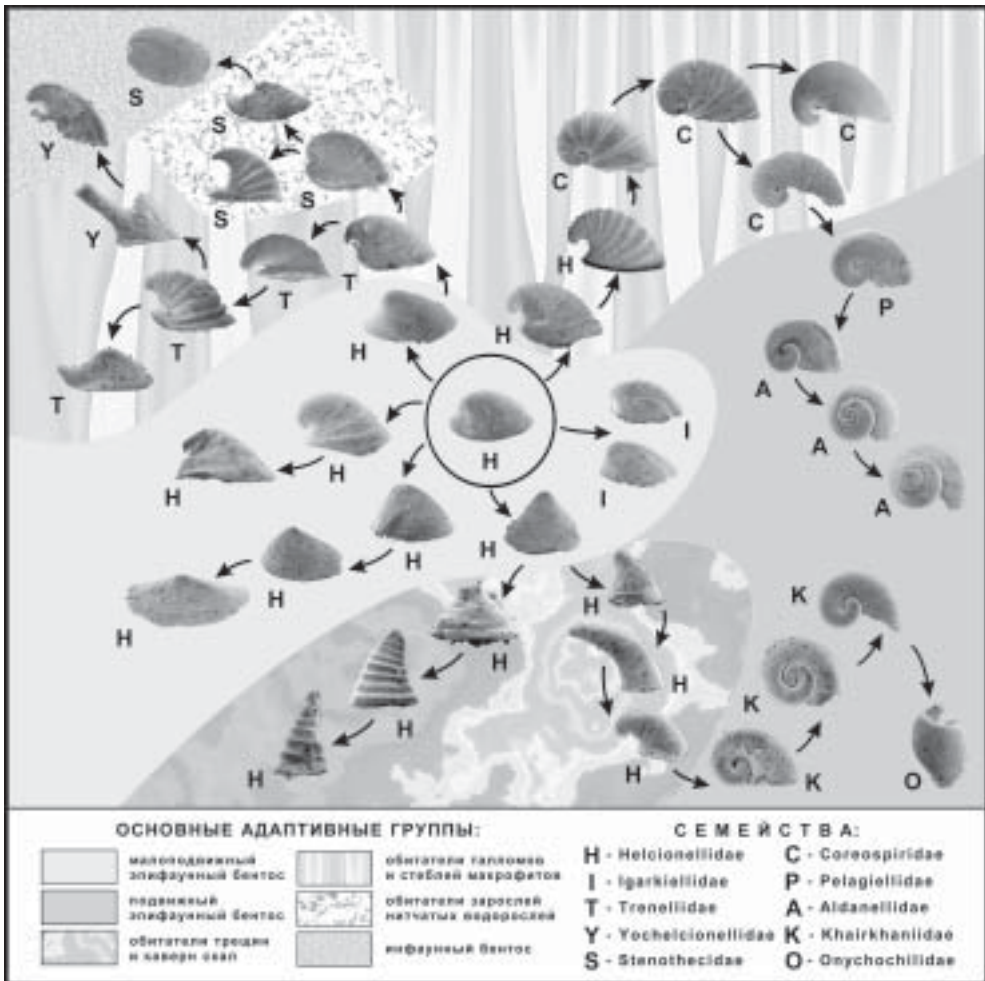


Рис. 8. Основные направления адаптивной радиации кембрийских брюхоногих моллюсков.

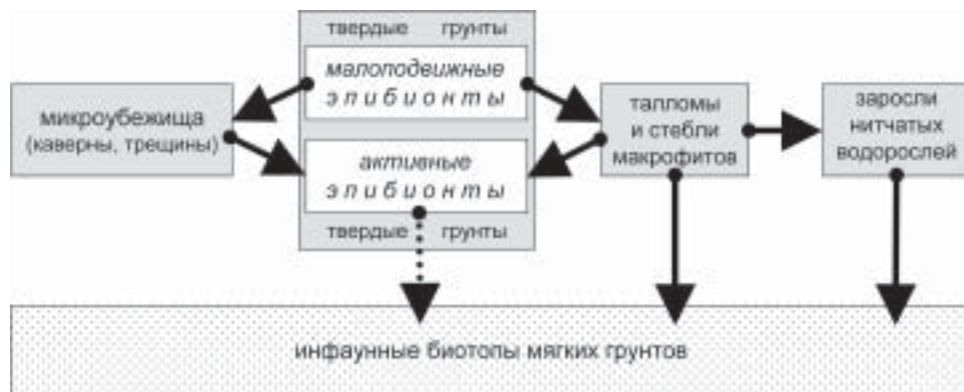


Рис. 9. Схема освоения различных биотопов древнейшими брюхоногими моллюсками.

Вероятно, это связано с существованием широких возможностей освоения трофического пространства, до того времени не использованного какими-либо сходными в экологическом смысле организмами.

На рис. 9 представлена схема освоения различных биотопов древнейшими брюхоногими моллюсками. Интересно отметить, что жизненная форма активных эпибионтов сформировалась из малоподвижных эпифаунных форм не «напрямую», а опосредованно, через обитателей микрорубежищ либо обитателей стеблей и талломов макрофитов. Видимо, морфологические преобразования у двух последних групп, вызванные особенностями образа жизни на растительности и в микрорубежищах, дали возможность моллюскам вернуться на открытые твердые субстраты уже в качестве довольно подвижных организмов.

В заключение следует отметить, что все вышеприведенные особенности адаптивной радиации и палеоэкологии древнейших брюхоногих в значительной степени предположительны и являются первым шагом в изучении кембрийских моллюсков в подобном аспекте. Дальнейшие исследования в этом направлении могут выявить новые детали развития группы и особенности освоения экологического пространства древнейшими брюхоногими – представителями класса моллюсков, которому в настоящее время нет равных по таксономическому разнообразию и разнообразию жизненных форм среди прочих морских беспозвоночных.

Работа поддержана Программой Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-48367), грантами Президента РФ на поддержку молодых российских ученых и ведущих научных школ №№ НШ-974.2003.5, НШ-6186.2006.5 и МК-723.2004.4, Фондом содействия отечественной науке.

Литература

- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР // Определители по фауне. СССР. Вып. 116. Л.: Наука. 282 с.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1988. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков // Тр. Зоол. ин-та. Т. 176. С. 4–77.

- Моллюски Белого моря. 1987. Определители по фауне СССР. Вып. 151./ О.А. Скарлато (ред.). Л.: Наука. 324 с.
- Пархаев П.Ю. 2000. Функциональная морфология кембрийских одностворчатых моллюсков – гельционеллид. Статья 1 // Палеонтол. журн. № 4. С. 32–39.
- Пархаев П.Ю. 2001. Функциональная морфология кембрийских одностворчатых моллюсков – гельционеллид. Статья 2 // Палеонтол. журн. № 5. С. 20–26.
- Пархаев П.Ю. 2002. Филогенез и система кембрийских одностворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. № 1. С. 27–39.
- Пархаев П.Ю. 2005. Кембрийские гельционеллоидные моллюски как фундамент эволюции класса Gastropoda // Современная российская палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН. С. 63–84.
- Пархаев П.Ю. 2006. Новые данные по морфологии древнейших брюхоногих моллюсков рода *Aldanella Vostokova*, 1962 (Archaeobranchia, Pelagielliformes) // Палеонтол. журн. № 3 (в печати).
- Сундуков В.М., Федоров А.Б. 1986. Палеонтологическая характеристика и возраст слоев с водорослево-археоциатовыми биогермами р. Медвежьей // Биостратиграфия и палеонтология кембрия Северной Азии. М.: Наука. С. 108–119 (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО РАН. Вып. 669).
- Burzin M.B., Debrenne F., Zhuravlev A.Yu. 2001. Evolution of shallow-water level bottom communities // The ecology of the Cambrian radiation. A.Yu. Zhuravlev, R. Riding (eds.). N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 217–237.
- Dzik J. 1991. Is fossil evidence consistent with traditional views of the early metazoan phylogeny? // The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. A. Simonetta, S. Conway Morris (eds.). Cambridge: Univ. Press. P. 47–56.
- Gubanov A.P., Kouchinsky A.V., Peel J.S. 1999. The first evolutionary-adaptive lineage within fossil mollusks // *Lethaia*. Vol. 32. P. 155–157.
- Gubanov A.P., Peel J.S. 1999. *Oelandiella*, the earliest Cambrian helcionelloid mollusk from Siberia // *Palaeontology*. Vol. 42. Pt 2. P. 211–222.
- Kouchinsky A.V. 2001. Molluscs, hyoliths, stenotheccoids and coelosclerotophorans // The ecology of the Cambrian radiation. A.Yu. Zhuravlev, R. Riding (eds.). N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 326–349.
- Landing E. 1989. Paleoecology and distribution of the Early Cambrian rostroconch *Watsonella crosbyi* Grabau // *J. Paleontol.* Vol. 63. No. 5. P. 566–573.
- Landing E. 1992. Lower Cambrian of southern Newfoundland: Epeirogeny and Lazarus faunas, lithofacies-biofacies linkages, and the myth of a global chronostratigraphy // *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. J.H. Lipps, P.W. Signor (eds.). N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 283–309.
- MacKinnon D.I. 1985. New Zealand late Middle Cambrian molluscs and the origin of Rostroconchia and Bivalvia // *Alcheringa*. Vol. 9. No. 1–2. P. 65–81.
- Peel J.S. 1991. Functional morphology, evolution and systematics of Early Palaeozoic univalved molluscs // *Bull. Grøn. Geol. Unders.* Vol. 161. P. 1–116.
- Ponder W.F., Lindberg D.R. 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol. 119. P. 83–265.
- Rehder H.A. 1994. National Audubon Society: Field guide to North American seashells. N.Y.: Chanticleer Press Inc. 894 p.
- Runnegar B. 1996. Early evolution of the Mollusca: the fossil record // *Origin and evolution of the Mollusca*. J. Taylor (ed.). Oxford: Oxford Univ. Press. P. 77–87.
- Yochelson E.L. 1978. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient molluscs // *Malacologia*. Vol. 17. No. 2. P. 165–191.

УДК 56.016.3:551.733

Пелагические конодонты ордовика, их образ жизни и трофические взаимоотношения

Т.Ю. Толмачева

Всероссийский научно-исследовательский геологический институт, Санкт-Петербург

E-mail: tatiana_tolmacheva@vsegei.ru

Многочисленные естественные группировки конодонтовых элементов из кремнистых отложений бурубайтальской свиты нижнего ордовика Центрального Казахстана указывают на возможные трофические связи конодонтов. Конодонты находились в пищевых отношениях с мелкими пелагическими членистоногими и ювенильными особями своей же группы фауны. Стратегией хищничества конодонтов было потребление одной особи за один раз. Другой неизвестный нам хищник, производящий более крупные фекальные пеллеты, потреблял до 10 и более особей конодонтов одновременно. Пеллеты этого хищника свидетельствуют, что конодонты обитали в группах особей одного поколения, что свойственно многим современным рыбам.

Ключевые слова: конодонты, пеллеты, ордовик, трофические связи, Казахстан.

Несмотря на 150 летнюю историю изучения конодонтов, мы до сих пор очень мало знаем об образе жизни и трофических связях этих организмов. Интерпретация их экологических взаимоотношений сильно усложняется острой нехваткой соответствующей информации. Палеонтологические данные, такие как состав морских сообществ или динамика популяций либо представлены с некоторой неточностью (а ошибки в связи с усреднением материала во времени и тафономическими потерями, как правило, велики), либо мы имеем параметры, которые невозможно сравнивать с параметрами, изученными в современных морских экосистемах. Находки, прямо свидетельствующие о трофических связях конодонтов с определенными организмами, встречаются исключительно редко (Williams, 1992), а актуалистические подходы часто не работают в связи с неопределенностью данных о филогенетических взаимоотношениях и анатомии конодонтов и несколько отличными параметрами биоты в палеозое по сравнению с современностью.

В результате, практически все наши предположения о питании конодонтов, характере их жизни и взаимоотношении с окружающими организмами строятся на морфофункциональном анализе как самих конодонтовых элементов (Purnell, von Bitter, 1992; Purnell, 1995), так и отпечатков их мягкого тела, находки которых единичны (Briggs et al., 1983; Gabbott et al., 1995). Приуроченность видов к определенным биотопам, как правило, оценивается через их распределение по фациям. Несмотря на некоторые разногласия, большинство исследователей сходятся во мнении, что конодонты вели относительно активно плавающий образ жизни как пелагические, неритовые либо нектобентосные организмы и были хищниками (Aldridge, Purnell, 1996), либо детритофагами (Nicoll, 1995).

И это практически все, что нам известно об образе жизни конодонтов на настоящий момент. Перспективы дальнейших реконструкций экологических взаимоотношений этой группы фауны во многом связаны с находками конодонтовых элементов в желудках ископаемых хищников и в фекальных пеллетах, а также накоплением статистического материала по структуре и составу конодонтовых популяций. За весь период изучения конодонтов накопилось относительно много конодонтовых элементов, сгруппированных в кластеры, при этом многие из них, несомненно, представляют собой фекальные пеллеты (Leslie, 1997). Эти находки, с одной стороны, прямо указывают на место конодонтов в пищевых цепях палеозойских морей, а с другой — являются основой для выявления поведенческих особенностей как организмов, которые питались конодонтами, так и самих конодонтов. Пример такой реконструкции может дать анализ многочисленных кластеров конодонтов, найденных в кремнистых отложениях бурубайтальской свиты нижнего и среднего ордовика Центрального Казахстана.

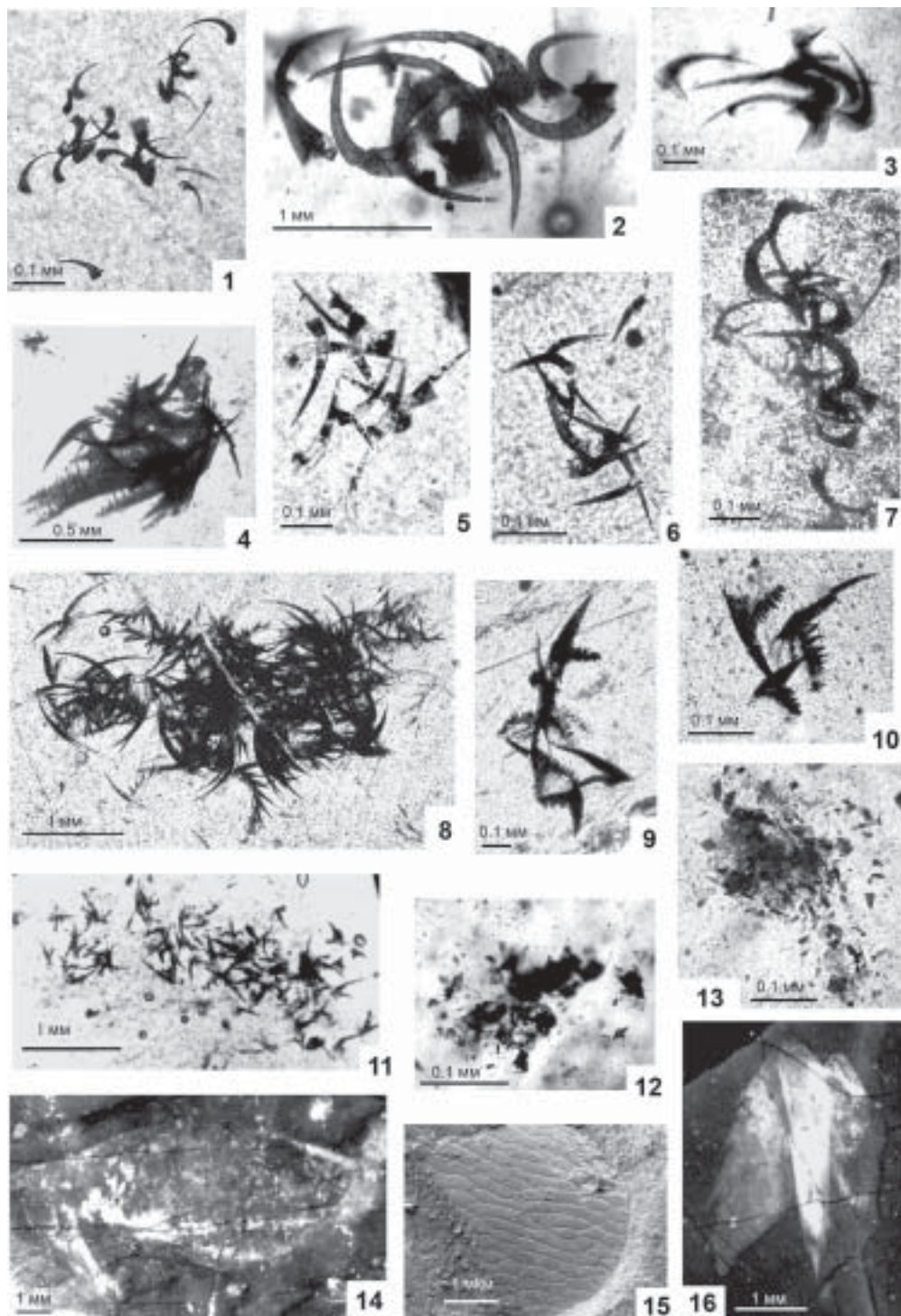
То, что в кремнистых отложениях ордовика Казахстана нередко встречаются естественные группировки конодонтовых элементов, известно уже более 20 лет (Барсков, Новиков, 1984). За время работы в Казахстане автором была собрана большая коллекция этих палеонтологических объектов, которые встречаются практически во всех кремнистых отложениях Казахстана ордовикского возраста. Тем не менее, группировки конодонтовых элементов до сих пор остаются практически не изученными, главным образом, из-за трудоемкости и технической сложности их выделения из породы для дальнейшего изучения. Кроме того, большинство естественных группировок состоит из ювенильных и/или частично растворенных элементов, что сильно затрудняет определение их таксономической принадлежности. В данной работе рассматривается только материал из нижнеордовикских отложений бурубайтальской свиты юго-западного Казахстана, который представлен более чем 400 группировками, выделенными из нескольких кремнистых слоев. Этот материал позволяет провести статистический анализ входящих в состав группировок конодонтовых элементов и оценить возможные трофические связи конодонтов с другими представителями конкретного пелагического сообщества раннего ордовика.

Литологическая и палеонтологическая характеристика Бурубайтальской свиты

Бурубайтальская свита распространена на значительной территории юго-западного Прибалхашья и северной Бетпакадалы и представлена литологически однородной толщей красных и серых кремней, кремнистых алевролитов и аргиллитов. Возраст свиты определяется по конодонтам в широком диапазоне от верхнего кембрия (зона *Eoconodontus notchpeakensis*) до среднего ордовика (зона *Paroistodus horridus*). В разрезах преобладают прозрачные и полупрозрачные разности кремнистых пород с незначительной примесью терригенного материала. Согласно последним представлениям отложения свиты были сформированы в океаническом, относительно глубоководном бассейне на значительном удалении от возможных источников терригенного сноса (Tolmacheva et al., 2004).

Палеонтологические остатки в бурубайтальской свите в целом немногочисленны и не разнообразны. Более того, комплекс фауны, характеризующей свиту, типичен для черносланцевых и кремнисто-терригенных отложений нижнего палеозоя (например, Ethington, 1981). Таксономическое разнообразие сообществ, сохраняющихся в этих фациях, как правило, всегда относительно невелико, что частично связано как с бедностью пелагической биоты в ордовикское время, так и с ее плохой сохранностью из-за относительно высоко расположенного уровня карбонатной компенсации в ордовике и химически активных донных вод.

ТАБЛИЦА 1



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ 1

Коллекция хранится в Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном музее им. Чернышева (ЦНИГРмузей).

Фиг. 1. *Paroistodus* cf. *P. parallelus* (Pander): Естественная группировка состоящая из 24 ювенильных и очень маленьких элементов. Это одна из пеллет в коллекции, состоящая, возможно, из остатков более чем одного индивидуума. Зона *Paroistodus proteus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 25/12829.

Фиг. 2. *Drepanodus arcuatus* Pander: Естественная группировка состоящая из 8 больших элементов. Зона *Oepikodus evae*, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 21/12829.

Фиг. 3. *Paroistodus proteus* (Lindstrom): Естественная группировка состоящая из 7 ювенильных элементов. Зона *Paroistodus proteus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 80/12829.

Фиг. 4. *Oepikodus communis* (Ethington and Clark): Естественная группировка состоящая из 15 сильно сближенных элементов. Зона *Oepikodus evae*, нижний ордовик, кушекинская свита. Экз. № 81/12829.

Фиг. 5. *Decoriconus* sp. indet.: Естественная группировка состоящая из 13 ювенильных элементов. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 82/12829.

Фиг. 6. *Decoriconus* sp. indet.: Естественная группировка состоящая из 15 ювенильных элементов. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 83/12829.

Фиг. 7. *Cordylodus* sp. indet.: Естественная группировка из 15 элементов, находящихся на очень ранней стадии онтогенеза. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 84/12829.

Фиг. 8. *Paracordylodus gracilis* Lindstrom: Естественная группировка из более чем 100 элементов. Зона *Paroistodus proteus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 85/12829.

Фиг. 9, 10. *Prioniodus oepiki* (McTavish): Естественная группировка из 9 элементов. Зона *Oepikodus evae*, нижний ордовик, бурубайтальская свита. 9. Экз. № 69/12829. 10. Экз. № 70/12829.

Фиг. 11. *Oepikodus* cf. *O. evae* (Lindstrom): Естественная группировка примерно из сотни ювенильных и сильно поврежденных элементов. Зона *Oepikodus evae*, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 86/12829.

Фиг. 12, 13. Пеллеты состоящие из мельчайших фрагментов створок пелагических членистоногих. Зона *Paroistodus proteus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. 12. Экз. № 87/12829. 13. Экз. № 88/12829.

Фиг. 14. *Caryocaris* sp. indet.: Практически полный экземпляр без хвостовой части. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 89/12829.

Фиг. 15. *Caryocaris* sp. indet.: Небольшой фрагмент створки с характерной микроструктурой поверхности. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 90/12829.

Фиг. 16. *Caryocaris* sp. indet.: Хвостовая часть. Зона *Cordylodus angulatus*, верхняя часть тремадокского яруса, нижний ордовик, бурубайтальская свита. Экз. № 91/12829.

В нижнеордовикской части свиты встречаются редкие бентосные организмы, такие как губки, лингулиды и прикрепленные птеробранхи (*Rhabdopleurida*), и гораздо более многочисленные обитатели пелагиали — радиолярии, граптолиты, конодонты и мелкие пелагические членистоногие. Кроме того, повсеместно встречаются разнообразные бактерии и органостенные шары акритарховой размерности, среди которых наиболее распространены празинофиты рода *Tasmanites*. Радиолярии являются пороодообразующими

организмами, и, соответственно, их обычно практически растворенные остатки исключительно многочисленны в породе. Значительно реже встречаются спикулы губок. Поскольку порода в значительной мере является биогенной, мощность отложений бурубайтальской свиты определяется балансом между продуктивностью радиолярий, связанной с продуктивностью всей пелагической экосистемы, и процессами растворения кремнезема в водном столбе и донных водах.

Конодонты встречаются по всему стратиграфическому интервалу свиты, но их количество в породе варьирует от нескольких элементов на квадратный метр поверхности кремней до нескольких тысяч. Таксономическое разнообразие конодонтовых комплексов в среднем не превышает 10–12 видов, при этом большинство видов является видами широкого географического распространения.

Небольшие (до 1–1,5 см) пелагические членистоногие рода *Caryocaris* исключительно многочисленны и встречаются по всему разрезу свиты. Они являются постоянными спутниками конодонтов в радиоляритах, однако большинство их сохранилось в виде мелких фрагментов, рассеянных в полупрозрачной породе. Их полные карапаксы и хвостовые части сохраняются исключительно редко и только в черных и темно-серых разностях кремней (табл. I, 14, 16). Плохая сохранность кариокаринид в кремнях делает их практически нераспознаваемыми, и именно поэтому их присутствие в отложениях свиты было зафиксировано только недавно. Видовая принадлежность кариокаринид бурубайтальской свиты до сих пор не определена. Как граптолиты, так и бентосные формы птеробранхов встречаются редко и только в черных разностях кремней с сохранившимся органическим веществом.

Фекальные пеллеты, закономерности их строения и состава

Естественные группировки конодонтовых элементов встречаются преимущественно в нижнеордовикской части свиты, а их максимальная концентрация приходится на верхнюю половину зоны *Paroistodus proteus*. Из наиболее богатых конодонтами слоев желто-серого кремня на этом стратиграфическом уровне было выделено более 400 группировок конодонтовых элементов. Для сравнения были использованы коллекции группировок раннеордовикских конодонтов из других разрезов бурубайтальской свиты. Каждая группировка состоит исключительно из конодонтовых элементов одного вида, при этом в группировках очень редко наблюдаются прижизненные или приближенные к ним структуры аппаратов; во многих, наиболее сохранившихся группировках элементы сильно сближены (табл. I, 4). Многие группировки имеют овальную или круглую форму (табл. I, 2, 7). Все эти факты свидетельствуют о том, что группировки с конодонтами скорее всего являются фекальными пеллетами. Отсутствие органического вещества фекальных остатков не удивительно; в целом в кремнях на этом стратиграфическом уровне не сохраняется органическое вещество. Более того, часто не сохраняется и первичный фосфатный состав конодонтовых элементов, во многих случаях конодонты состоят из кремнезема или представлены пустотами.

В кремнях встречаются как пеллеты, так и отдельные конодонтовые элементы. Однако их количество не пропорционально друг другу. На некоторых уровнях, исключительно богатых конодонтами, группировки конодонтов редки, тогда как на уровнях, относительно бедных разобщенными элементами, до половины встреченных конодонтов связаны в группировки. Некоторые виды, одинаково многочисленные в разобщенном виде, встречаются в группировках намного чаще, чем другие. Так, например, группировки с элементами *Drepanodus arcuatus* Pander и *Paracordylodus gracilis* Lindstrom

широко распространены, в отличие от группировок с *Decoriconus* sp. indet. Последний вид образует одну группировку на несколько тысяч элементов, и только многочисленность этого вида в одном из изученных комплексов позволила выделить несколько десятков его естественных группировок (табл. I, 5, 6).

Если группировки с конодонтами были сразу замечены при просмотре образцов породы, то группировки, состоящие из мельчайших фрагментов створок членистоногих (табл. I, 12, 13), не привлекали внимания до последнего времени. Детальное изучение материала показало, что группировки с измельченными членистоногими намного многочисленней, чем группировки конодонтов и, по всей вероятности, тоже являются фекальными пеллетами. Размеры этих группировок в большинстве случаев идентичны размерам группировок, содержащих мелкие ювенильные конодонтовые элементы. То, что мелкие фрагменты, встречающиеся в фекальных пеллетах, принадлежат членистоногим, было установлено средствами электронной микроскопии, позволяющей увидеть на поверхности фрагментов структуру, характерную для створок кардиокаринид (табл. I, 15) (Vannier et al., 2003). Кроме того, в пеллетах нередко сохраняются мельчайшие шипы, характерные для терминальной части карапаксов.

Обобщая данные о составе и строении фекальных пеллет, можно отметить, что пеллеты, состоящие из размельченных членистоногих, гораздо более распространены, чем группировки с конодонтовыми элементами. Размеры таких пеллет практически никогда не превышают 0,3–0,4 мм.

Фекальные пеллеты с конодонтами всегда состоят из элементов одного вида и одного размера, то есть находящихся на одной онтогенетической стадии. Более 90% пеллет содержат остатки молодых организмов (табл. I, 1). Размер пеллет от 0,2 до 0,5 мм.

Подавляющее большинство фекальных пеллет содержит от 3 до 15 и даже 19 (в случае конических форм) элементов, то есть остатки одной конодонтовой особи. Пеллеты, содержащие остатки более молодых индивидуумов, как правило, включают большее число элементов. В такого типа пеллетах нередко содержится полный конодонтовый аппарат (табл. I, 1, 7). Пеллеты, сложенные остатками крупных взрослых организмов, часто содержат только несколько элементов (табл. I, 10). Это, возможно, связано с более продолжительным периодом переработки жертвы и постепенным удалением остатков пищи из организма. Тем не менее, не исключено, что более крупные пеллеты распадалась в толще воды легче, чем маленькие и компактные (Saito et al., 2005).

Несколько крупных (до 5 мм) фекальных пеллет содержит большое количество (до 100 и более) конодонтовых элементов, при этом находящиеся в коллекции крупные пеллеты все представлены разными видами. Несмотря на принципиально большие размеры, каждая из них, как и небольшие пеллеты, содержит элементы одного возраста и одного вида (табл. I, 8, 11).

Трофические связи в пелагическом сообществе ордовика

Уже из самого присутствия в породе фекальных пеллет с остатками конодонтов и членистоногих следует, что потери в популяциях этих организмов были как от естественной смертности, так от хищничества. Особи конодонтов и членистоногих поедались некими животными, в частности такими, которые могли производить фекальные пеллеты. Размеры пеллет с членистоногими совпадают с размером пеллет, состоящих из ювенильных конодонтовых элементов, что может свидетельствовать об их поедании одним и тем же хищником.

Наличие двух разных типов пеллет (мелких и крупных, с разным количеством элементов) позволяет предположить, что конодонтами питались, по крайней мере, два

разных хищника, имевших разную поведенческую стратегию. Один хищник потреблял одну или очень редко две жертвы за один раз, тогда как другой более крупный хищник поедал одновременно до десятка индивидуумов. Средняя стратегия не зафиксирована; ни одна из имеющихся в распоряжении автора группировок не состоит из остатков трех или четырех особей, а несколько группировок, содержащих двух индивидуумов, состоят из элементов, находящихся на очень ранних онтогенетических стадиях (табл. I, 1) (Tolmacheva, Purnell, 2002). К сожалению, никакое прямое изучение состава пеллет не отвечает на вопрос, кто же собственно питался конодонтами и пелагическими членистоногими.

Актуалистический подход к реконструкциям фаунистических сообществ пелагиали ордовика, при некоторой неопределенности, позволяет предложить ответ на этот вопрос. В нашем случае возможное решение могут подсказать трофические взаимоотношения хетогнат, которые являются наиболее близким экологическим аналогом конодонтов. При этом основным допущением для всех дальнейших рассуждений является сама возможность того, что конодонты были хищниками, как хетогнаты. Этот спорный вопрос в данной работе не обсуждается, а автор придерживается точки зрения, что, по крайней мере, большинство пелагических конодонтов, с аппаратами, состоящими из конических элементов, были хищниками.

Хетогнаты являются морскими пелагическими хищниками, которые способны активно передвигаться в толще воды. Их основная пища — это мелкие членистоногие — копеподы, в свою очередь потребляющие преимущественно фито- и зоопланктон (рис. 1). Хетогнаты являются источником питания для многих групп макрофагов, среди которых цефалоподы, рыбы, кишечнополостные и многие другие. Форма и размеры хетогнат сходны с конодонтами, и они вполне справедливо считаются их современными экологическими аналогами. Более того, филогенетическое родство протоконодонтов и хетогнат (Szaniawski, 1982, 2002). Содержимое желудков ряда видов этих организмов показало, что большинство наполненных желудков хетогнат содержит остатки одной единственной жертвы, тогда как остатки двух и более жертв были найдены только в нескольких процентах изученных желудков (Duro, Saiz, 2000; Saito, Kiorboe, 2001). В желудках подавляющего большинства хетогнат были найдены копеподы и только в 5% случаев были обнаружены ювенильные хетогнаты. Размеры жертв по отношению к размерам хищников в большинстве случаев соотносились как 1:5, то есть жертва составляла 20% от длины тела.

Эти закономерности хорошо согласуются с данными по фекальным пеллетам, найденным в бурубайтальской свите. Как и пищеварительные тракты хетогнат, подавляющее большинство пеллет содержит остатки пелагических членистоногих, и намного реже остатки одного, как правило, мелкого ювенильного индивидуума той же фаунистической группы, к которой принадлежит хищник, то есть, прослеживается сходство стратегии питания между одним из хищников ордовикского пелагического сообщества и современными хетогнатами. Возможность того, что маленькие пеллеты принадлежат древним хетогнатам, несомненно, обитавшим в пелагиали ордовикских морей, не исключена, но маловероятна. Группировки конодонтовых элементов находятся примерно в одинаковом количестве как в кембрийских, так и нижнеордовикских кремнях, тогда как в отложениях кембрия и нижнего тремадока протоконодонтов *Phakelodus tenuis* (Muller), относимых к хетогнатам, встречается множество, а к среднему тремадоку их количество резко уменьшается. В вышележащих отложениях находки протоконодонтов единичны. Наиболее вероятными хищниками, потреблявшими пелагических членистоногих, могли быть настоящие конодонты, которые, помимо общего сходства с хетогнатами по форме и размерам тела, могли иметь и сходный тип питания, то есть, современная трофическая

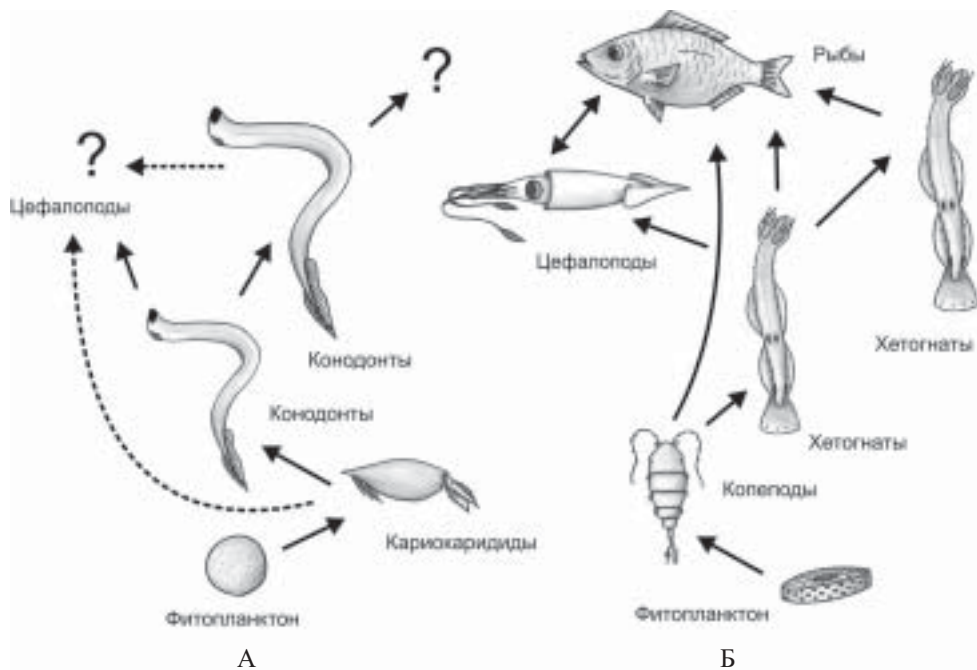


Рис. 1. Сравнение сходных звеньев трофических цепей в пелагических сообществах ордовика и современных океанов. А. Трофическая взаимосвязь конодонтов и членистоногих в пелагиали ордовикского периода. Пунктиром показаны возможные трофические пары. Б. Упрощённая трофическая цепочка современной пелагической экосистемы, показывающая пищевые связи хетогнат (Duro, Saiz, 2000; Saito, Kiorboe, 2001).

пара хетогнаты — копеподы в ордовикских пелагических экосистемах могла иметь своего близкого аналога — трофическую пару конодонты-кариокарииды (рис. 1).

Примечательно, что соотношение размеров тела хетогнат и копепод примерно соответствует соотношению размеров конодонтов и кариокариид, если, конечно, принять, что размеры конодонтов в ордовике были такими же, как и у их потомков, найденных в отложениях карбона (Briggs et al., 1983). Но все эти заключения касаются только маленьких пеллет, чьи размеры не превышают 0,5 мм и которые состоят из остатков одного организма.

Также возможно, что крупные конодонты поедали не только ювенильных особей, но и взрослых индивидуумов более мелких видов. Однако в пеллетах встречаются не только взрослые небольшие элементы *Decoriconus* sp. indet., но и наиболее крупные элементы в комплексах таких видов, как *Paracordylodus gracilis* Lindström и *Drepanodus arcuatus* Pander. Все рассуждения о том, какой вид конодонтов мог потреблять другой вид этой же фаунистической группы, упирается в вопрос, какой конодонт был крупнее, а решение последнего вопроса требует допущения, что размеры элементов прямо пропорциональны размерам животного — носителя конодонтовых элементов, что абсолютно не очевидно.

Крупные фекальные пеллеты, состоящие из остатков множества индивидуумов характерны для более крупного хищника, способного потреблять несколько жертв за один раз. Такая стратегия питания предполагает возможность активного передвижения в толще воды и относительно крупные размеры. Остатки организмов, обладавших такими

параметрами, отсутствуют в кремнях бурубайтальской свиты, но их существование в пелагических сообществах Казахстана несомненно. Наиболее вероятно, что таким хищниками являются цефалоподы.

Крупные пеллеты указывают на еще одну интересную особенность образа жизни конодонтов. Очень трудно предполагать, что хищник, продуцирующий эти пеллеты, проявлял такую высокую степень селективности при выборе свободноплавающих жертв, предпочитая конодонтов одного вида и одного возраста. Скорее всего, для конодонтов был не характерен разобщенный образ жизни индивидуумов, а они обитали в когортах особой одного поколения, как и многие современные мелкие рыбы.

Заключение

Изучение состава фекальных пеллет показало, что уже в раннем ордовике, сообщества пелагиали в которые помимо микроорганизмов, входили конодонты и членистоногие, характеризовались сложными трофическими взаимоотношениями. Значительную долю сообщества составляли виды конодонтов, находящихся в пищевых отношениях с мелкими пелагическими членистоногими. Вполне возможно, что спектр питания конодонтов был шире, и эти же виды, как и другие, могли поедать ювенильных особей этой же группы фауны. При этом стратегией хищничества конодонтов было потребление одной особи членистоногого или ювенильного конодонта за один раз. Помимо этого, в пелагическое сообщество входили более крупные, неизвестные нам хищники с абсолютно противоположной стратегией хищничества, способные потреблять до 10 и более особей конодонтов одновременно и производившие более крупные фекальные пеллеты. Такими возможными хищниками, от которых не осталось остатков в кремнях бурубайтальской свиты, могли быть цефалоподы. Находки крупных пеллет исключительно важны, так как они являются свидетельством того, что по крайней мере для нескольких видов конодонтов было характерно обитание в группах особей одного поколения, что свойственно и многим современным рыбам.

Автор искренне благодарен О.И. Никитиной (ГИН, Алмата) и А.В. Рязанцеву (ГИН, Москва) за помощь и поддержку во время полевых работ в Казахстане.

Литература

- Барсков И.С., Новиков И.В. 1984. Естественный аппарат конодонтов *Paracordylodus gracilis* Lindström из кремнистых отложений нижнего ордовика Центрального Казахстана // 27-й Международный Геологический Конгресс / Богданов Н.А. (ред.) С. 45.
- Aldridge R.J., Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Smith M.P. 1986. The affinities of conodonts – new evidence from the Carboniferous of Edinburgh, Scotland // *Lethaia*. Vol. 19. P. 279–291.
- Aldridge R.J., Purnell M.A. 1996. The conodont controversies // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 11. No. 11. P. 463–468.
- Briggs D.E.G., Clarkson E.N.K., Aldridge R.J. 1983. The conodont animal // *Lethaia*. Vol. 16. P. 1–14.
- Duro A., Saiz E. 2000. Distribution and trophic ecology of chaetognaths in the western Mediterranean in relation to an inshore–offshore gradient // *J. Plank. Res.* Vol. 22. P. 339–361.
- Ethington R.L. 1981. Conodonts and other microfossils and age of the *Caryocaris shale*, central Nevada // *J. Paleontol.* Vol. 55. No. 6. P. 780–787.
- Gabbott S.E., Aldridge R.J., Theron J.N. 1995. A giant conodont with preserved muscle tissue from the Upper Ordovician of South Africa // *Nature*. Vol. 374. P. 800–803.
- Leslie S.A. 1997. Apparatus architecture of *Belodina* (Conodonts): Interpretations based on fused clusters of *Belodina compressa* (Branson and Mehl, 1933) from the Middle Ordovician (Turinian) Plattin Limestone of Missouri and Iowa // *J. Paleontol.* Vol. 71. P. 921–926.

- Nicoll R.S. 1995. Conodont element morphology, apparatus reconstructions and element function: A new interpretation of conodont biology and taxonomic implications // *Courier Forsch. Sencken.* Vol. 182. P. 247–262.
- Purnell M.A. 1995. Microwear in conodont elements and macrophagy in the first vertebrates // *Nature.* Vol. 374. P. 798–800.
- Purnell M.A., von Bitter P.H. 1992. Blade-shaped conodont elements functioned as cutting teeth // *Nature.* Vol. 359. P. 629–630.
- Saito H., Kiorboe T. 2001. Feeding rates in the chaetognath *Sagitta elegans*: effects of prey size, prey swimming behavior and small-scale turbulence // *J. Plankton Res.* Vol. 23. P. 1385–1398.
- Saito H., Takahashi K., Tusda A. 2005. Larger faecal pellets are more vulnerable: size-dependent detection of sinking particles by *Oithona similis* // Abstract. Aquatic Sciences Meeting Internat. Meeting Santiago de Compostela, Spain. P. 34.
- Szaniawski H. 1982. Chaetognath gasping spines recognized among Cambrian protoconodonts // *J. Palaeontol.* Vol. 56. No. 3. P. 806–810.
- Szaniawski H. 2002. New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths // *Acta Palaeontol. Pol.* Vol. 47. No. 3. P. 405–419.
- Tolmacheva T., Purnell M. 2002. Apparatus composition, growth, and survivorship of the Lower Ordovician conodont *Paracordylodus gracilis* Lindstrom, 1955 // *Palaeontol.* Vol. 45. No. 2. P. 209–228.
- Tolmacheva T., Popov L., Gogin I., Holmer L. 2004. Conodont biostratigraphy and faunal assemblages in radiolarian ribbon-banded cherts of the Burubaital Formation, West Balkhash Region, Kazakhstan // *Geol. Mag.* Vol. 141. No. 6. P. 699–715.
- Vannier J., Racheboeuf P.R., Brussa E.D., Williams M., Rushton A.W.A., Servais T., Siveter D.J. 2003. Cosmopolitan arthropod zooplankton in the Ordovician seas // *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* Vol. 195. P. 173–191.
- Williams M.E. 1992. Jaws: the early years; feeding behavior in Cleveland Shale sharks // *Explor.* Vol. 32. No. 2. P. 4–8.

УДК 564.82:551.735.1(470.3)

Изменения разнообразия брахиопод отряда *Chonetida* и колебания уровня моря в карбоне Московской синеклизы

Г.А. Афанасьева

Палеонтологический институт РАН

E-mail: g.afanasjeva@sevin.ru

Сравнение скорости изменения разнообразия брахиопод отряда *Chonetida* и частоты колебаний уровня моря в карбоне Московской синеклизы обнаружило в основном их обратное соотношение. Более широкое фациальное и хронологическое распространение средне-позднекаменноугольных хонетид по сравнению с раннекаменноугольными, не зависящее от эвстатических флюктуаций, по-видимому, было связано у них с развитием дополнительных адаптаций, способствующих интенсификации функций дыхания, питания и экскреции.

Ключевые слова: карбон, брахиоподы отряда *Chonetida*, Московская синеклиза.

Брахиоподы отряда *Chonetida* широко распространены по всему разрезу карбона Московской синеклизы и характеризуют самые разнообразные в фациальном отношении отложения, накопление которых происходило в обстановках от прибрежного мелководья до открытого моря. Систематический состав хонетид хорошо известен. Они были монографически изучены уже к середине прошлого столетия А.П. Ивановым и Е.А. Ивановой (1936) и А.Н. Сокольской (1950), а позднее ревизованы мною (Афанасьева, 1975б, 1976). Их изучение проводилось на обширном, стратиграфически достаточно точно привязанном материале. Это делает хонетид полноценным объектом для прослеживания реакции морской биоты на эвстатические колебания уровня моря в карбоне Московской синеклизы (Alekseev et al., 1996).

Сравнение скорости изменения разнообразия хонетид и частоты колебаний уровня моря в карбоне Московской синеклизы обнаружило в основном их обратное соотношение (рис. 1).

Действительно, в раннем карбоне на фоне относительно медленных колебаний уровня моря хонетиды, как правило, эволюционировали быстро. Так, из 15 достоверно известных видов 10, т.е. подавляющее большинство, ограничены в своем распространении одним горизонтом. Это *Subglobosochonetes malevkensis* (Sokolskaja) (малевский горизонт), *Rugosochonetes upensis* Sokolskaja (упинский горизонт), *R. distinctus* Afanasjeva, *R. znamenskensis* Sokolskaja, *Plicochonetes elegans* (Koninck) (черепетский горизонт) из турнейского яруса, *Rugosochonetes annae* Afanasjeva, *Plicochonetes tricornis* (Semenov) (тульский горизонт) из визейского яруса, *Rugosochonetes praecarboniferus*

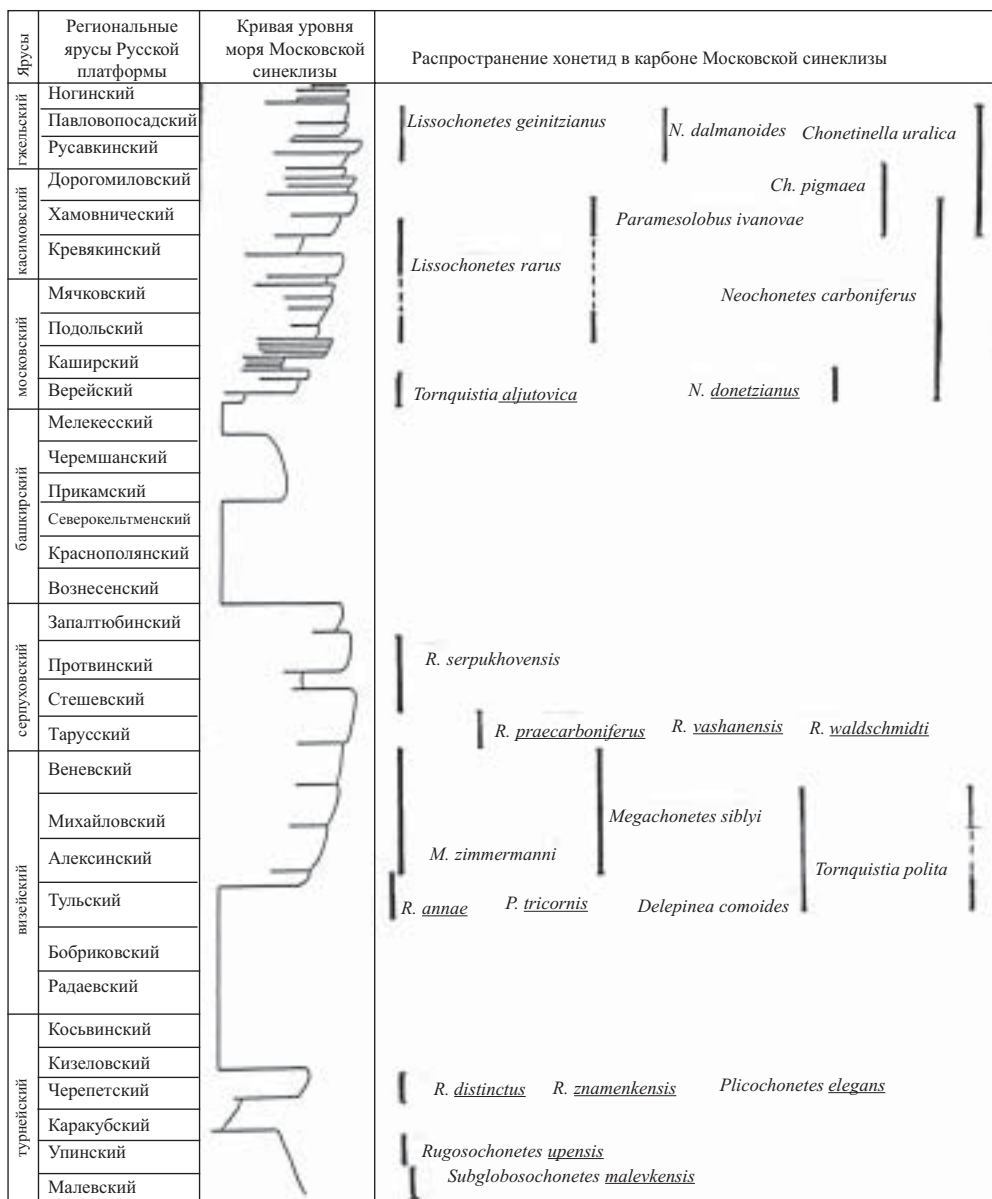


Рис. 1. Схема сопоставления изменения уровня моря (по Alekseev et al., 1996) и состава хонетид в карбоне Русской платформы. Подчеркнуты виды, встреченные в каком-либо одном горизонте; вертикальной чертой показано стратиграфическое распространение видов.

(Sokolskaja), *R. vashanensis* (Sokolskaja), *Plicochonetes waldschmidtii* Paeckelmann (стешевский горизонт) из серпуховского яруса. И только 5 видов встречены в двух или в трех горизонтах. Так, вид *Tornquistia polita* (McCoy) найден в тульском и михайловском горизонтах визейского яруса, а *Rugosochonetes serpuhovensis* Afanasjeva — в стешевском и протвинском горизонтах серпуховского яруса. По три горизонта визейского яруса характеризуют *Delepinea comoides* (J.Sowerby) (тульский, алексинский и михайловский

горизонты), *Megachonetes siblyi* (Paeckelmann) и *M. zimmermanni* (Paeckelmann) (алексинский, михайловский и веневский горизонты).

Что же касается родов хонетид, существовавших в морях раннего карбона Московской синеклизы, то их также характеризует сравнительно узкое хронологическое распространение. Все они ограничены только этой эпохой. Исключение составляет род *Plicochonetes*, единственный вид которого представлен также в фаменском веке позднего девона. Один из родов — *Subglobosochonetes* приурочен только к малевскому горизонту. Роды *Megachonetes*, *Delepinea* и *Tornquistia* характеризуют только визейский ярус.

В течение среднего и позднего карбона, когда частота изменений уровня моря увеличилась, хонетиды развивались гораздо медленнее, чем в раннем карбоне. Их родовой и видовой состав полностью обновляется, сокращаясь по сравнению с ранним карбоном. В это время формируется родовой комплекс, который существовал практически без изменения на протяжении всего среднего и позднего карбона и перешел в раннюю пермь. Некоторые различия видового и родового состава хонетид просматриваются в основном на уровне ярусов и то не всегда.

Из 9 видов средне-позднекаменноугольных хонетид только два — *Tornquistia aljutovica* (Ivanova) и *Neochonetes donetzianus* (Aisenverg) встречены в одном верейском горизонте (альютовская свита) московского яруса. Существование же основной массы остальных видов значительно протяженнее. Так, *Neochonetes carboniferus* (Keyserling) характеризует верейский, каширский, подольский и мячковский горизонты московского яруса среднего карбона, а также кревьякинский и хамовнический горизонты касимовского яруса верхнего карбона, *Paramesolobus ivanovae* Афанасьева встречен в подольском горизонте московского яруса и в хамовническом горизонте касимовского яруса, *Lissochonetes rarus* (Ivanov) — в подольском горизонте московского яруса среднего карбона и в касимовском ярусе верхнего карбона, *Chonetinella pigmaea* (Loczy) — в кревьякинском, хамовническом и дорогомилловском горизонтах касимовского яруса, *Ch. uralica* (Moeller) — в хамовническом и дорогомилловском горизонтах касимовского яруса и в русавкинском и павловопосадском горизонтах гжельского яруса верхнего карбона, *Lissochonetes geinitzianus* (Waagen) и *Neochonetes dalmanoides* (Nikitin) — в русавкинском и павловопосадском горизонтах гжельского яруса верхнего карбона.

Наблюдаемое обратное соотношение скорости изменения видового и родового разнообразия хонетид и частоты колебаний уровня моря, вероятно, может свидетельствовать о несовпадении изменений в составе сообществ хонетид и эвстатических флюктуаций в карбоне Московской синеклизы.

Следует отметить, что протяженность веков в абсолютном летоисчислении в раннем карбоне в основном больше, чем в среднем и позднем (Menning et al, in press). Однако и при подсчете времени существования преобладающих видов каменноугольных хонетид в миллионах лет более частая смена состава этих брахиопод в раннем карбоне и более медленная — в среднем и позднем в основном прослеживается. Так, длительность существования большинства видов, характеризующих какой-либо один век раннего карбона, колеблется около 2 млн. лет (*S. malevkensis* — 2,6, *R. upensis* — 2,2, *R. distinctus*, *R. znamenskensis*, *P. elegans* — 2,0, *R. praecarboniferus*, *R. vashanensis*, *P. waldschmidtii* — 1,75). В среднем и позднем карбоне основная масса видов существовала в среднем 5–6 млн. лет (*N. carboniferus* — 7,5, *Ch. uralica*, *N. dalmanoides*, *L. geinitzianus*, *L. nanus* — 6, *P. ivanovae* — 4,5). При этом несовпадение скорости смены состава хонетид и частоты эвстатических колебаний при учете длительности веков проявляется еще отчетливее, так как относительно медленные колебания в раннем карбоне происходят на протяжении больших отрезков времени, чем относительно частые в среднем и позднем карбоне — на протяжении более коротких.

Возможно, это соотношение характерно в целом для каменноугольных замковых брахиопод Московской синеклизы и является частью общей картины развития фауны в карбоне данного бассейна. Во всяком случае Е.А.Иванова (1958) отмечала, что в ходе развития фауны в среднем и позднем карбоне на территории Московской синеклизы отсутствовали резкие и сильные изменения, хотя в морях этого времени происходила частая смена условий осадконакопления. Относительно быстрая смена родового и видового состава в раннем карбоне и относительно медленная — в среднем и позднем наблюдается, кроме хонетид, и в других группах брахиопод. Например, у спириферид именно так происходило развитие большинства видов родов *Unispirifer* Campbell, *Palaeochoristites* Sokolskaja, *Podtscheremia* Kalashnikov, *Andreaspira* Abramov et Grigorjeva в раннем карбоне и родов *Neospirifer* Fredericks, *Spiriferella* Tschernyschew, *Choristites* Fischer — в среднем и позднем карбоне. Таким образом, рассмотренная особенность развития каменноугольных брахиопод, по-видимому, носит довольно общий характер и имеет единое основание.

Как уже говорилось, из общей картины быстрого изменения разнообразия хонетид в раннем карбоне выбивается относительно длительное существование родов *Delepinea* Muir-Wood и *Megachonetes* Sokolskaja, появившихся в момент резкого углубления бассейна во второй половине тульского времени. Особенности распространения этих родов здесь не рассматриваются, так как они должны быть проанализированы особо в связи с проявлением гигантизма, характерного для многих визейских брахиопод других отрядов.

Обращаясь к причинам наблюдаемого соотношения, прежде всего необходимо отметить, что несоответствие скорости изменения состава брахиопод и эвстатических флюктуаций в какой-то мере может быть связано с тем, что каменноугольные замковые брахиоподы, как и большинство современных представителей класса, вероятно, были эврибатными животными и в целом слабо реагировали на колебания глубины бассейна, будучи ограничены в своем распространении в основном грунтами.

Хонетиды являются одной из групп фауны, в изменении разнообразия которых на протяжении карбона данная тенденция проявляется наиболее отчетливо, и анализ изменения их разнообразия на протяжении карбона, по моему мнению, может дать хороший материал для поисков на данном частном примере возможных причин рассмотренного явления. Эти поиски проводились мною по двум направлениям: сравнительно-морфологического анализа раковины этих животных с целью определения у них разнообразия адаптаций, с одной стороны, и учета данных их фациальной приуроченности для выявления обстановок, в которых они существовали, — с другой.

Ранообразие каменноугольных хонетид Московской синеклизы создавалось в основном за счет представителей родов *Rugosochonetes* Sokolskaja в раннем карбоне и *Neochonetes* Muir-Wood в среднем и позднем карбоне. Виды этих родов, как правило, представлены большим количеством экземпляров, широко распространены по разрезу и в различных типах отложений. Очень сходные внешне, они отличаются по внутреннему строению раковины и часто упоминаются в качестве типичного примера гомеоморфии у брахиопод. И те, и другие обладают раковинной сравнительно мелкого размера (шириной 10–15 мм) полукруглого очертания, с умеренно изогнутыми створками и наружной радиальной скульптурой в виде многочисленных тонких ветвящихся струек (рис. 2). Снаружи раковины этих родов отличаются в основном лишь по наличию у *Rugosochonetes* микроскульптуры в виде очень тонких поперечных рубчиков на струйках и слабо развитых синуса и седла у *Neochonetes*. Но внутреннее строение их раковин отчетливо различно (рис. 3,4). У *Neochonetes* на внутренней поверхности брюшной створки по обеим сторонам от срединной септы параллельно ей проходят хорошо выраженные

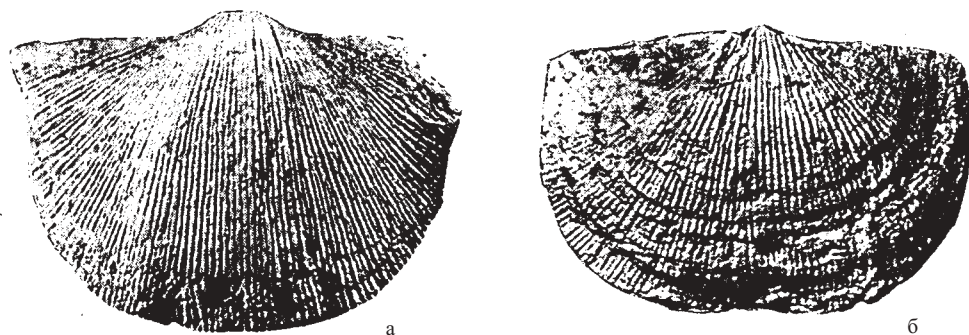


Рис. 2. Наружное строение брюшной створки (×5): а — *Rugosochonetes serpuhovensis* Афанасьева; Московская обл., левый берег р. Оки, д. Лужки; серпухов, стешевский горизонт; б — *Neochonetes carboniferus* (Keyserling); Московская обл., р. Медведка; касимов, хамовнический горизонт

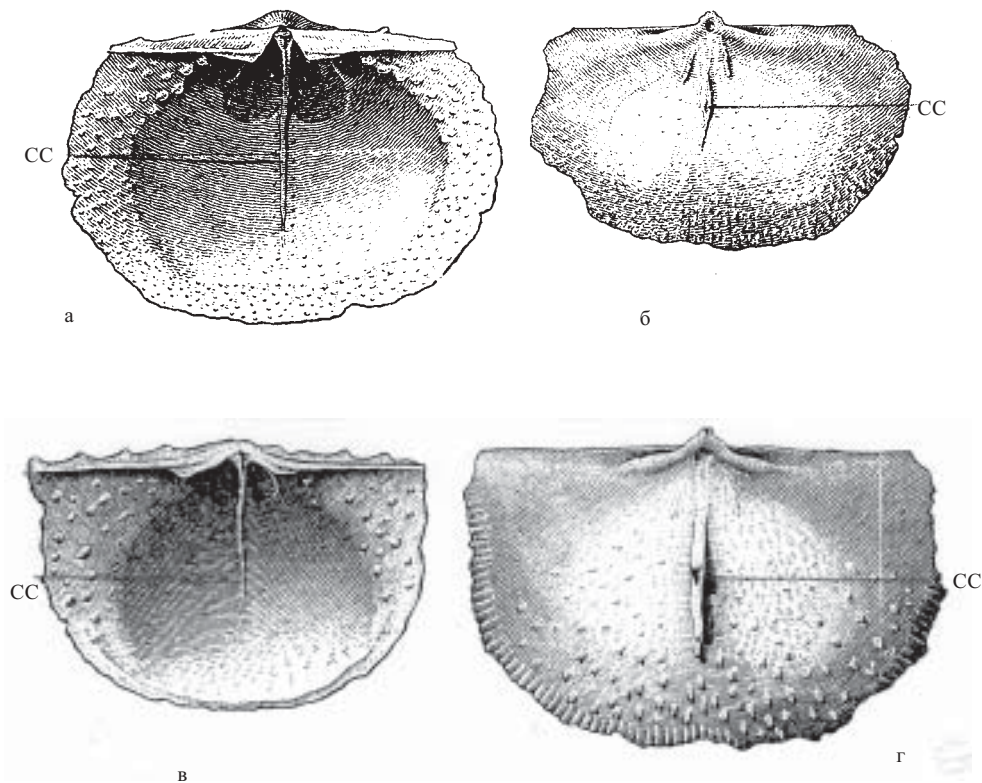


Рис. 3. Внутреннее строение раковины у видов рода *Rugosochonetes* (×5); а, б — *R. annae* Афанасьева: а — экз. № 201/7398, брюшная створка; Тульская обл., р. Шат, д. Урусово; б — экз. № 201/2144, спинная створка; Тульская обл., р. Шат, д. Огарево; визе, тульский горизонт; в, г — *R. serpuhovensis* Афанасьева: в — экз. № 201/971, брюшная створка; г — экз. № 201/920, спинная створка; Калужская обл., р. Шаня, Бордуковский овраг; серпухов, стешевский горизонт; СС — срединная септа.

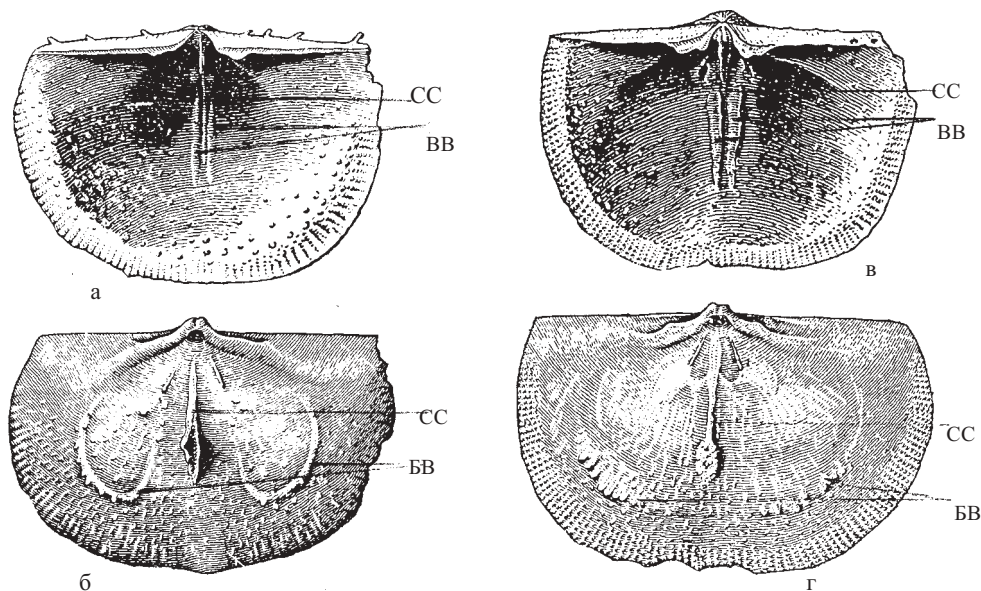


Рис. 4. Внутреннее строение раковины у видов рода *Neochonetes* (×5); а, б — *N. carboniferus* (Keyserling): а — экз. № 132/2354, брюшная створка (×5); б — экз. № 132/2337, спинная створка (×5); Московская обл., р. Медведка; касимов, хамовнический горизонт; в, г — *N. dalmanoides* (Nikitin): в — экз. № 132/2922, брюшная створка (×3); г — экз. № 132/2920, спинная створка (×4); Московская обл., карьер ст. Гжель; гжель, русавкинский горизонт; СС — срединная септа, ВВ — васкулярные валики, БВ — брахиальные валики.

парные васкулярные валики типа *vascula media* (рис. 4). У *Rugosochonetes* они отсутствуют или лишь едва заметны (рис. 3). Васкулярным валикам этого типа у брахиопод соответствуют мантийные каналы, главной функцией которых являлась респираторная. По-видимому, у *Neochonetes*, по сравнению с *Rugosochonetes*, эта функция усиливалась. Подобные же изменения в сосудистой системе, не сопровождавшиеся заметными изменениями наружного строения раковины, на рубеже раннего и среднего карбона отмечены и у представителей других отрядов брахиопод, во всяком случае, у *Orthida* и *Spiriferida* (Lazarev, Poletaev, 1982), что может свидетельствовать о некоей единой реакции этих животных на общие изменения условий существования.

Кроме того, на внутренней поверхности спинной створки у *Neochonetes* обычно хорошо развиты брахиальные валики (рис. 4), у *Rugosochonetes* они выражены слабо или отсутствуют (рис. 3). Это свидетельствует о наличии у *Neochonetes*, по сравнению с *Rugosochonetes*, относительно более сильного лофофора, основного органа фильтрующей системы, обеспечивающей питание и дыхание животных.

У *Neochonetes* присутствует относительно высокая гребнеобразная дорсальная срединная септа, воздымающаяся по направлению вперед (рис. 4). У *Rugosochonetes* срединная септа спинной створки невысокая, понижающаяся кпереди (рис. 3). Предполагается, что у хонетид, подобно тому, как это наблюдается у современных брахиопод с бугорчатым рельефом внутренней поверхности створок, специализированная мантия участвовала в процессах дыхания, питания и экскреции (Афанасьева, 1988). Поэтому более выраженный рельеф мантии в области массивной гребнеобразной срединной

септы у *Neochonetes*, по-видимому, способствовал активизации данных процессов. Помимо этого подобный тип срединной септы спинной створки, вероятно, был связан непосредственно с функцией лофофора, подобно тому, как это предполагалось у ортид. Воздымающаяся впереди срединная септа у некоторых из них при закрывании раковины делила мантийную полость пополам, разделяя лопасти шизолафа в ходе его роста и тем самым способствуя интенсификации фильтрации (Williams et al., 1997). Одновременное усиление отпечатков лофофора и сосудов мантии у представителей рода *Neochonetes*, по-видимому, прежде всего свидетельствует об усилении у них респираторной функции этих органов, поскольку у современных брахиопод лофофор и сосуды мантии теснее всего связаны в процессе дыхания, так как эритроциты, несущие респираторный протеин, присутствуют как в васкуляриной, так и в целомической жидкостях, предполагая значительный обмен между этими двумя системами (Rowley, Hayward, 1985).

Таким образом, результаты сравнительно-морфологического анализа раковины хонетид *Rugosochonetes* и *Neochonetes*, по-видимому, свидетельствуют о том, что у *Neochonetes* по сравнению с *Rugosochonetes* усилилась деятельность органов, обеспечивающих дыхание, питание и экскрецию. При этом в основном интенсифицировалась функция дыхания. Это, возможно, давало представителям рода *Neochonetes* более широкие возможности для освоения разнообразных местообитаний и более длительного существования в условиях сравнительно частых изменений режима осадконакопления средне-позднекаменноугольного бассейна.

Такое предположение подтверждается и данными фациальной приуроченности изученных хонетид. Хотя каменноугольные хонетиды в целом эврифациальны (Афанасьева, 1975а), детальное рассмотрение фациального распространения отдельных видов *Rugosochonetes* и *Neochonetes* выявило несколько различных диапазонов условий их существования в раннем и среднем-позднем карбоне. Фациальные реконструкции приводятся мною по следующим публикациям: Иванова, 1958; Осипова и др., 1983; Махлина и др., 1984, 1993, 2001; Alekseev et al., 1996; Кабанов, 2003; Kabanov, 2003, 2004, и др.

В нижнем карбоне первый представитель рода *Rugosochonetes* — *R. upensis* найден в тонкоплитчатых глинистых известняках в нижней части упинского горизонта. Выше, в желтых мергелистых известняках в нижней части чернышинской известняковой толщи черепетского горизонта распространен *R. distinctus*. В верхней части этой же толщи, в белых и желтых рыхлых известняках, часто глинистых, содержащих конкреции кремней, найден *R. znamenskensis*. Вид *R. annae* характеризует темные, так называемые «хонетесовые глины», образующие постоянный прослой в нижней части тульского. В желтых и серых мергелях стешевского горизонта встречены *R. vashanensis* и *R. praecarboniferus*. Вид *R. serpukhovensis* найден в криноидных известняках и серых мергелистых глинах стешевского горизонта и в глинистых известняках протвинского горизонта.

Таким образом, представители рода *Rugosochonetes* в нижнем карбоне Московской синеклизы встречены в основном в глинистых и мергелистых породах и известковых породах, а именно: в глинах, в тонкоплитчатых глинистых известняках, в рыхлых мергелистых известняках, в криноидных известняках, в мергелях и мергелистых глинах, отложения которых происходили в зонах открытого мелкого моря, мелкого моря, в разной степени удаленного от берега, в области течений и тихоходного мелкого моря, с привносом илистого материала, с нормальным солевым режимом, с нормальной или пониженной аэрацией.

В среднем и верхнем карбоне встречены всего три вида *Neochonetes*, но каждый из них в разных горизонтах найден в породах, характеризующих более разнообразные, чем в раннем карбоне, условия осадконакопления. Наиболее широко распространенным горизонтально

и вертикально и представленным наибольшим числом экземпляров является *N. carboniferus*. В московском ярусе среднего карбона этот вид найден в переслаивании глин с известняками и песчаниками, в переслаивании мергелей и известняков, а также в мергелях, глинах и известняках алыотовской свиты в нижней части верейского горизонта, накопление которых происходило в обстановках прибрежной мелководной зоны, с неустойчивым режимом, постоянным притоком илистого материала, с пониженной аэрацией. В каширском горизонте этот вид встречается в переслаивании глин, мергелей и известняков, в доломитовых мергелях, в микрозернистых известняках и в доломитах, отлагавшихся как в условиях прибрежного мелководья, иногда с умеренно пониженной или повышенной соленостью, так и в зоне относительно глубокого моря с нормальным солевым режимом. В подольском горизонте этот вид характеризует мергели, переслаивание известняков и мергелей, микрозернистые, тонкодетритовые и органогенно-обломочные известняки, указывающие также, помимо мелководной зоны, на относительно глубоководную зону с несколько пониженной аэрацией и нормальной соленостью. В мячковском горизонте представители вида найдены в органогенно-обломочных, тонкодетритовых и микрозернистых известняках, доломитизированных и окремнелых, и в переслаивании известняков и мергелей, характеризующих прибрежную мелководную зону с неустойчивым режимом и относительно глубоководную зону с нормальным солевым режимом.

В касимовском ярусе *N. carboniferus* встречается в переслаивании известняков, красных и зеленых глин и частично доломитовых мергелей, в мелкозернистых, обломочных и фораминиферовых известняках, свидетельствующих об условиях прибрежной мелководной зоны с неустойчивым режимом, удаленной от суши мелководной зоны с постоянным движением воды и относительно глубоководной зоны.

Два другие вида *Neochonetes* характеризуют более однообразные обстановки. Так, *N. donetzianus* встречается в верейском горизонте в фации переслаивания, указывающей на прибрежную мелководную зону с неустойчивым режимом, с пониженной аэрацией и нормальной соленостью, а *N. dalmanoides* — в переслаивании известняков и мергелей гжельского яруса, отложение которых связано с зоной глубокого моря.

Суммируя приведенные данные, можно заключить, что в среднем и верхнем карбоне виды рода *Neochonetes* встречаются в переслаивании глин, известняков, песчаников, мергелей и доломитов, а также в органогенно-обломочных, фораминиферовых, тонкодетритовых, микрозернистых и доломитовых известняках, желтых и серых мергелях. Данные породы предполагают более разнообразные обстановки обитания хонетид в среднем — позднем карбоне, чем в раннем, а именно: мелководную прибрежную зону, в разной мере удаленную от берега, с неустойчивым режимом, с приносом илистого материала, с пониженной аэрацией, с нормальной, умеренно повышенной или пониженной соленостью; мелководную зону, удаленную от суши, с постоянным движением воды, с нормальными аэрацией и соленостью; относительно глубоководную зону, с нормальным солевым режимом и пониженной аэрацией.

Таким образом, можно предположить, что более широкое фициальное и хронологическое распространение видов и родов средне-позднекаменноугольных хонетид по сравнению с раннекаменноугольными, не зависящее от эвстатических флюктуаций, было связано у них с развитием дополнительных адаптаций, способствующих интенсификации функций дыхания, питания и экскреции, которые давали им более широкие возможности для освоения разнообразных и часто меняющихся обстановок и более длительного существования в этих условиях. Наличие подобных адаптаций одновременно и у других групп, возможно, отражает некую общую реакцию брахиопод на изменения условий обитания бентоса на рубеже раннего и среднего карбона. Отмеченная особенность раз-

вития каменноугольных брахиопод, возможно, также была частично обусловлена их эврибатностью, которая присуща многим современным представителям класса.

Литература

- Афанасьева Г.А. 1975а. Каменноугольный этап развития надсемейства Chonetacea (Brachiopoda) // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–9.
- Афанасьева Г.А. 1975б. Chonetacea (Brachiopoda) среднего и позднего карбона Русской платформы // Палеонтол. журн. № 2. С. 96–113.
- Афанасьева Г.А. 1976. Chonetacea (Brachiopoda) раннего карбона Русской платформы // Палеонтол. журн. № 3. С. 58–70.
- Афанасьева Г.А. 1988. Брахиоподы отряда Chonetida (историческое развитие, функциональная морфология, филогенез и система) // Труды Палеонтол. ин-та РАН. Т. 228. 123 с.
- Иванов А.П., Иванова Е.А. 1936. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна. Ч. 1. Вып. 2. Strophalosiinae, Chonetinae, Lyttoniidae // Труды Всес. ин-та минеральн. сырья. Вып. 108. 52 с.
- Иванова Е.А. 1958. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3. Развитие фауны в связи с условиями существования // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 69. 303 с.
- Кабанов П.Б. 2003. Стратотип серпуховского яруса в карьере Заборье (Подмосковье). Ч. 1. Литофациальная характеристика // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 11. № 1. С. 20–38.
- Махлина М.Х., Алексеев А.С. и др. 2001. Средний карбон Московской синеклизы (южная часть). Т. 1. Стратиграфия. М: Мин-во природн. рес., Геол. ин-т РАН, Палеонтол. ин-т РАН. С. 205–214.
- Махлина М.Х., Вдовенко М.В., Алексеев А.С. и др. 1993. Нижний карбон Московской синеклизы и Воронежской антеклизы. М.: Наука. 222 с.
- Махлина М.Х., Исакова Т.Н., Жулитова В.Е. 1984. Верхний карбон в Подмосковье // Верхний карбон СССР. М.: Наука. С. 5–14.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н., Геккер Р.Ф. 1983. Изучение экологии и развития основных групп бентоса в каменноугольных морях Русской платформы // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 194. С. 98–119.
- Сокольская А.Н. 1950. Chonetidae Русской платформы // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 27. 108 с.
- Alekseev A.S., Kononova L.I., Nikishin A.M. 1996. The Devonian and Carboniferous of the Moscow Syncline (Russian Platform): Stratigraphy and sea-level changes // Tectonophysics. Vol. 268. P. 149–168.
- Kabanov P. 2003. The Upper Moscovian and basal Kasimovian (Pennsylvanian) of Central European Russia: facies, subaerial exposures and depositional model // Facies. Vol. 49. P. 243–270.
- Lazarev S.S., Poletaev V.I. 1982. The development of the brachiopod mantle canal system at the Early – Middle Carboniferous boundary // Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous boundary. Leeds: Subcomm. Carbonifer. Stratigr. Leeds. P. 89–94.
- Menning M., Alekseev A.S., Chuvashv B.J. et al. 2003. Global time scale and regional stratigraphic scales of Central and West Europe, East Europe, Thetys, South China, and North America of the Devonian – Carboniferous – Permian correlation chart (DCP-2003) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. In press.
- Rowley A.F., Hayward P.J. 1985. Blood cells and coelomocytes of the inarticulate brachiopod *Lingula anatina* // J. Zool. Ser. A. Vol. 205. P. 9–18.
- Williams A., Brunton C.H.C., MacKinnon D.I. 1997. Morphology // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Vol. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press. P. 321–422.

УДК 563.9

Трофические особенности морских ежей на разных этапах исторического развития класса

А.Н. Соловьев, А.В. Марков

Палеонтологический институт РАН, Москва
E-mail: ansolovjev@sevin.ru; markov_a@inbox.ru

Эволюция класса морских ежей сопровождалась поэтапным освоением новых адаптивных зон, что было связано с реализацией разнообразных путей трофической специализации. У правильных морских ежей, исходно всеядных, благодаря совершенствованию челюстного аппарата происходила активизация захвата твердой пищи (откусывание, соскребание и т.д.). Важнейшим событием в эволюционной истории класса стало появление неправильных морских ежей в юре, которое было связано с освоением закапывающегося образа жизни, отказом от аристотелева фонаря как единственного пищедобывающего аппарата и с развитием эффективной детритофагии, основанной на новых способах добывания пищи (сбор пищевых частиц при помощи специализированных амбулакральных ножек, игл, слизистых тяжей, просеивание грунта).

Ключевые слова: морские ежи, трофическая специализация, адаптивная радиация, аристотелев фонарь, экоциклизация.

Морские ежи (Echinoidea) появляются в ископаемой летописи позже, чем большинство других классов иглокожих. Древнейший морской еж *Bothriocidaris* известен из среднего ордовика, однако некоторыми авторами ставится под сомнение принадлежность этого животного к классу Echinoidea. Бесспорные морские ежи известны начиная с позднего ордовика.

Для морских ежей с самого начала их развития был характерен подвижный образ жизни и наличие сложного челюстного аппарата, а также трех типов подвижных придатков — игл, педицеллярий и амбулакральных ножек, что открывало перед ними разнообразные потенциально возможные пути трофической специализации. Поэтапная реализация этих возможностей, связанная с освоением новых адаптивных зон, осуществлялась на протяжении всего периода исторического развития класса. Роль и функции морских ежей в трофических цепях бентосных сообществ неоднократно менялись, постепенно становясь все более разнообразными. В ходе морфоэкологической дивергенции в разных группах морских ежей реализовались разные направления трофической специализации, что привело к появлению в пределах класса множества разнообразных жизненных форм, в том числе специализированных грунтоедов, хищников, фитофагов,

сестонофагов. Исходной формой трофической специализации у морских ежей, по-видимому, была всеядность, характерная для древнейших представителей класса (Durham, 1966; Соловьев, 2000).

Палеозойские морские ежи

Древнейшие морские ежи (среднеордовикские *Bothriocidaroida*, позднеордовикские *Aulechinus*, *Ectinechinus*, *Eothuria* (рис.1)), по-видимому, обладали еще очень примитивным челюстным аппаратом. Например, у рода *Bothriocidaris* челюстной аппарат был представлен 10 простыми палочковидными структурами и 5 примитивными зубами. Реконструкции челюстных аппаратов трех видов палеозойских морских ежей приведены на рис. 2.

Несовершенство челюстного аппарата и отсутствие разнообразных специализированных типов амбулакральных ножек, по-видимому, ограничивало эволюционно-экологические возможности палеозойских морских ежей. У некоторых из них развились многорядные амбулакры с многочисленными, неспециализированными амбулакральными ножками; скорее всего, преобладающее большинство этих форм были детритофагами, собиравшими мелкие органические частицы с поверхности дна. (Durham, 1966; Smith, 1984; Соловьев, 2000). Они были сравнительно редки и характеризовались локальным распространением.

В целом разнообразие морских ежей в течение палеозоя оставалось небольшим. Максимальное число родов отмечено в раннем карбоне. В позднем девоне появились первые представители дожившего до наших дней отряда *Cidaroida* (семейство *Archaeocidaridae*). Это была первая группа морских ежей, достигшая заметного разнообразия и глобального распространения. Для цидароидов характерны крупные массивные иглы, служащие для передвижения по различным субстратам, и хорошо развитый аристотелев

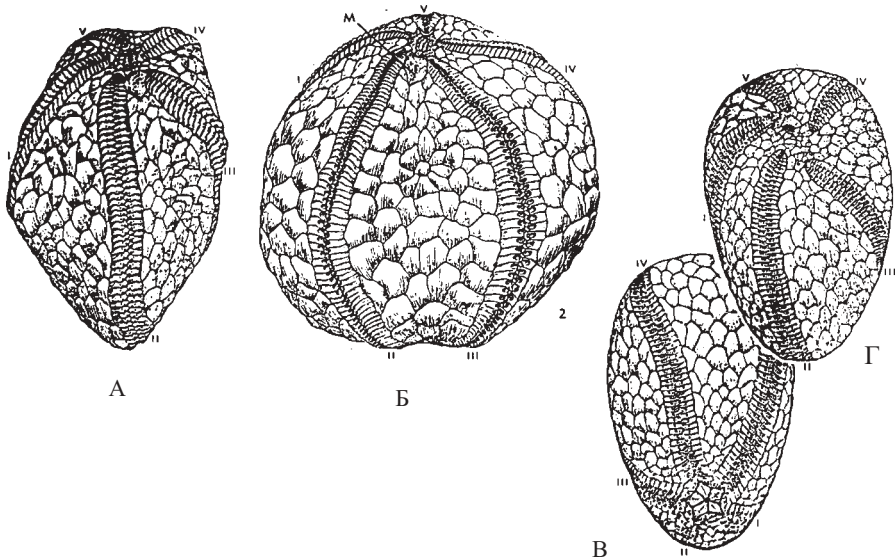


Рис. 1. Верхнеордовикские морские ежи – лепидоцентриды из Гирвана (Шотландия). А — *Ectinechinus*, Б — *Aulechinus*, В, Г — *Eothuria* (В — вид с оральной стороны, Г — вид с аборальной стороны) (Mac Bride, Spencer, 1938).

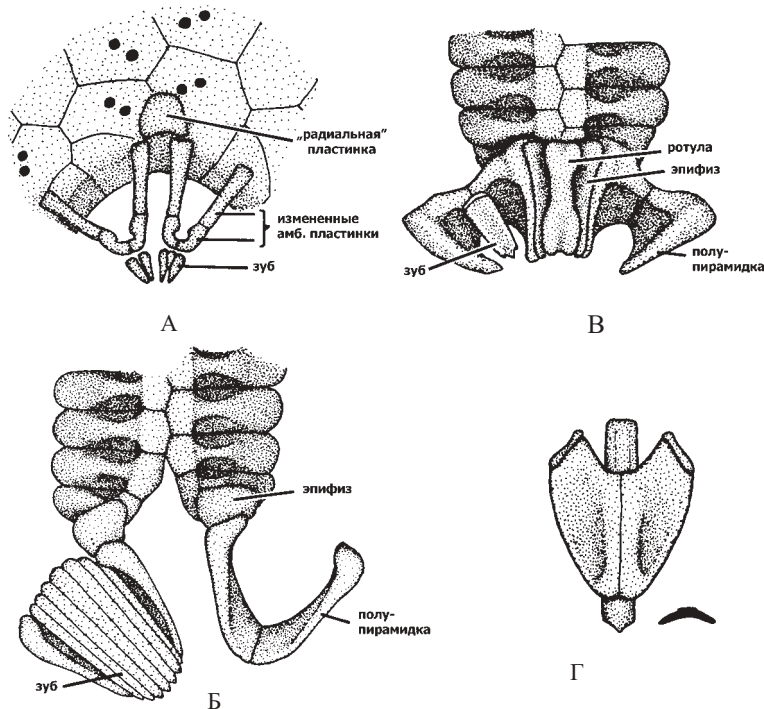


Рис. 2. Реконструкции проксимальной части амбулакра и примыкающих частей челюстного аппарата (вид изнутри панциря) у палеозойских морских ежей. А — *Bothriocidarid* (средний ордовик), Б — *Aulechinus* (верхний ордовик), В — *Aptilechinus* (нижний силур), Г — абаксиальный вид пирамидки и поперечное сечение зуба *Archæocidarid* (карбон) (Smith, 1984, изменено).

фонарь (челюстной аппарат) (рис. 3). По-видимому, для цидароидов существенную роль в рационе стали играть макрофиты и прикрепленные бентосные животные.

После небольшого увеличения в девоне — раннем карбоне разнообразие морских ежей снизилось и оставалось небольшим до конца палеозоя (рис. 4). Границу перми и триаса пересекли представители только одного семейства цидароидов — *Miocidaridae* (род *Miocidarid*). Эти формы являются переходным звеном от палеозойских *Echinoidea* к богатой и разнообразной фауне мезокайнозойских морских ежей.

Трофические адаптации правильных морских ежей мезокайнозоя

В триасе началась быстрая морфологическая и экологическая дивергенция миоцидарид, выживших на рубеже палеозоя и мезозоя. Лишь небольшая часть их потомков сохранила относительно примитивный челюстной аппарат, характерный для палеозойских форм (мезокайнозойские представители отряда *Cidaroida*).

В других эволюционных линиях, приведших к формированию так называемых наружножаберных правильных морских ежей (надотряды *Diadematacea* и *Echinacea*), челюстной аппарат специализировался и усложнялся. На базе исходного «цидароидного»

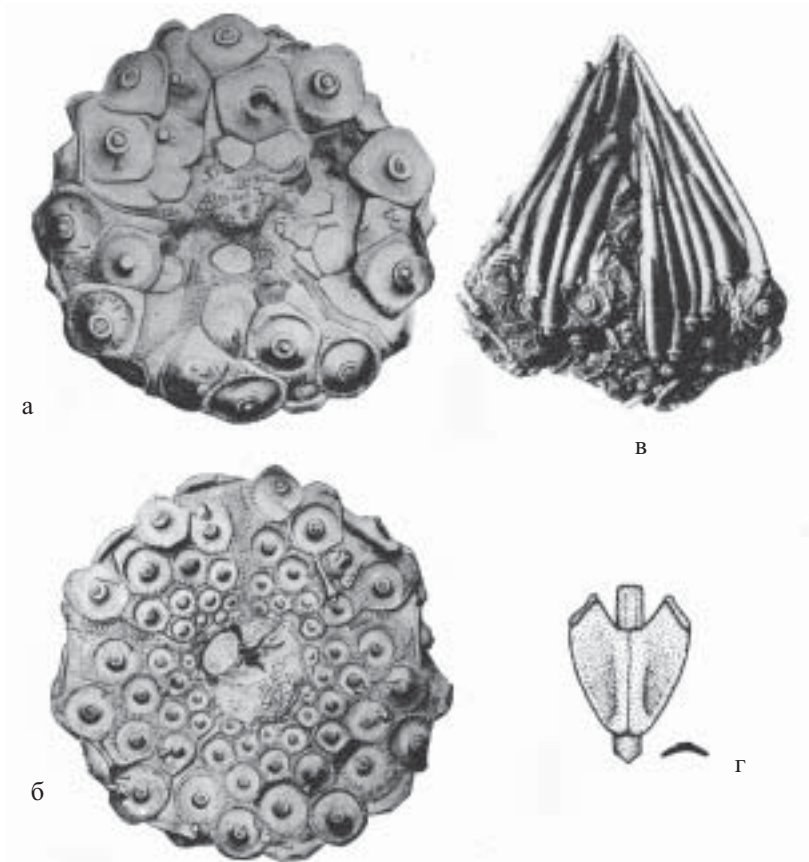


Рис. 3. Отряд Cidaroida, семейство Archaeocidaridae род *Archaeocidaris* (карбон). а — вид сверху, б — вид снизу, в — часть панциря с иглами, г — пирамидка челюстного аппарата с зубом и поперечное сечение зуба (Moore, 1966; Smith, 1984).

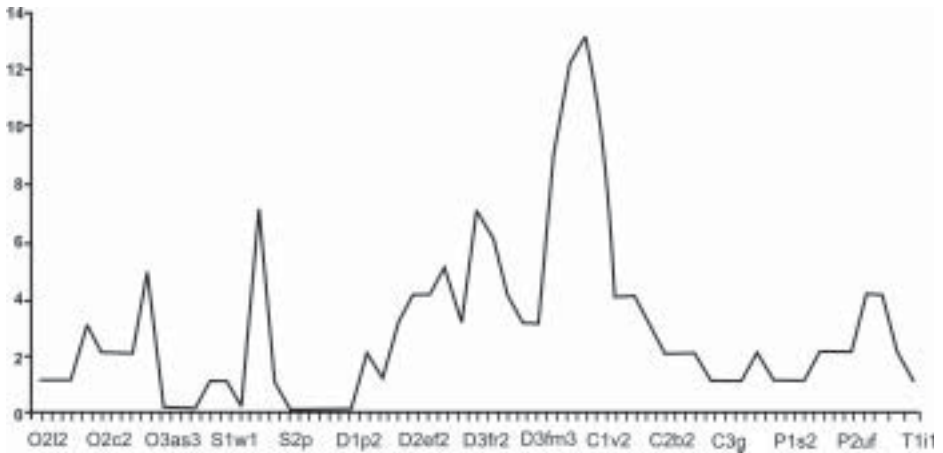


Рис. 4. Динамика родового разнообразия морских ежей в палеозое. На вертикальной оси показано число родов (так же как и на двух других графиках, приведенных в статье).

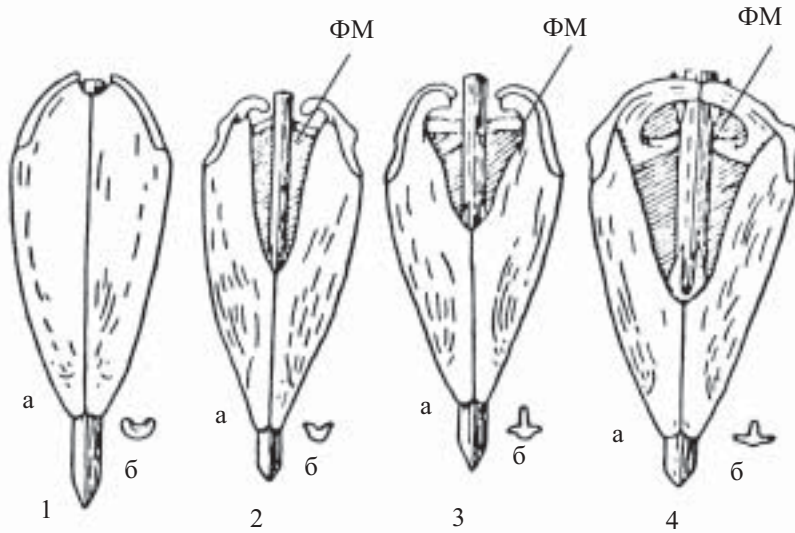


Рис. 5. Эволюция челюстного аппарата у правильных морских ежей. 1 — цидаридный тип (форамен магнум отсутствует), 2 — аулодонтный тип, 3 — стиродонтный тип, 4 — камародонтный тип; а — абаксиальный вид пирамидки, б — поперечное сечение зуба; ФМ — форамен магнум (Moore, 1966).

аристотелева фонаря последовательно возникли челюстные аппараты аулодонтного, стиродонтного и камародонтного типов (рис. 5). Прогрессивное развитие челюстного аппарата проявлялось, прежде всего, в усилении входящих в его состав мышц и связок (что отразилось в появлении и последующем увеличении foramen magnum), а также в увеличении и изменении формы зубов (цидароидные и аулодонтные зубы желобчатые в поперечном сечении, а стиродонтные и камародонтные — килеватые). Совершенствование челюстного аппарата было связано с активизацией захвата твердой пищи, включая бентосных животных с прочным скелетом (откусывание, соскребание и пр.). Мезокайнозойские правильные ежи питаются макрофитами, инкрустирующими и сессильными животными (губками, горгонидами, кораллами), детритом и др. Подавляющее большинство правильных ежей — представители эпифауны. В мезокайнозое правильные морские ежи достигли значительно большего разнообразия, чем в палеозое (рис. 6).

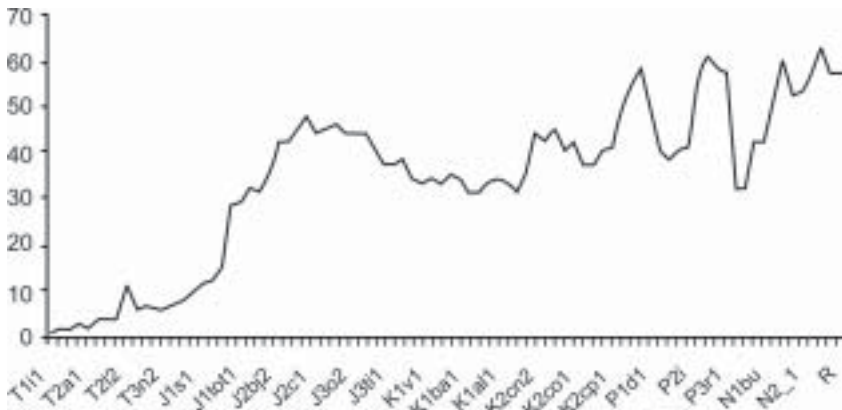


Рис. 6. Динамика родового разнообразия правильных морских ежей в мезокайнозое.

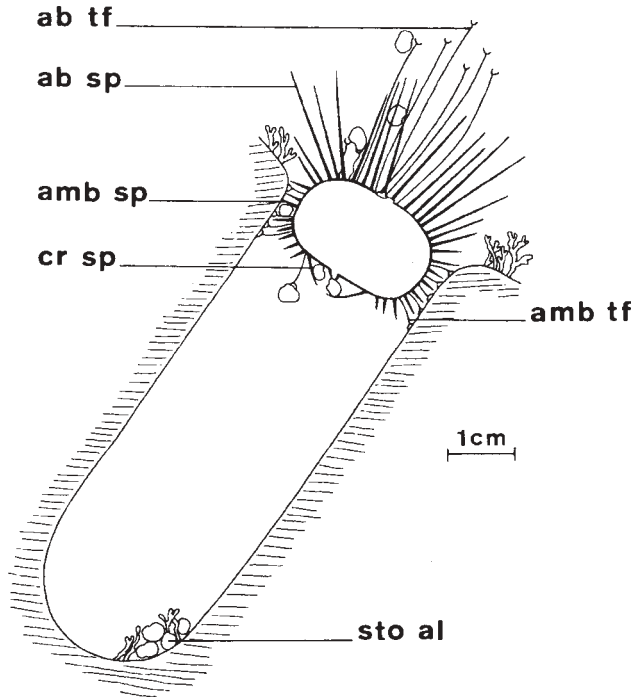


Рис. 7. *Echinostrephus molaris*, находящийся в верхней части высверленной норы, ловит и поедает проплывающие обрывки водорослей. ab sp — аборальная игла, ab tf — аборальные амбулакральные ножки, amb sp — амбитальная игла, amb tf — амбитальные амбулакральные ножки, cr sp — изогнутая игла, sto al — запас водорослей (Campbell et al., 1973).

Некоторые группы правильных морских ежей достигли высокого уровня трофической специализации. Одни из них стали специализированными обитателями твердых субстратов, в том числе в волноприбойной зоне, где у некоторых форм (*Colobocentrotus*) выработались специальные средства закрепления на субстрате и защиты от волн (мощные адоральные амбулакральные ножки-присоски и подобие дополнительного наружного панциря из укороченных игл с расширенными, уплощенными концами).

Появились весьма своеобразные по своему образу жизни и способу питания морские ежи — сверлильщики, среди которых следует отметить представителей кайнозойского семейства Echinometridae, известного с палеоцена. Некоторые эхинометриды (род *Echinostrephus*) проводят всю жизнь в высверленной в твердом субстрате норе и питаются проплывающими обрывками водорослей и другим органическим материалом, приносимым течением (рис. 7) (Campbell et al., 1973).

Другие правильные ежи приспособились к жизни на рыхлых субстратах. В течение всей истории мезокайнозойских правильных морских ежей среди них сохранялись оппортунистические всеядные формы, близкие по своей экологии к древним палеозойским ежам. Широкое распространение такие формы получили в юре. Некоторые из них пошли по пути адаптации к детритофагии. Эти формы, проникшие в ранее не освоенную, относительно свободную адаптивную зону, предоставлявшую множество новых эволюционно-экологических возможностей, дали начало обширной и разнообразной группе неправильных морских ежей.

Несмотря на большое видовое богатство мезокайнозойских морских ежей и разнообразие освоенных ими ниш и образов жизни, лишь небольшая часть экологической variability может быть напрямую связана с особенностями строения челюстного аппарата, строение которого в целом, несмотря на вышеуказанные различия, остается достаточно консервативным. Во многих случаях освоение новых ниш было связано не с трофическими, а иными адаптациями (прикрепление к твердому субстрату, обтекаемая форма, способность передвигаться по разнообразным субстратам и т.д.).

Адаптивная радиация неправильных морских ежей

По всей видимости, возникновение неправильных морских ежей (Irregularia) в юре было связано в первую очередь с освоением закапывающегося образа жизни, отказом от аристотелева фонаря как единственного пищедобывающего аппарата и с развитием эффективной детритофагии, основанной на новых способах добывания пищи (сбор пищевых частиц при помощи специализированных амбулакральных ножек, игл, слизистых тяжей, просеивание грунта). Начальная экологическая и морфологическая дивергенция неправильных ежей протекала очень быстро, причем многие адаптации развивались параллельно в разных линиях. Например, экзоциклизация (смещение перипрокта из центра аборальной поверхности панциря в пятый интерамбулак с последующим отделением перипрокта от апикальной системы) происходила независимо как минимум в пяти разных кладах (см. ниже). Уже в поздней юре обособились и достигли значительного уровня разнообразия три основные филогенетические линии Irregularia (отряды *Holectypoida*, *Cassiduloida*, надотряд *Spatangacea*). Параллельное и почти одновременное развитие сходных адаптаций в нескольких эволюционных линиях ранних Irregularia (рис. 8), по-видимому, было обус-

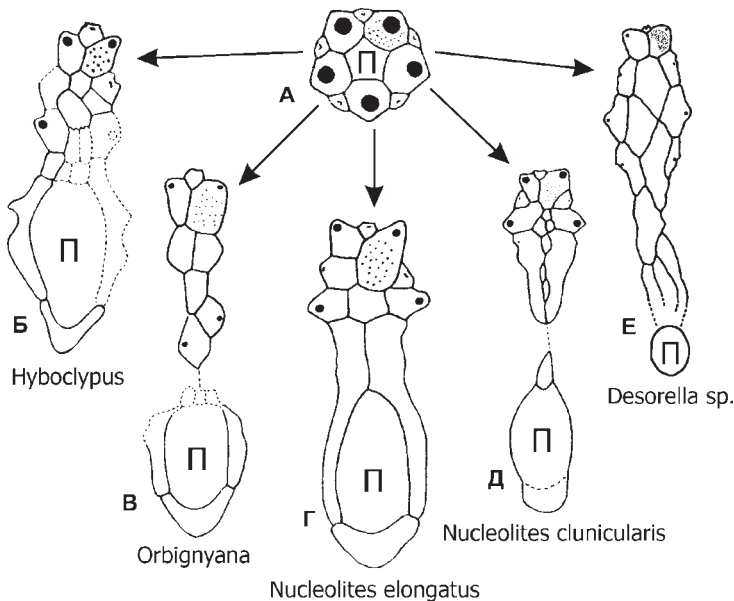


Рис. 8. Преобразования апикальной системы в ходе смещения перипрокта (п) у разных групп морских ежей. А — типичное строение апикальной системы у правильных морских ежей, Б — *Galeropygidae*, В — *Collyritidae*, Г, Д — *Nucleolitidae*, Е — *Menopygidae* (Соловьев, Марков, 2004б, изменено).

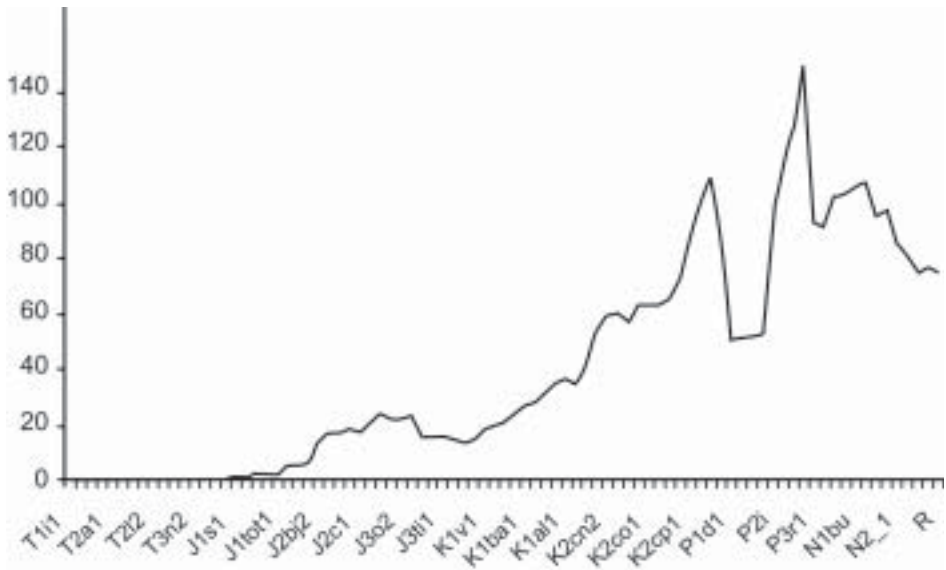


Рис. 9. Динамика родового разнообразия неправильных морских ежей.

ловлено целым рядом причин, таких как определенные преадаптивные особенности «правильных» предков, а также однонаправленное давление отбора, связанное с мощными трансгрессиями и распространением эвтрофных грунтов в юре. Эвтрофикация морских осадков была связана с появлением новых прогрессивных групп планктона (кокколитофориды, планктонные фораминиферы), обеспечивших повышение первичной продукции планктонных экосистем. Освоение неправильными морскими ежами новой адаптивной зоны проходило поэтапно и сопровождалось быстрым ростом родового разнообразия, которое уже во второй половине мела превысило разнообразие правильных морских ежей и достигло максимума в эоцене (рис. 9)

Переход от всеядности к детритофагии требовал прежде всего значительного увеличения количества пищи, пропускаемой через пищеварительный тракт. Возможно, этим объясняются необычно крупные размеры перистома и перипрокта у самых примитивных Irregularia, а именно *Pygasteridae* и *Holectypidae*. В более прогрессивных линиях размеры этих отверстий панциря впоследствии уменьшались. Уменьшение могло быть связано с постепенным переходом к жизни на мелкозернистом осадке. Этот процесс, по видимому, сопровождался также упрощением и частичной редукцией зубного аппарата, что видно, в частности, по постепенной редукции перигнатического пояса и «жаберных» вырезов. У наиболее примитивных неправильных ежей (ранние представители отряда *Holectypoida*) челюстной аппарат был полностью развит. В дальнейшем во многих эволюционных линиях Irregularia он был утрачен (*Cassiduloida*, *Spatangacea*, поздние *Holectypoida*). У некоторых неправильных ежей челюстной аппарат присутствует на ранних стадиях развития и редуцируется с возрастом. Утрата челюстного аппарата была непосредственно связана с переходом к питанию мелкозернистым осадком.

К числу важнейших трофических адаптаций следует отнести смещение перипрокта из центра аборальной поверхности панциря, связанное с радикальными изменениями апикальной системы. Смещение перипрокта было обусловлено несколькими причинами. Во-первых, резкое увеличение перипрокта у первых Irregularia при сохранении

исходной эндоцикличности апикальной системы потребовало бы столь же существенного увеличения размеров апикальных пластинок, окружающих перипрокт. Это, в свою очередь, вело к нарушению пропорций панциря, уменьшению числа «обычных» амбулакальных и интерамбулакальных пластинок, т.е. к серьезным и едва ли полезным изменениям всего комплекса морфогенетических преобразований постларвального роста. Во-вторых, специализация в направлении интенсивной детритофагии требовала максимально снизить вероятность повторного заплатаывания одних и тех же порций грунта, а для этого следовало сместить перипрокт из апикального положения. В третьих, смещение перипрокта было связано с переходом к закапывающемуся образу жизни и однонаправленному движению в толще грунта.

Смещение перипрокта повлекло за собой кардинальные изменения в строении апикальной системы (экзоциклизацию), причем эти изменения происходили параллельно в нескольких разных эволюционных линиях (рис. 8) (Соловьев, Марков, 2004а, б).

Развитие однонаправленного активного движения (амбулакром III вперед) обеспечило переход к эффективной детритофагии и создало предпосылки для смещения перипрокта из апикального положения в пятый интерамбулак, развития билатеральной симметрии панциря, смещения перистома вперед, дифференциации амбулакров, развития пластрона и других преобразований. С переходом к активному однонаправленному передвижению на мелкозернистых рыхлых грунтах, вероятно, была связана редукция крупных первичных игл и развитие гомогенной туберкуляции. В результате всех этих преобразований представители разных эволюционных линий Irregularia становились высокоспециализированными активными детритофагами, многие из которых перешли к закапывающемуся образу жизни, по-видимому, уже в юрском периоде.

У некоторых примитивных Irregularia отмечается «субпеталоидное» строение адоральных частей амбулакров. Вероятно, уже у общего предка всех Irregularia аборальные ножки выполняли дыхательную функцию. Переход к детритофагии, однонаправленному движению, к жизни на богатых органикой грунтах с низким содержанием кислорода в придонном слое воды требовал более интенсивного газообмена. На этой основе в дальнейшем, в зависимости от смены экологической обстановки, в одних линиях аборальные ножки упрощались и редуцировались, в других — наоборот, еще больше специализировались, что вело к независимому формированию в разных кладах настоящих петалоидов (Cassiduloida, Spatangacea).

В приротовой части панциря у Irregularia развивались специализированные структуры для сбора пищевых частиц — пищесборные амбулакральные ножки в филлодиях, приротовые интерамбулакральные бугры. Уже у самых ранних и примитивных Irregularia заметна тенденция к формированию тройных пластинок в адоральных частях амбулакров и к расположению парных пор наклонными тройками. Однако настоящие филлодии с многорядным расположением пор, расширенными амбулакрами и окклюдируемыми пластинками характерны только для наиболее продвинутых юрских групп (Nucleolitidae, Rygorhytinae, в меньшей степени Galeropygidae) (Соловьев, 1971; Соловьев, Марков, 2004).

Строение приротовых пищесборных ножек существенно различается у представителей разных групп Irregularia. В отряде Cassiduloida приротовые ножки небольшие, с простым присасывательным диском. У Spatangacea развиваются крупные приротовые ножки с пучками клейких отростков, поддерживаемых скелетными стерженьками. Эти различия связаны с возможностью захвата частиц разных размерных фракций (рис. 10).

Довольно много работ по экологии и трофике посвящено представителям отряда Spatangoida. В этом отношении «модельными» видами можно считать *Echinocardium cordatum* и *Spatangus purpureus* (Nichols, 1959; Ridder, de, 1982; Ridder, de et al., 1984). В этом отряде,

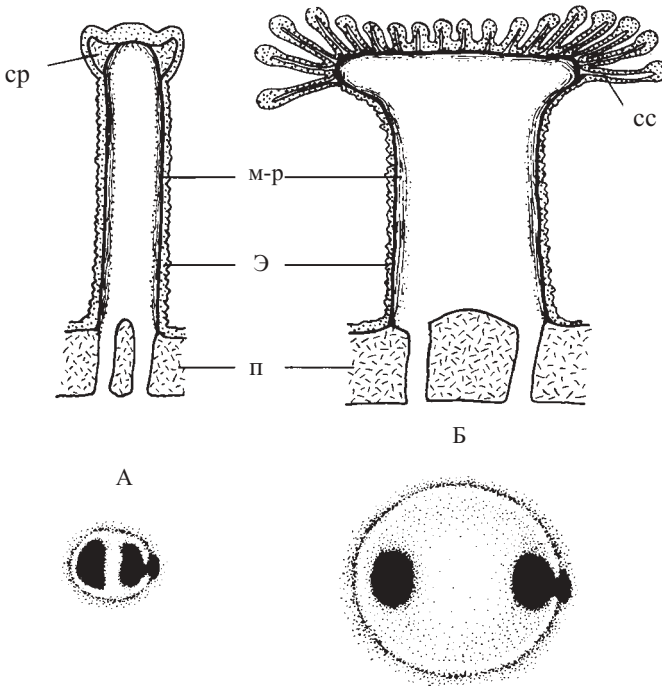


Рис. 10. Пищесборные амбулакральные ножки неправильных морских ежей и соответствующие им поры. А — кассидулоидная, Б — спатангоидная. сп — скелетная розетка, м-р — мускулы ретракторы, сс — скелетный стержень, э — эпителий, п — панцирь (Smith, 1984).

помимо сбора пищевых частиц приротовыми ножками, получил широкое распространение и другой способ питания, который можно назвать «седиментационным». Многие представители надотряда живут в толще грунта, закапываясь на глубину до 15–18 см, причем нора соединяется в поверхность осадка вертикальным каналом (как у *E. cordatum*, рис. 11). Частицы с поверхности грунта падают в канал и попадают на дно так называемой передней борозды — продольного желоба, образованного углубленным амбулакром III. Передняя борозда обычно выстлана густым покровом коротких игл с расширенными окончаниями, покрытых ресничным эпителием и выделяющих слизь. Благодаря действию ресничного эпителия пищевые частицы вместе с током слизи движутся по борозде вниз и направляются ко рту при помощи приротовых амбулакральных ножек. Закапывающийся спатангоид *E. cordatum* питается детритом селективно. Подсчет количества питательных веществ (липидов, белков и углеводов) в содержимом кишечника показывает, что главное место пищеварения и абсорбции пищи — это первая пищеварительная петля. Питание происходит прерывисто. Осадок, содержащийся в кишечнике, образует сплошную массу; пеллеты, по-видимому, образуются только во втором кишечном цекуме. Усваиваются питательные вещества из детрита, находящегося в осадке, в то время как органическое вещество, адсорбированное на песчинках, не используется (Ridder, de et al., 1984).

Другой спатангоид *Spatangus purpureus* погружается в грунт на небольшую глубину и его питание происходит с помощью приротовых амбулакральных ножек, захватывающих грунт (рис. 12).

Седиментационное питание и соответствующие морфологические структуры (передняя борозда, специализированные амбулакральные ножки и иглы переднего амбулак-

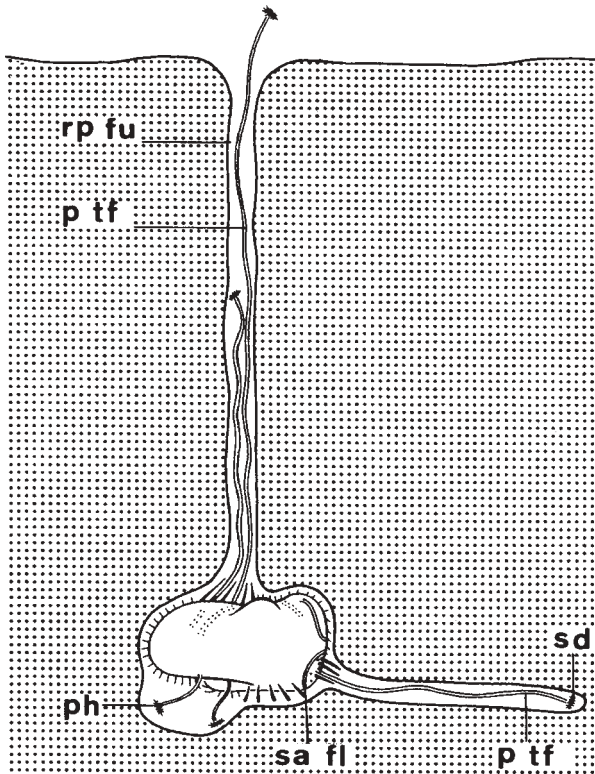


Рис. 11. *Echinocardium cordatum* в норе. Аборальные и субанальные кисточковидные амбулаторальные ножки (ptf) и оральные ножки филлодиев (ph) сильно вытянуты. Полость ниже рта формируется оральными ножками в процессе питания; горизонтальная трубка за субанальной фасциолой (sa fl) является санитарным каналом (sd), а вертикальная трубка — респираторным каналом (rp fu) (Nichols, 1959).

ра) появились уже в юре, но широкое распространение этот способ питания получил начиная с середины мела. В ряде групп приротовая («губная») пластинка пятого интерамбулакра образует направленный вперед выступ — лабрум, помогающий направлять слизевой тяж с пищевыми частицами ко рту и тем самым способствующий эффективно-му седиментационному питанию.

У некоторых групп спатангацей наблюдается обратная корреляция между степенью развития передней борозды и приротовых пищесборных ножек. Обитатели мелкозернистых грунтов тяготеют к седиментационному питанию и часто имеют глубокую переднюю борозду и небольшое число хорошо развитых приротовых пищесборных ножек; у обитателей более грубых грунтов часто наблюдается обратная картина: сильно развитые филлодии с большим числом крупных пищесборных ножек и неглубокая или вовсе отсутствующая передняя борозда (Марков, 1994; Марков, Соловьев, 2001).

У некоторых меловых представителей отряда Holasteroidea выработалось весьма экстравагантное приспособление для обеспечения связи норы с поверхностью грунта: вместо специализированных каналостроительных ножек, позволяющих строить вертикальный канал, у этих форм сформировался апикальный ростр — вырост панциря, несущий спереди переднюю борозду, а на вершине — апикальную систему (роды *Infulaster*, *Hagenowia*). Окончание ростра, по-видимому, высовывалось из грунта, причем передняя борозда, та-

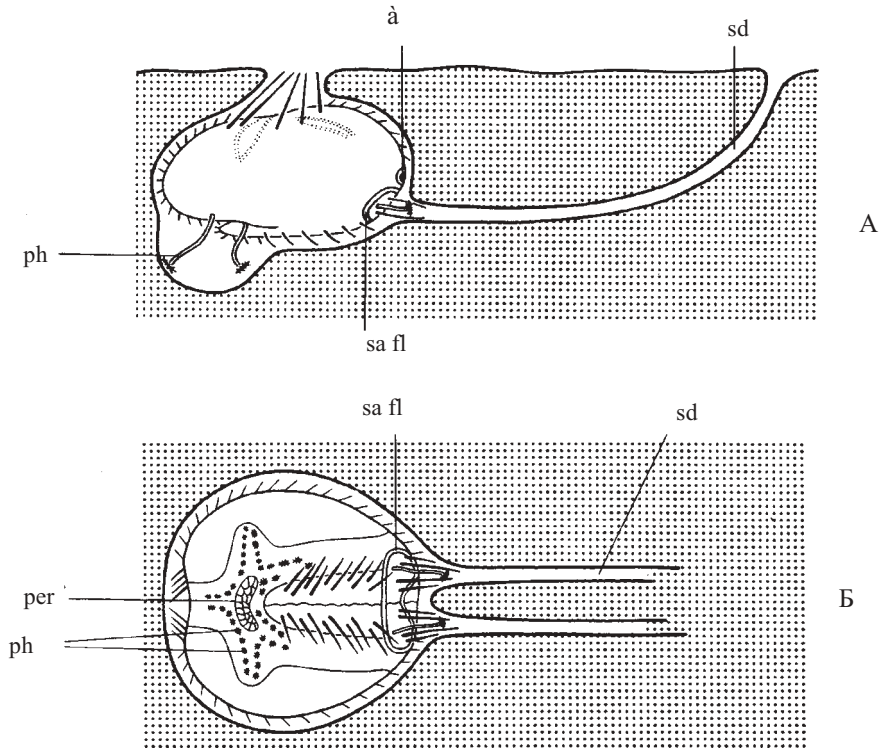


Рис. 12. *Spatangus purpureus* в норе. А — профиль слева, Б — оральная поверхность. Имеется два санитарных канала. ph — пищеворные ножки филлодиев, sa fl — субанальная фасциола, а — анус, per — перистом, sd — санитарный канал (Nichols, 1959).

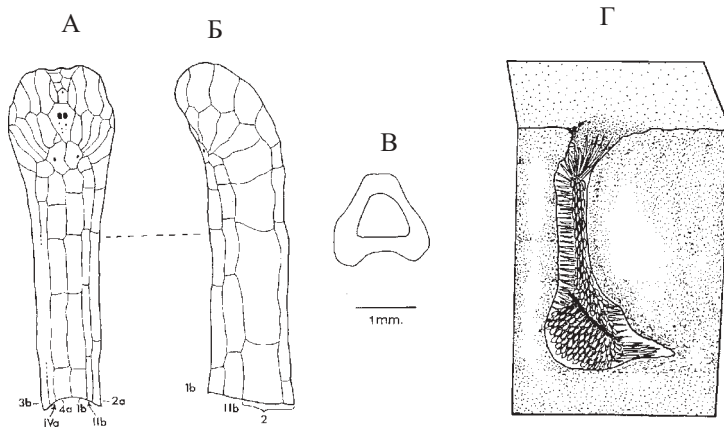


Рис. 13. *Hagenowia blackmorei*, нижний кампан Англии. А, Б — дорсальный и латеральный вид апикального ростра, В — поперечное сечение ростра в 3 мм ниже вершины, Г — реконструкция образа жизни этого вида; вершина апикального ростра находится у отверстия на поверхности грунта (Gale, Smith, 1982).

ким образом, совмещала свою обычную функцию (седиментационное питание) с функцией вертикального канала, обеспечивающего поступление свежей воды и пищевых частиц с поверхности грунта в нору морского ежа (рис. 13) (Gale, Smith, 1982).

Трофические адаптации в отряде Clypeasteroida

Clypeasteroida (к которым относятся плоские морские ежи, или «песчаные доллары», а также «морские бисквиты») — самый молодой отряд неправильных морских ежей, появившийся в начале кайнозоя (в палеоцене) (Соловьев, 2000, 2001). Представители этого отряда достигли максимального уровня трофической специализации среди морских ежей. Они освоили новую среду обитания (грубые песчаные грунты мелководий) и новый способ питания — просеивание песка при помощи специализированных игл, с последующей доставкой отсеянных пищевых частиц ко рту по специальным пищевым желобкам, выстланным ресничным эпителием. Благодаря этим адаптациям клипеастероиды стали одними из наиболее эффективных детритофагов — обитателей песчаных грунтов.

Аристотелев фонарь у песчаных долларов хорошо развит (в отличие от большинства других неправильных морских ежей), но сильно отличается по форме и строению от челюстного аппарата правильных ежей. Челюстной аппарат Clypeasteroida значительно уплощен и расширен, он не может выдвигаться из перистома и, возможно, служит только для измельчения материала, уже попавшего в рот и для дальнейшего его продвижения в глотку.

Большинство представителей Clypeasteroida имеют сильно уплощенный дисковидный панцирь и очень густой покров мелких, коротких игл с расширенными окончаниями. Мелкие частицы, просеиваясь сквозь «сито» из игл, падают на аборальную поверхность и с токами воды, создаваемыми ресничным эпителием, расположенным в пищевых желобках, движутся к краям панциря (амбитусу). Затем частицы попадают в щещеборные желобки оральной поверхности, по которым пища движется ко рту. В этом процессе участвуют также многочисленные аксессуарные амбулакральные ножки, располагающиеся не только в амбулакральных, но и в интерамбулакральных полях (рис. 14). На амбитусе также происходит интенсивное просеивание грунта. Процесс питания хорошо изучен у вида *Echinarachnius parma* (Mooi, Telford, 1982). Процессы захвата пищевых частиц и транспортировка их ко рту у этого вида показаны на рис. 15–17. Большие скопления особей этого вида в Охотском море (биомасса достигает 2–3 кг/м²) описаны Соколовой и Кузнецовым (1960). В период наблюдений особи *E. parma* лежали на поверхности грубого песчаного бедного органикой грунта в области интенсивных течений, которые и служили источником приносимого органического детрита (рис. 18).

В панцирях некоторых клипеастероидов имеются многочисленные вырезы и даже сквозные отверстия — лунылы, служащие для увеличения протяженности амбитуса и сокращения пути транспортировки пищевых частиц ко рту (Rotulidae, Mellitidae, Astrictypeidae).

Некоторые клипеастероиды (*Dendraster*) освоили еще один способ питания, в общем не характерный для морских ежей — сестонофагию (рис. 19). Интересно, что представители этого рода могут заякориваться передней частью панциря в грунт; при этом значительная часть панциря остается над его поверхностью. Оральная сторона бывает направлена против течения, приносящего пищевые частицы.

Трофические особенности глубоководных морских ежей

Освоение морскими ежами абиссали и верхних горизонтов ультраабиссали, судя по ряду косвенных данных, произошло в кайнозое, в послепалеоценовое время. Преждеки

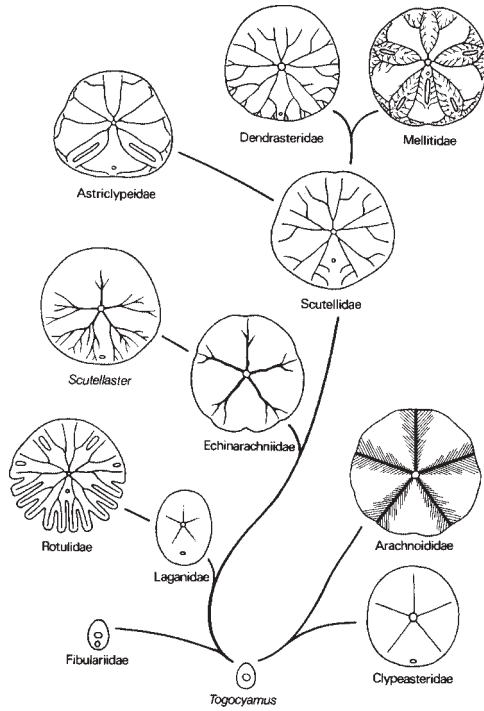


Рис. 14. Эволюция системы пищевых желобков у клипеастероидов (Smith, 1984).

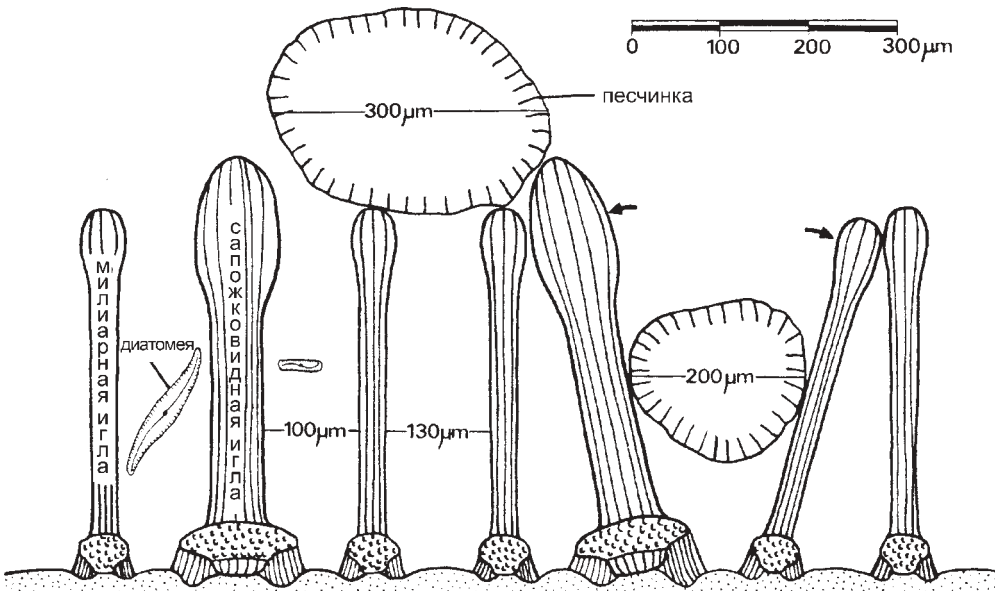


Рис. 15. Вид сбоку у амбулуса на ряд сажковидных и милиарных игл *Echinarachnius parma*. Показано соотношение между размерами игл и частицами субстрата; частица размером до 100 мкм может попасть в ток воды, создаваемый ресничками у оснований игл (Mooi, Telford, 1982).

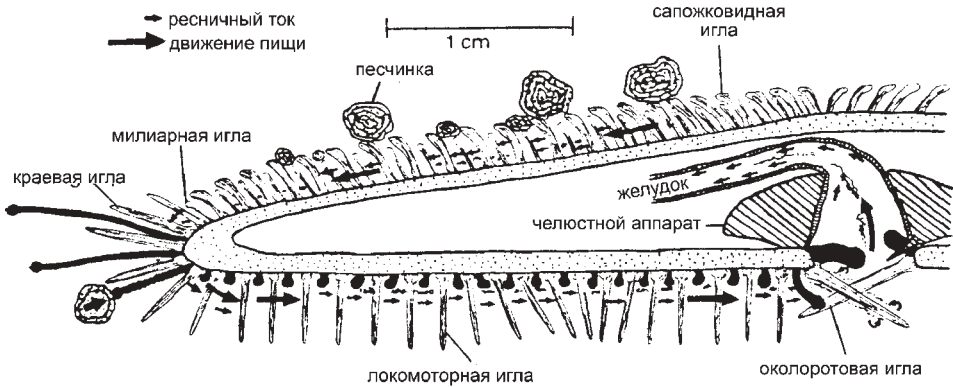


Рис. 16. Разрез части панциря *Echinarachnius parma* через пищевой желобок, показывающий механизм питания. Иглы показаны не в масштабе. Амбулакральные ножки черные. Респираторные ножки и педицеллярии не показаны (Mooi, Telford, 1982).

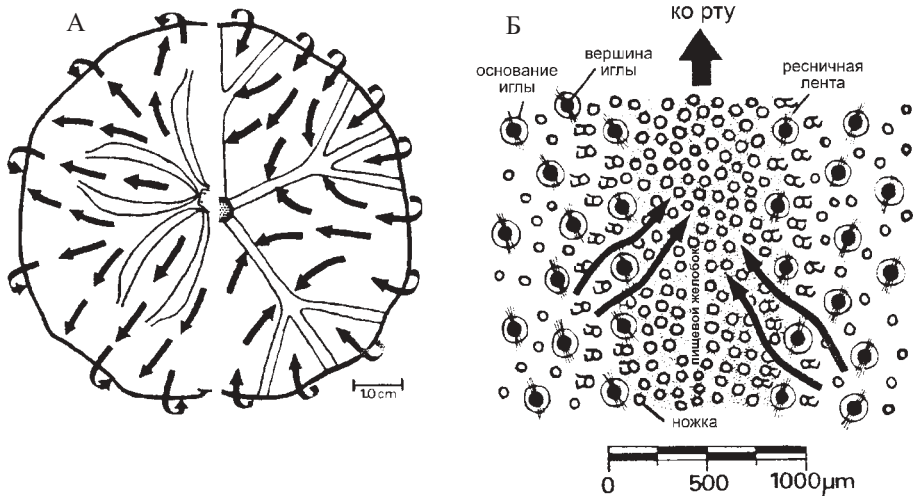


Рис. 17. Ресничные токи у *Echinarachnius parma*. А — на аборальной поверхности, Б — на оральной поверхности панциря (Mooi, Telford, 1982).

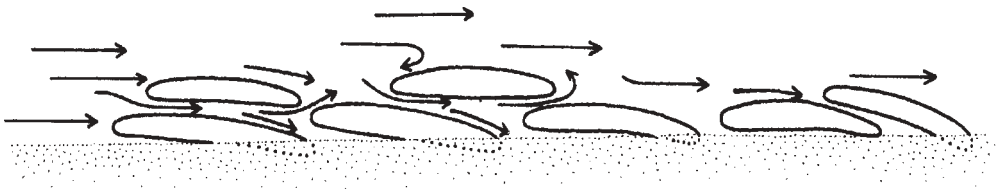


Рис. 18. Токи воды, приносящие пищевые частицы, циркулирующие вокруг панцирей *Echinarachnius parma* (Охотское море) (Соколова, Кузнецов, 1960).

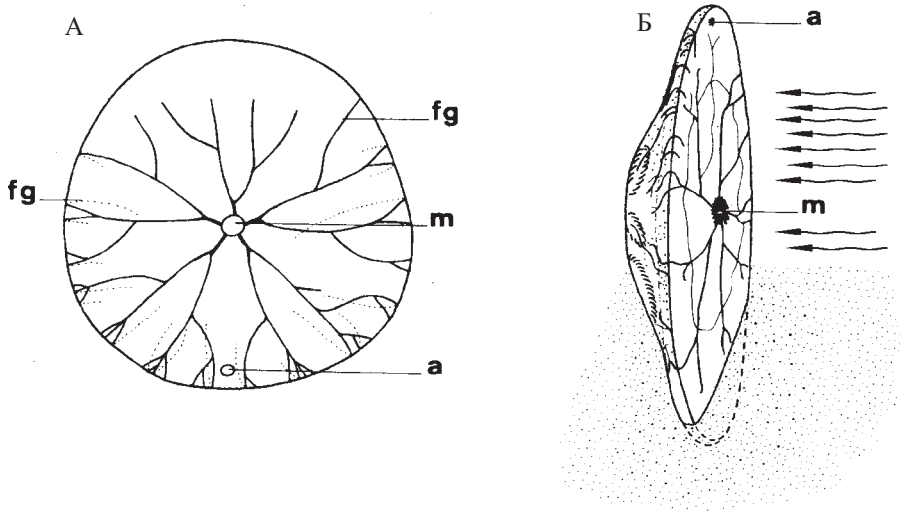


Рис. 19. *Dendraster excentricus*. А — пищевые желобки на оральной (сплошные линии) и аборальной (пунктирные линии) сторонах панциря, Б — прижизненное положение животного, погруженного в песок передним краем панциря. m — рот, a — анус, fg — пищевые желобки (Durham, 1955; Timko, 1976).

некоторых современных глубоководных групп неправильных морских ежей появились еще в конце мела (например, род *Galeaster* — древнейший представитель современного глубоководного семейства Pourtalesiidae) (Соловьев, 2004). Некоторые глубоководные ежи выработали новые необычные трофические адаптации. Наиболее aberrantная морфология характерна для абиссальных пурталезиид (отряд Holasteroidea, роды *Pourtalesia*, *Echinostigra*), панцирь которых приобрел сильно вытянутую, порой бутылковидную форму. Эти морские ежи питаются тонким илом, захватывая его в особую притротовую воронку при помощи специализированных игл (Соколова, 1986). Глубокий ротовой желоб пурталезиид унаследован от мелководных предков и не является новоприобретением, связанным с освоением абиссали. Однако именно группы морских ежей с развитым ротовым желобом достигли расцвета на больших глубинах.

Одна из специфических черт глубоководной фауны — питание правильных ежей исключительно грунтом. Например, специализированными грунтоедомы стали представители родов *Phormosoma* и *Kamptosoma*. У *Kamptosoma*, как у зарывающихся неправильных морских ежей, развились уплощенные первичные иглы. На больших глубинах отсутствуют плоские морские ежи (за исключением *Echinocyamus*).

Следует упомянуть также и об эволюции типов питания морских ежей на ранних этапах онтогенеза. Исходным типом онтогенеза для морских ежей было развитие со свободноплавающей планктотрофной личинкой — эхиноплутеусом. Такой тип развития характерен и для большинства современных форм. Однако в кайнозое в разных группах морских ежей стали появляться формы с иным типом развития — лецитотрофной личинкой или прямым развитием (рис. 20). У некоторых групп на панцире самок образуются особые углубления — выводковые камеры, в которых из богатых желтком яиц развиваются молодые особи. Марсупиальные морские ежи в своем распространении приурочены в основном к высоким широтам; в настоящее время большинство марсупиальных ежей обитают в антарктических и субантарктических водах.

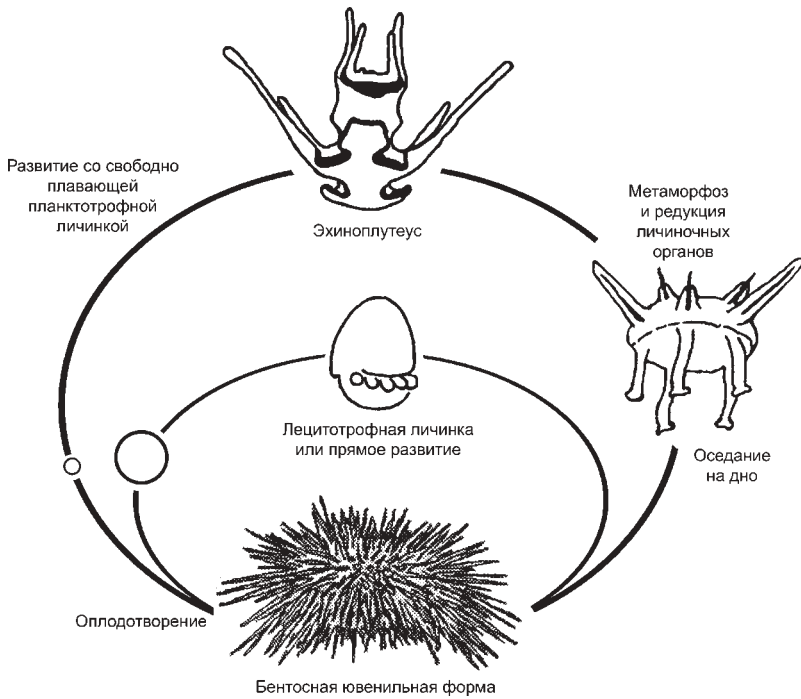


Рис. 20. Два типа развития морских ежей (Smith, 2005).

Таким образом, история класса морских ежей в мезокайнозой отражает поэтапную экспансию этой группы, различные представители которой осваивали разные зоны моря, субстраты и способы питания. В этом процессе неуклонного расширения адаптивной зоны класса ключевую роль играли трофические адаптации.

Авторы благодарны А.Н.Миронову за ценные замечания и Н.В.Булановой за помощь в подготовке рисунков. Работа выполнена в рамках программы 25 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и поддержана РФФИ (гранты 05-04-49244 и 06-05-64641) и Фондом содействия отечественной науке.

Литература

- Марков А.В. 1994. Морфология, систематика и филогения морских ежей семейства Schizasteridae // Тр. ПИН. Т. 258. М.: Наука. 94 с.
- Марков А.В., Соловьев А.Н. 2001. Морские ежи семейства Paleopneustidae (Echinoidea, Spatangoida): морфология, система, филогения // Тр. ПИН. Т. 280. М.: Геос. 109 с.
- Соколова М.Н. 1986. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М.: Наука. 208 с.
- Соколова М.Н., Кузнецов А.П. 1960. О характере питания и роли, которую играет трофический фактор в распространении морского ежа *Echinarachnius parma* // Зоол. журн. Т. 39. С. 1253–1256.
- Соловьев А.Н. 1971. Позднеюрские и раннемеловые дизастеридные морские ежи СССР // Тр. ПИН. Т. 131. М.: Наука. 124 с.

- Соловьев А.Н. 2000. Экогенез морских ежей // Тез. докл. XLVI сессии Палеонтологического общества. СПб. С. 89–90.
- Соловьев А.Н. 2001. Палеоценовый этап развития морских ежей // Тез. докл. XLVII сессии Палеонтологического общества. СПб. С. 92–93.
- Соловьев А.Н. 2004а. Когда появились морские ежи пурталезииды? // Палеострат-2004. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП, программа и тезисы докладов. М. С. 33.
- Соловьев А.Н., Марков А.В. 2004б. Причины и следствия экзоциклизации морских ежей // Тез. докл. L сессии Палеонтологического общества. СПб. С. 121–123.
- Соловьев А.Н., Марков А.В. 2004. Ранние этапы эволюции неправильных морских ежей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: ПИН РАН. М. С. 77–86.
- Campbell A.C., Dart J.K.G., Head S.M., Ormond R. 1973. The feeding activity of *Echinostrephus morlari* (de Blainville) in the central Red Sea // Marine Behavior Physiology. Vol. 2. P. 155–169.
- Durham J.W. 1955. Classification of Clipeasteroid Echinoids // Univ. Californ. Publ. Geol. Sci. Vol. 31. No. 4. P. 73–198.
- Durham J.W. 1966. Evolution among the Echinoidea // Biol. Rev. Vol. 41. P. 368–391.
- Gale A.S., Smith A.B. 1982. The palaeobiology of the Cretaceous irregular echinoids *Infulaster* and *Hagenowia* // Palaeontology. Vol. 25. Pt. 1. P. 11–42.
- Mac Bride E.W., Spencer W.K. 1938. Two new Echinoidea, *Aulechinus* and *Ectinechinus* and an adult plated Holothurian, *Eothuria* from the Upper Ordovician of Girvan, Scotland // Philos. Transact. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 229. P. 91–136/
- Mooi R., Telford M. 1982. The feeding mechanism of the sand dollar *Echinarachnius parma* (Lamarck) // Echinoderms: proceedings of the International Conference, Tampa Bay. A.A.Balkema – Rotterdam. P. 51–57.
- Moore R.C. (ed.) 1966. Treatise on Invertebrate Paleontology Pt U: Echinodermata 3. Lawrence, Kansas: Univ. Kansas Press & Geol. Soc. America. 695 p.
- Nichols D. 1959. Mode of life and taxonomy in irregular sea-urchins // Publ. System. Ass. London. Vol. 3. P. 61–80.
- Ridder C. de. 1982. Feeding and some aspects of the gut structure in spatangoid echinoid, *Echinocardium cordatum* (Pennant) // Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay. A.A.Balkema – Rotterdam. P. 5–9.
- Ridder C. de, Jangoux M., Van Impe E. 1984. Food selection and absorption efficiency in the spatangoid echinoid, *Echinocardium cordatum* (Echinodermata) // Proceed. 5th International Echinoderm Conference. 24–29 September. P. 245–251.
- Smith A.B. 1984. Echinoid palaeobiology. L.: George Allen & Unwin. 190 p.
- Smith A.B. (ed.) 2005. The Echinoid Directory. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/palaeontology/echinoids>
- Timko P.L. 1976. Sand dollars as suspension feeders: a new description of feeding in *Dendraster excentricus* // Biolog. Bull. Vol. 501. P. 247–259.

УДК 575.86 (564.1+564.3) :551.78

Ускоренная эволюция моллюсков Восточного Паратетиса в условиях пониженной конкуренции

**Л.А. Невесская, С.В. Попов, И.А. Гончарова, Л.Б. Ильина,
Н.П. Парамонова**

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: serg.pop@mail.ru; rasnaa@mail.ru

Рассмотрена эволюционная история семейств Cardiidae, Mastridae, Rzehakiidae, Corbulidae, Lutetiidae, Pholadidae из двустворчатых моллюсков и Trochidae, Rissoidae, Nassariidae и Potamididae из гастропод в бассейнах Паратетиса. При нарушениях гидрологического режима во внутриконтинентальных бассейнах олигоцена – неогена – антропогена, когда большая часть морского бентоса вымирала, представители этих семейств давали начало многочисленным видам, родам и даже семействам, которые занимали освободившиеся экологические ниши. Такие вспышки ускоренного видообразования были характерны для полуморских бассейнов, имевших эпизодические связи с открытыми морями (сарматского, акчагыльского), для замкнутых солоноватоводных бассейнов Паратетиса (соленовского, коцахурского, паннонского и понтического) и для плиоцен – четвертичных Эвксинского и Каспийского водоемов. В результате градуалистических, а реже и скачкообразных изменений морфологии эндемичные таксоны приобретали признаки, свидетельствующие об экологических адаптациях, не свойственных морским предкам (так называемая запредельная специализация). Формообразование в разновремененно существовавших бассейнах часто шло теми же путями, давая конвергентно сходные таксоны, что очень затрудняет их систематику и иногда приводит к полифилии. Наиболее высокие скорости видообразования наблюдались в киммерийском и понтическом солоноватоводных водоемах и полуморских сарматском и акчагыльском бассейнах.

Ключевые слова: филогенез, двустворчатые моллюски, гастроподы, олигоцен, неоген, внутриконтинентальные моря.

В эволюции двустворчатых и брюхоногих моллюсков, как и других групп морских организмов, известны случаи вспышек формо- и видообразования отдельных таксонов в условиях, когда для большей части биоты создавались неблагоприятные условия существования. Так, при нарушениях гидрологического режима подавляющая часть стенобионтов вымирала, что вело к значительному снижению конкуренции. Немногочисленная же оставшаяся часть биоты (прогрессивные эврибионты по терминологии Р.Л. Мерклина, 1966), давали начало многочисленным видам, родам и даже таксонам более высокого ранга.

Примером таких эволюционных преобразований может служить история возникновения и формирования двустворчатых и брюхоногих моллюсков, распространенных в

полуморских и солоноватоводных бассейнах Паратетиса в олигоцене и неогене. Термин «Паратетис» был предложен В. Ласкаревым (Laskarev, 1924) для внутриконтинентальных бассейнов северной окраины бывшего океана Тетис, характеризовавшихся пониженной соленостью и измененным составом солей, что было обусловлено их частичной или полной изоляцией от Мирового океана. По солености и преобладающему типу фауны режим олигоцен – неогенового Паратетиса колебался от близкого к нормально морскому до солоноватоводного, что приводило к формированию бассейнов различного типа: миксоэвгалинных, связанных с открытыми водами, с соленостью близкой к 30‰, но меньше солености открытых эвгалинных морей, миксополигалинных, имевших затрудненную связь с открытыми водами, с соленостью от 30 до 18‰, миксомезогалинных (полуморских), с соленостью 18–5‰ и солоноватоводных, для которых был характерен ионный состав солей каспийского типа (Невесская и др., 2005). Полуморские и солоноватоводные бассейны неоднократно возникали в области Паратетиса, и именно с ними связаны неоднократные эпизоды очень быстрой (взрывной) радиации и появления многочисленных гомеоморфных таксонов в ранге от видов до подсемейств в результате низкой конкуренции из-за вымирания большей части малакофауны.

История и систематический состав малакофауны Эвксино-Каспийского бассейна (Восточного Паратетиса) были детально рассмотрены в монографиях Н.И. Андрусова (см. Избранные труды, 1961, 1963, 1964), Л.Ш. Давиташвили (1933), В.П. Колесникова (1935, 1950), Б.П. Жижченко (1936), А.Г. Эберзина (1959, 1962, 1967), Л.А. Невесской с соавторами (1986, 1993, 1997, Nevevsckaja et al., 2001), И.А. Гончаровой (1989), Л.Б. Ильиной (1993) и во многих других.

Особенности формы- и видообразования в бассейнах различного типа прослежены на представителях семейств *Cardiidae*, *Rzehakiidae*, *Corbulidae*, *Mactridae*, *Lutetiidae*, *Pholadidae* из двустворчатых моллюсков и *Trochidae*, *Rissoidae*, *Nassariidae* и *Potamididae* из гастропод, дававших наиболее заметные всплески таксономического разнообразия.

Статья написана при поддержке гранта РФФИ 04-04-48703а и программы Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

История отдельных семейств двустворчатых и брюхоногих моллюсков

КЛАСС BIVALVIA

Семейство *Cardiidae* в акватории Паратетиса было широко представлено как в морских, так и в полуморских и солоноватоводных бассейнах.

В морских миксоэвгалинных бассейнах (кавказский, сакараульский, раннетарханский, раннеконкский) жили виды, относившиеся к подсемействам *Cardiinae* (*Cardium*, *Trachycardium*, *Laevicardium*, *Europicardium*), *Protocardiinae* (*Nemocardium*, *Discors*), *Fraginae* (*Fragum*, *Plagiocardium*, *Acanthocardia*, *Parvicardium*).

В полуморских миксомезогалинных водоемах (сарматский, раннемэотический, ачкагыльский) кардииды были представлены только немногими родами, либо характеризовались всплеской формообразования и господством эндемичных и специфичных родов, относившихся к одному подсемейству *Lymnocardiinae* (рис. 1). Проведенная ревизия этого подсемейства (Nevevsckaja et al., 2001) показала, что в олигоцен – неогеновом Паратетисе и в плейстоценовых Черном и Каспийском морях оно включало более 700 видов, относящихся к 68 родам, объединенным в 17 триб, часть которых рассматривалась в ранге подсемейств (Эберзин, 1967).

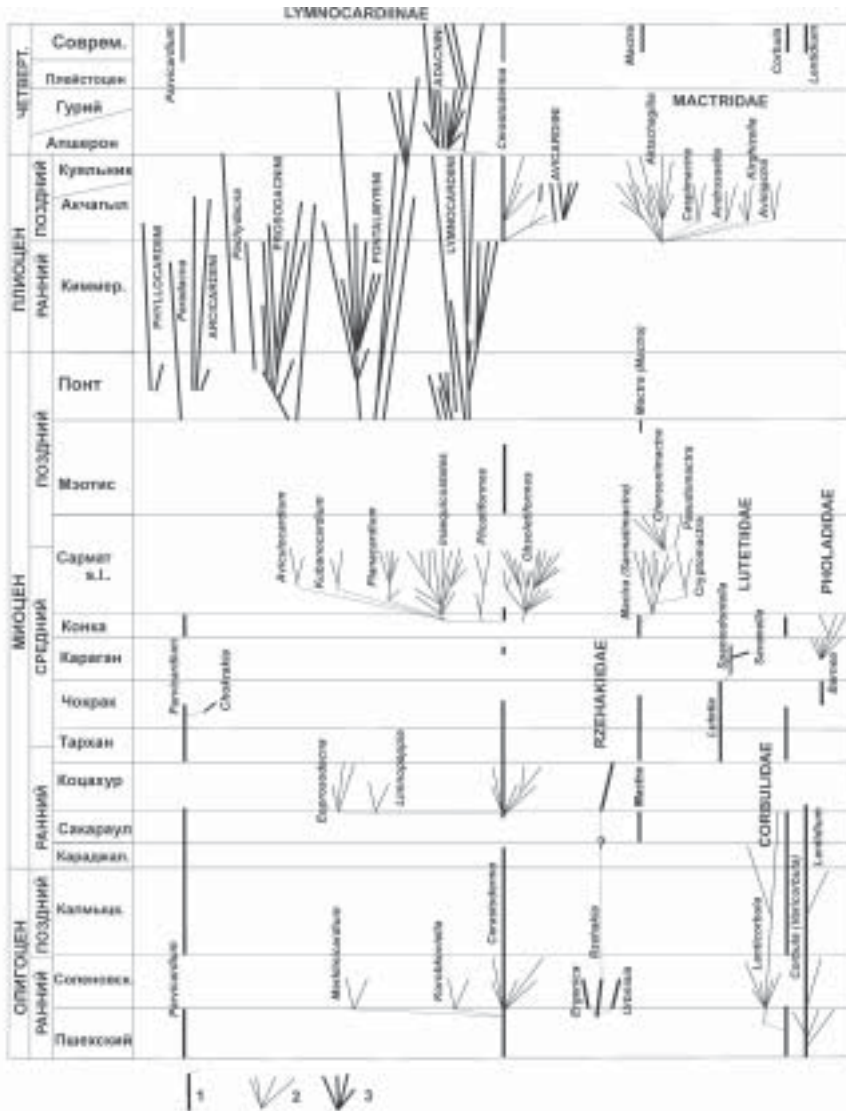


Рис. 1. Схема филогении и стратиграфического распространения основных семейств и родов двустворчатых моллюсков, дававших вспышки видообразования в бассейнах Восточного Паратетиса. Условные обозначения: 1 — исходный морской род; 2 — появление эндемичных видов; 3 — появление эндемичных родов.

Первый представитель лимнокардин — род *Cerastoderma* известен с раннего олигоцена, встречаясь локально в морском шпехском бассейне. Более широкое распространение во всем Паратетисе церастодермы получили в полуморском соленовском (поздний рюпель) бассейне, когда Паратетис впервые потерял свободное сообщение с океаном и значительно распределился. Представители рода благодаря своей эврибионтности, смогли освоить неблагоприятные для большинства морских форм опресненные условия. При этом часть из них по полному развитому замку и трехслойной раковине осталась близка к

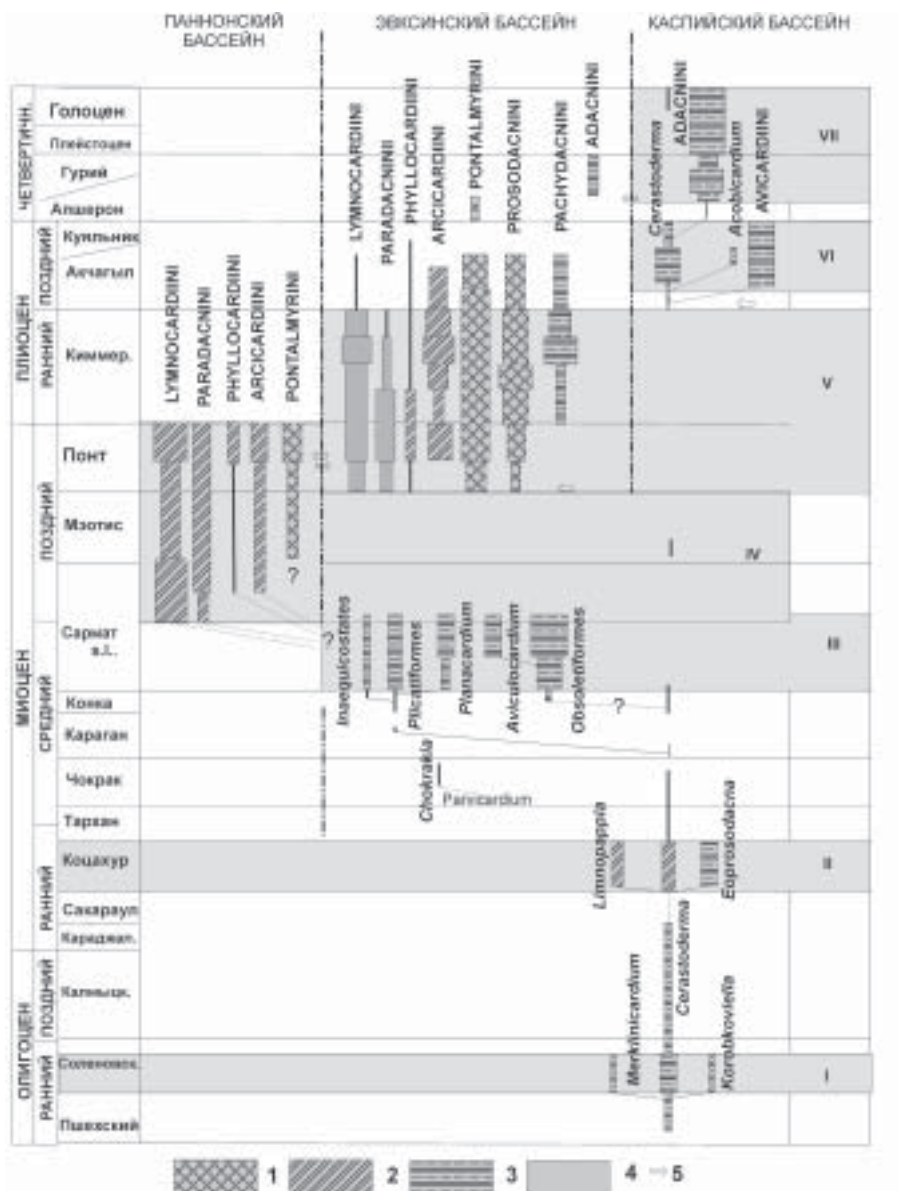


Рис. 2. Схема филогении и распространения триб кардиид подсемейства Lymnocardiinae. Условные обозначения: заливкой 1–4 показано происхождение представителей триб: 1 — в Средиземноморском (Мессинском) бассейне, 2 — в Западном Паратетисе, 3 — в Восточном Паратетисе, 4 — происхождение неизвестно, 5 — направление миграций; римскими цифрами и светлосерой заливкой обозначены основные этапы дивергенции лимнокардин в периоды замыкания Паратетиса.

морским представителям рода, а часть видов отличалась редукцией замка и наружного слоя раковины, приближаясь тем самым к типичным лимнокардинам. Два других встречаемых здесь рода (*Korobkoviella* и *Merklinocardium*), возникших от *Cerastoderma*, еще более отклонялись от морских кардиид, причем *Merklinocardium* имел характерную для

солонатоводных кардиид раковину с редкими ребрами треугольного сечения, широкими межреберными промежутками и ослабленным замком.

Менее широко лимнокардиины были распространены в середине олигоцена в Западном Паратетисе, который в солонатовое время сообщался с Восточным. В Карпатском бассейне пока известны лишь немногие виды *Cerastoderma* и *Korobkoviella* плохой сохранности. Таким образом, солонатовое время было первым этапом дивергенции лимнокардиин, значительно отклонявшихся от их морских предков (рис. 2). Эти эндемичные для Паратетиса виды и роды вымерли в результате восстановления морских связей в конце рюпеля.

В раннехаттское время Восточный Паратетис имел солоность, близкую к нормальной, с тенденцией к небольшому опреснению в краевых частях, где церастодермы (4 вида) были достаточно широко распространены. В позднехаттское (позднекальмыцкое) время один из этих видов — *Cerastoderma prigorovskii* (Bog.) — стал доминирующим по всей северной окраине Восточного Паратетиса. Однако морфология этих видов не отклонялась от характерной для морских представителей рода: они имели полно развитый замок, трехслойную раковину и скульптуру, обычную для церастодерм.

Нормально морские условия начала миоцена были неблагоприятны для лимнокардиин, лишь в окраинных частях бассейна изредка встречались 3–4 вида церастодерм (Попов и др., 1993), унаследованные от олигоцена.

Следующим (вторым) этапом широкого развития и распространения лимнокардиин был коцахурско-позднеоттнангский (вторая половина раннего миоцена), характеризовавшийся замыканием и опреснением всего Паратетиса и развитием эндемичной фауны (Попов, Воронина, 1983). В это время в Восточном Паратетисе жили как виды рода *Cerastoderma*, так и возникшие от *Cerastoderma* эндемичные роды *Limnopappia* и *Eoprosodacna* с подродом *Kozahuria* (Попов, 1983) (рис. 1, 2). Не менее широко и разнообразно лимнокардиины были представлены в Западном Паратетисе, где они известны из верхнеоттнангских отложений. Причем если солонатоводную коцахурскую фауну Грузии мы видим уже полностью сформированной, без переходных форм, то в баварском материале можно наблюдать довольно полные ряды переходных форм от типичных *Cerastoderma* к несомненным лимнокардиинам, выделенным в самостоятельные роды *Limnopagetia* и *Limnopappia* (Schlickum, 1971; Nevesskaya et al., 2001). К концу коцахурско-оттнангского времени представители этих эндемичных родов вымерли при начале новой морской трансгрессии.

В последующих морских тарханском и карпатском бассейнах жили немногочисленные представители двух видов рода *Cerastoderma*, приуроченные к наиболее опресненным участкам. В чокракском бассейне, кроме *C. bogachevi* (Koles.), в опресненном участке моря возник еще один вид — *Chokrakia brykensis* (Gontsch. et Zgh.), характеризовавшийся признаками, обычными для лимнокардиин, но возникший от вида, относящегося к роду *Parvicardium* (*P. kubanicum*) (Гончарова и др., 2002).

В первой половине карагана кардииды, в том числе и лимнокардиины, в Восточном Паратетисе отсутствовали, и лишь в середине карагана в момент кратковременного соединения с морем (варненский эпизод) сюда, вместе с другой морской фауной, проник один вид *Plicatifformes* (*P. praeplicatus*), затем вымерший.

В бадене Западного Паратетиса церастодермы были очень редки и представлены одним видом — *C. arcella*. Однако уже в позднебаденском бассейне, так же, как и в конкском, в краевых частях Паратетиса встречались немногие представители родов, типичных для сармата — *Plicatifformes* и *Obsoletiformes*. Вероятно, от первого рода также еще в конкское время берут начало представители рода *Inaequicostates*.

В сарматском полуморском бассейне, сменившем конкско-баденский бассейн, эти три рода стали господствующими. В результате затруднения связи с открытыми водами и опреснения большинство морских таксонов вымерло, а немногие пережившие виды (в том числе лимнокардиины) дали начало многочисленным видам и даже родам. Это был новый — третий — этап вспышки формо- и видообразования и широкого расселения лимнокардин (рис. 1). Кроме указанных трех родов, в сарматском бассейне возникли еще три рода: *Planocardium*, *Kubanocardium* и *Aviculocardium*: первый из них — в раннем сармате, а два последних — в среднем.

В раннем сармате из трех видов, существовавших в конкско-баденском бассейне, появилось не менее 17 новых, среди которых преобладали виды рода *Obsoletiformes* (13). Еще больше (до 40) возникло новых видов в среднем сармате (около 30 видов *Obsoletiformes*), когда соленость вод еще больше понизилась и освободилось еще больше экологических ниш. Систематически лимнокардиины наиболее разнообразны были в Эвксино-Каспийском водоеме (где соленость вод была наименьшей), а наименее — в Паннонском (соленость вод была наибольшей), где очень бедно были представлены *Obsoletiformes* и отсутствовали *Aviculocardium* и *Kubanocardium*. Таким образом, от трех видов лимнокардин в раннем – среднем сармате появилось 57 новых видов и три рода (рис. 1).

Следует отметить, что в раннесарматское время и в первой половине среднего сармата Паратетис был единым бассейном, состоявшим из сообщавшихся между собою (с запада на восток) Паннонского, Дакийского и Эвксино-Каспийского водоемов. Во второй же половине среднего сармата он разделился на Западный (Паннонский) и Восточный (Дакийский и Эвксино-Каспийский), история которых стала различной, в связи с чем и развитие лимнокардин пошло разными путями.

В Восточном Паратетисе до конца среднего сармата обитали те же роды, что и в первой половине этого интервала; в начале же позднего сармата все они вымерли в связи со значительным понижением солености.

В последующем раннеэотическом полуморском бассейне из кардиид был распространен только один эндемичный подвид рода *Cerastoderma* — *C. arcella mithridatis*. В позднеэотическом солоноватоводном бассейне встречался лишь малочисленный, локально распространенный вид *Cerastoderma galidzgensis*.

В Западном Паратетисе в связи с отчленением от Восточного Паратетиса в середине сарматского (s.l.) времени возник солоноватоводный Паннонский водоем каспийского типа, где из двустворок жили лишь дрейссениды и лимнокардиины. По-видимому, от сарматских лимнокардин в раннем панноне произошел ряд новых родов: *Lymnocardium*, *Paradacna*, *Pseudocatillus* и, может быть, *Parvidacna*. Это было началом следующего — четвертого — этапа вспышки видообразования лимнокардин (рис. 2). Господствовали в раннепаннонском водоеме виды рода *Lymnocardium*; остальные роды были представлены единичными видами. В позднепаннонское время родовой состав лимнокардин пополнился рядом новых родов. Как правило, все эти роды были представлены 1–3 видами, а интенсивное видообразование продолжалось только у *Lymnocardium*, в который входили, судя по литературе, около 40 видов. (Pannonien, 1985; Muller, Magyar, 1992; Muller et al., 1999).

В мессине, вероятно, в северных опресненных участках Средиземного моря сформировался ряд таксонов лимнокардин, среди которых были представители родов *Euxinocardium*, *Pontalmyra*, *Pseudocatillus*, *Eupatorina* и *Prosodacnomya* (Эберзин, 1949; Andreescu, 1977; Стеванович, Невесская, 1987; Попов, Невесская, 2000; Neveeskaja et al., 2001).

В последующий интервал времени — позднепаннонско-понтический — весь Паратетис стал солоноватоводным водоемом, хотя прямого сообщения между западной его

частью (Паннонским бассейном) и восточной (Дакийско-Эвксинско-Каспийским бассейном) в раннем понте еще не было, и родовой состав лимнокардиин этих двух водоемов значительно отличался. В Западном Паратетисе продолжали жить представители тех же родов, что и ранее, и господство продолжал сохранять род *Lymnocardium*.

В Восточный Паратетис с раннепонтической трансгрессией пришли те формы, которые, возникли в северных опресненных участках мессинского Средиземного моря. В раннепонтическое время в Восточном Паратетисе появились лишь немногие новые эндемичные виды, а интенсивное образование новых видов и родов началось с начала позднего понта.

Широкое сообщество Западного и Восточного Паратетиса началось только в конце паннона – начале позднего понта (портаферское время) через Дакийский водоем, в раннем понте связанный лишь с Эвксино-Каспийским бассейном. На этом этапе наблюдалось проникновение лимнокардиин как с запада на восток, так и в обратном направлении. Одновременно произошла вспышка формообразования на уровне родов и подродов, главным образом в Восточном Паратетисе, где возникли семь родов (пятый этап дивергенции лимнокардиин; рис. 2). В Западном Паратетисе возникли лишь один-два новых рода. Интенсивное видообразование отмечалось у *Lymnocardium* (около 30 видов) и *Vudmania* (7 видов).

В конце паннона Западный Паратетис постепенно сокращался и затем прекратил свое существование как солоноватоводный водоем, превратившись в серию пресных озер. В области же Восточного Паратетиса солоноватоводные условия сохранялись, и продолжался процесс унаследованной эволюции лимнокардиин. Каспийский бассейн в это время отделился от Дакийско-Эвксинского, сохраняя какое-то время солоноватоводный характер. В нем интенсивное видообразование претерпел только род *Pontalmyra*, а остальные роды были представлены единичными видами.

Родовой состав Эвксинского и Дакийского водоемов во второй половине позднего понта был сходен и в основном унаследован от предыдущего портаферского водоема. В Дакийском бассейне вновь возникли лишь три рода. В Эвксинском бассейне появился только один новый род. Этот (босфорский) интервал развития лимнокардиин явился продолжением пятого этапа «вспышки формообразования», но менее выраженной.

В плиоцене развитие лимнокардиин шло по тому же сценарию, что и в позднем миоцене, а именно в пределах тех же самых триб. В начале плиоцена (киммерийско-дакийское время) Дакийский и Эвксинский бассейны начали обособляться, и состав лимнокардиин в них стал значительно отличаться как за счет разновременного вымиравших форм, так и вновь появлявшихся. Формообразование в Эвксинском бассейне было более интенсивным, чем в Дакийском. Здесь появились в киммерии восемь родов, тогда как в Дакийском водоеме только три.

В среднем – позднем плиоцене (акчагыле – куяльнике) солоноватоводный характер сохранил лишь Эвксинский водоем: Дакийский стал пресным, а Каспийский, напротив, стал полуморским и заселился новой фауной. В Эвксинском куяльничком водоеме, сменившем киммерийский, жили представители 18 родов и подродов, которые все перешли из киммерийского водоема. Большинство таксонов вымерло в течение куяльника, и в последующий эоплейстоценовый гурийский водоем перешли всего два рода, и два рода возникли вновь. В раннем плейстоцене (чауда) в Черноморском бассейне продолжали жить представители трех родов из трибы *Pontalmyrini*, закончившие здесь свое существование. На этом закончился пятый этап развития лимнокардиин, начавшийся в конце позднего миоцена – в начале понта.

Дальнейшая история лимнокардиин связана уже не с Эвксинским, а с Каспийским бассейном. После глубокой балаханской регрессии, когда бассейн опреснился и

лимнокардиины в нем полностью отсутствовали, возник акчагыльский полуморской бассейн. С раннеакчагыльской трансгрессией, вероятно, из области Средиземноморья пришел один вид рода *Cerastoderma* - *C. dombra*, который послужил предком для многочисленных видов, часть которых отличалась на родовом уровне. Этот раннеакчагыльский вид дал начало 36 новым видам, пяти новым родам и двум новым трибам, так что на середину акчагыльского века падает шестой этап формообразования лимнокардиин (рис. 2).

В конце акчагыла вновь широко распространился по всему бассейну лишь *C. dombra*, обычно отличавшийся мелкими размерами. Немногие другие виды, перешедшие в позднеакчагыльский бассейн, встречались там редко и носили следы угнетенности, что было связано, по-видимому, с пониженной соленостью вод. К концу акчагыла вымерли все акчагыльские виды.

Начало последующего апшеронского времени (эоплейстоцен) отмечалось сильным опреснением водоема, в котором лимнокардиины были редки и представлены мелкими формами неясной родовой принадлежности, так что происхождение разнообразных и многочисленных лимнокардиин второй половины апшеронского времени непосредственно на материале проследить не удастся. С середины апшерона началась седьмая вспышка формо- и видообразования, когда появились и широко распространились представители самой молодой трибы лимнокардиин — *Adacnini* (11 родов и 36 видов). К концу апшеронского времени все эти виды и большинство родов вымерли.

В неоплейстоцене и доньяне из лимнокардиин продолжали существовать представители трибы *Adacnini* и рода *Cerastoderma*. В составе первой, кроме возникших в эоплейстоцене *Hupanis* и *Monodacna*, появились еще два рода — *Didacna* и *Adacna*. Следует отметить, что в течение неоплейстоцена в морях Черноморско-Каспийской области произошла вспышка видообразования в пределах рода *Didacna* (более 70 видов за 900 тыс. лет — Невесская, в печати).

Переходя к экологии кардиид, следует подчеркнуть, что представители этого семейства были наиболее процветающей группой моллюсков как в морских, так и в полуморских, эпизодически сообщавшихся с открытыми водами, и солоноватоводных водоемах. Виды кардиид, встречавшиеся в морских бассейнах с соленостью, близкой к нормальной (миксоэвгалинных), обладали стабильными морфологическими и экологическими характеристиками, причем каждый род был представлен в том или другом бассейне одним или немногими видами.

Другая картина наблюдалась для таксонов, относившихся к подсемейству лимнокардиин, представители которого были наиболее эврибионтными среди кардиид, занимали различные экологические ниши и соответственно этому вырабатывали различные приспособления, отражавшиеся на морфологии раковины. Представители исходного рода *Cerastoderma* были неглубоко зарывавшимися и способными передвигаться на грунте, снабженными короткими сифонами, с хорошо развитым замочным аппаратом и трехслойной раковинной, орнаментированной тесно расположенными округлыми или уплощенными радиальными ребрами, с бугорчатой скульптурой или чешуйками. В периоды взрывной эволюции появлялись роды, сильно уклонявшиеся от предковых форм, причем подавляющее большинство родов были эндемичными и нередко специфичными (т.е. встречались только в течение данного отрезка времени). При этом среди лимнокардиин, появлявшихся в разные периоды времени, можно наметить ряд параллельных экологических и сходных морфологических групп, возникших в результате адаптации к сходным освободившимся нишам. Реже сходные формы образовывались от парвикардиумных предков. Формообразование в разные отрезки времени происходило независимо, таких вспышек формообразования в олигоцене – плейстоцене было не менее семи.

Остается непонятным отсутствие лимнокардиин в полуморском караганском водоеме с крайне обедненной фауной. Даже инвазия *Plicatifformes praeplacatus* в середине карагана (варненский эпизод) не привела к заселению бассейна кардидами.

Большинство церастодерм, а также представители родов *Plicatifformes*, *Obsoletiformes*, *Raricardium*, *Pseudocatillus*, *Monodacna* и др., относились, как и почти все представители морских подсемейств кардиид, к эндобионтным зарывавшимся сестонофагам, обладавшим хорошо развитыми сифонами. Одни из них зарывались неглубоко (*Paradacna*, некоторые *Pontalmyra* и др.), другие наоборот довольно глубоко (*Prosodacnomya*, *Adacna*, некоторые *Pseudocatillus*, *Planacardium*), что вызывало изменения формы и морфологии тела моллюска и его раковины, в частности развитие длинных сифонов и синуса мантийной линии.

Однако отдельные виды и роды лимнокардиин приобрели новые этологические особенности и перешли к эпибионтному образу жизни. К эпибионтным сестонофагам относились лимнокардиины, лежавшие на грунте вниз макушкой, сильно сдвинутой вперед, обладавшие раковиной с утолщенной передней частью и сильно развитыми передними латеральными зубами или с ослабленным замком — *Eoprosodacna* (поздний оттанг — коцахур), *Eupatorina* (ранний понт), *Prosodacna* и *Prionopleura* (поздний понт — киммерий), *Apscheronia* (апшерон) и др. Другие эпибионтные формы лежали на одной из створок — *Oraphocardium* (понт, киммерий).

Крыловидные формы с тонкостенной раковиной могли, вероятно, «плавать» на жидком илистом грунте, возможно, на довольно больших глубинах — *Andrusovicardium* и *Avicardium* (акчагыл). Также к илистым грунтам были приурочены виды *Inaequicostates* (сармат) с тонкостенной раковиной, поверхность которой несла длинные и тонкие трубчатые когтеобразные шипы, позволявшие держаться на поверхности жидкого ила.

К эпибионтным формам принадлежали виды сарматских родов *Kubanocardium* и *Aviculocardium*, которые, вероятно, как и современные *Parvicardium*, прикреплялись биссусом к водорослям и ветвистым колониям мшанок в области развития биогермных построек. Вне этих построек на песчано-илистых грунтах, они, наверное, сохраняли способность зарываться в грунт или жить на его поверхности.

Семейство Mactridae. Представители семейства присутствовали почти во всех морских миксогалинных бассейнах Паратетиса. Для миксоэвгалинных морей были характерны виды родов *Lutraria*, *Eastonia* и *Mactra* (*Eomactra*). Каждый род состоял из одного-двух аллохтонных видов, пришедших из миоценового Средиземного моря, и только один вид подрода *Eomactra* — *M. (E.) bajarunasi* — был эндемичным для тарханского и раннечокракского бассейнов и характеризовался большими размерами, чем предковый вид. В полуморских миксомезогалинных морях мактриды были представлены эндемичными родами и подродами, состоявшими из ряда видов.

Отмечались два этапа интенсивного формообразования мактрид: сарматский и акчагылский. Предковым для сарматских мактрид был эндемичный для Паратетиса подвид — *Mactra (Eomactra) basteroti konkensis* Sok., который был массовым в предыдущем позднеконкском бассейне. Этот подвид дал начало раннесарматскому эндемичному подроду *Sarmatimactra*, который включал семь видов. От подрода *Sarmatimactra* произошел род *Cryptomactra* (2 вида), а в конце сарматского времени возникли подрод *Chersonimactra* и род *Pseudomactra*. Первый из них состоял из пяти видов, а второй содержал только один вид. Всего в сарматском бассейне за время его существования возникли четыре рода и подрода и 15 видов. Все они вымерли в конце сарматского времени, не дав потомков.

В раннемэотическом полуморском бассейне мактриды не существовали, но в поздне-мэотическое время в акваторию солоноватоводного Черноморского водоема вошли представители полигалинного типового подрода *Mactra* — *M. (M.) superstes* David., встречавшиеся локально и быстро исчезнувшие.

Следующим этапом широкого расселения мактрид в Паратетисе было акчагыльское время. Акчагыльские мактриды произошли от вида *Aktschagylya subcaspia* (Andrus.), происхождение которого остается неизвестным. Судя по особенностям строения замка (сросшиеся пластинки кардинального зуба, «крючковидность» верхней части латерального зуба в левой створке и некоторая ослабленность верхних латеральных зубов правой створки), этот вид сформировался в водах с сильно пониженной соленостью. Акчагыльские мактриды принадлежали к пяти эндемичным родам — *Aktschagylya*, *Andrussella*, *Kirghizella*, *Caspimacra* и *Avimacra* — и были представлены 20 видами.

В солоноватоводных бассейнах мактриды обычно отсутствовали. Исключение составляли мэотический вид *M. (M.) superstes*, о котором уже говорилось, и *M. (Eomacra) fougeresi* Gill. et Geiss., существовавшая в солоноватоводном Эгейском заливе Мессинского моря.

Мактриды, обитавшие в морях с солёностью, близкой к нормальной [*Lutraria*, *Eastonia*, *Mactra* s. str., *Mactra (Eomacra)*], относились к эндобионтным, неглубоко зарывавшимся сестонофагам, обладавшим двумя сифонами. Все они были достаточно мелководными формами. Такой же образ жизни был характерен для большинства сарматских и акчагыльских мактрид, но некоторые из них приобрели другие этологические особенности. Так, виды рода *Cryptomacra* освоили относительно глубоководные обстановки с илистыми грунтами и, возможно, перешли к эпибионтному образу жизни на поверхности грунта, опираясь на утолщенную ниже-переднюю часть раковины («реклайнеры»). Жившие также на мягких илистых грунтах акчагыльские уплощенные *Avimacra* приобрели крыловидную форму и, скорее всего, жили на поверхности грунта (стратегия «лыж»). Некоторые акчагыльские мактриды (*Kirghizella*), вероятно, обладали биссусом и прикреплялись к водорослям или другим предметам (Невесская и др., 1986). Глубина зарывания для разных видов, по-видимому, отличалась, что определяло различную форму моллюска и его раковины: более удлиненные и уплощенные виды зарывались глубже (Белокрыс, 1963). Резко килеватые формы — сарматские *Mactra (Sarmatimacra) fabreana*, акчагыльские *Andrussella acutecarinata*, возможно, вели семиинфаунный образ жизни.

Проследивая историю мактрид в неогеновом Паратетисе, можно видеть, что в морях с соленостью, близкой к нормальной, существовали роды (не более трех), каждый из которых был представлен одним видом. В полуморских водоемах это семейство два раза испытало вспышки формо- и видообразования: в сарматском и в акчагыльском бассейнах. В полуморских бассейнах, в условиях пониженной конкуренции, мактриды занимали несвойственные их морским представителям ниши и приобретали новые морфологические признаки.

Семейство Corbulidae играло значительную роль в палеогеновых сообществах двустворчатых моллюсков, в частности в олигоценых бассейнах Паратетиса, где оно было представлено тремя подсемействами — Corbulinae (два подрода рода *Corbula*: *Caryocorbula* и *Varicorbula*), Caestocorbulinae и Lentidiinae, широко распространенными как в морских (миксоэвгалинных и миксополигалинных), так и в солоноватоводных бассейнах. Наиболее разнообразными и многочисленными в олигоцене Восточного Паратетиса были эвригалинные представители подсемейства Corbulinae — *Corbula (Varicorbula)* (2 вида) и *Lenticorbula* и подсемейства Lentidiinae (род *Lentidium*).

Род *Lenticorbula* возник скорее всего от очень вариабельного подвида *Corbula* (*Varicorbula*) *gibba subpisum* Orb. через вид *Corbula* (?*Lenticorbula*) *slussarevi* Merklin, морфологически близкий к этим морским корбулидам и известный из солоноватоводных прибрежных фаций нижнего олигоцена (чиликтинская свита Северного Приаралья, Мерклин, 1974; Попов и др., 1985). Род *Lenticorbula* испытал наиболее значительное видообразование в соленовском бассейне: здесь появились пять видов из шести, возникших в олигоцене, из которых два вида обитали и в Западном Паратетисе. Характерным признаком этого рода является щель под макушкой правой створки, что предполагает соединение внутренней и внешней связок. Почти все виды лентикорбул вымерли к концу соленовского времени, и лишь *L. sokolovi* перешла в позднеолигоценовые и раннемиоценовые морские бассейны. Позже — в позднем олигоцене — возник еще один вид лентикорбул — *L. helmersenii*. Эти два вида, обитавшие в окраинных частях позднеолигоценовых и раннемиоценовых морских бассейнов Паратетиса, иногда занимали преобладающее положение в биоценозах и даже создавали моновидовые сообщества. Таким образом, представители этого вымершего рода, хотя и предпочитали условия солоноватоводных бассейнов и опресненных лагун, иногда отмечались и в морских бассейнах, обитали в основном в бореальных морях на ракушечных и песчаных грунтах, преимущественно на крупнозернистых песках мелководий.

Род *Lentidium* (семейство *Lentidiinae*) был также наиболее разнообразен в олигоцене Восточного Паратетиса (Мерклин, 1974; Попов и др., 1993). Из восьми присутствовавших здесь видов пять эндемичны для Восточного Паратетиса, причем четыре возникли в морских бассейнах (3 — в раннеолигоценовых, 1 — в позднеолигоценовом), и лишь происхождение одного вида связано с солоноватоводным соленовским бассейном. Они были эвритермны: присутствовали как в бореальных, так и субтропических бассейнах. Обитали на мелководьях, на песчаных, ракушечных, песчано-илистых, реже — на илисто-песчаных грунтах. Диапазон солёности, характерный для всех олигоценовых видов, кроме соленовского, допускал их обитание как в морских, так и миксомезогалинных и солоноватоводных водоемах.

В неогеновых бассейнах Паратетиса разнообразие корбулид уменьшилось до двух подсемейств: *Corbulinae* и *Lentidiinae* (Невеская и др., 1986). Подсемейство *Corbulinae* представлено здесь одним родом *Corbula*, причем в Восточном Паратетисе единственным его подродом *Varicorbula* (два вида), а в Западном присутствовали также *Corbula* (*Anisocorbula*) и *C. (Caryocorbula)*. В неогене Восточного Паратетиса наиболее часто встречающимся среди корбулид является известный с миоцена и живущий до сих пор в Средиземноморье и Атлантике подвид *Corbula (Varicorbula) gibba gibba* (Oliv). Этот вариабельный подвид присутствовал лишь в морских миксоэвгалинных и миксополигалинных миоценовых бассейнах: позднекавказском, сакараульском, тарханском, раннечокракском и конкском, часто являясь характерным и доминировавшим в сообществах нижней сублиторали. В Западном Паратетисе *C. (V.) gibba gibba* также была распространена в морских бассейнах от эгера до бадена (Стуроку, 2002).

Лентидиумы в Восточном Паратетисе, помимо доживавших в морских бассейнах раннего миоцена трех олигоценовых видов, представлены двумя видами в сакараульском бассейне и на раннем, еще морском этапе коцахурского бассейна. Как и корбулины, лентидиумы присутствовали в миоцене Паратетиса лишь на морских этапах и вспышек видообразования не давали. В полуморских (миксомезогалинных) бассейнах Черноморской области корбулиды были отмечены после долгого отсутствия лишь в неоплейстоцене и голоцене (*Corbula gibba* и *Lentidium mediterraneum*; Невеская, 1963).

Удивительно отсутствие корбулид в среднем миоцене в водоемах, обладавших пониженной солёностью, полуморских (миксомезогалинных), а также в солоноватоводном

коцахурском и синхронном ему позднеоттангском. Подобное распространение корбулид в миоцене тем более непонятно, что современные представители этого семейства способны переживать неблагоприятные морские условия и даже процветать в бассейнах с отклоняющейся соленостью, где эти моллюски часто являются доминантными и даже создают моновидовые сообщества (Sato, Azuma, 2002). Некоторые их представители могут выносить и недостаток кислорода. Возможно, на отсутствие корбулид в неогеновых бассейнах Паратетиса с пониженной соленостью влияли не абиотические, а биотические факторы.

Приспособлению корбулид к условиям нестабильной солености и недостатку кислорода в придонном слое воды, очевидно, способствует особое строение микроструктуры раковины. Внутри наружного, перекрещенно-пластинчатого слоя раковины корбулид располагается один или два конхиолиновых слоя, являющихся эффективным барьером против химического сверления хищных гастропод, а также растворения морской водой, бедной CaCO_3 (Harper, 1994). К тому же эластичность этого слоя обеспечивает очень плотное герметическое смыкание створок и изоляцию моллюска от неблагоприятной среды.

Современные представители семейства (Jonge, 1946; Справочник..., 1966) — эндобионтные сестонофаги, прикрепляющиеся единственной бисуссной нитью к более крупным частичкам в грунте, обладают короткими сифонами и обычно зарываются медленно и неглубоко. Так, у *C. (V.) gibba* задняя часть раковины находится чуть выше поверхности осадка. Обитают на грунтах различного типа, но предпочитают илистые пески или тонкозернистые пески с примесью гравия или раковинного детрита, годные для прикрепления. На илистом субстрате моллюски могут «плавать», покоясь на большей правой створке. Большинство современных видов предпочитает мелководные участки моря от приливно-отливной зоны до 50–150 м. На больших глубинах известны немногие представители семейства Corbulinae.

Семейство Rzehakiidae. Вымершее и эндемичное для Паратетиса семейство Rzehakiidae было представлено тремя родами: *Rzehakia* (= *Oncophora* Rzehak), *Urbnisia* и *Ergenica* в раннем олигоцене и лишь типовым родом в конце раннего миоцена. Все три рода ржегакиид обитали в раннеолигоценном Восточном Паратетисе в соленовское время. В Карпатском бассейне этого времени отмечены лишь два последних рода: в Трансильвании в аналогах соленовского горизонта — *Ergenica* sp. и *Urbnisia lata* Gontsch. (определения С.В. Попова по коллекции А.Русу: Попов и др., 1985), в Венгерском палеогеновом бассейне (в верхах глин Тард) — немногочисленные представители рода *Urbnisia* (Baldi, 1980; Popov et al., 2002).

Монотипические роды *Ergenica* и *Urbnisia* были широко распространены в солоноватоводном бассейне первой половины соленовского времени на песчаных и песчано-илистых грунтах. *Ergenica cimlanica* (G. Popov) обитала преимущественно на мелководьях северного шельфа (Устюрт, Ергени), а *Urbnisia* была массовой на илистых грунтах в Закавказье и очень редко встречается на Устюрте (Гончарова, 1981).

Род *Rzehakia* в соленовское время также был представлен единственным видом — *R. usturtensis* S. Popov, широко распространенным на Северном Устюрте и Северо-Западном Приаралье и редким в Грузии, обитавшим в основном на песчаных грунтах мелководья (Попов и др., 1985).

В течение последующих ~15 млн. лет, до второй половины раннего миоцена, ржегакии не известны. Представители этого рода вновь появляются в солоноватоводных коцахурском и позднеоттангском бассейнах Паратетиса, причем они более разнообразны в Западном Паратетисе. *Rzehakia dubiosa* (Hoernes) по последним данным (Schulz, 2005)

известна из позднеоттнангских Моравского и Южнословацкого бассейнов и из карпата и нижнего бадена Венского бассейна. *Rzehakia socialis* (Rzehak) О. Шульдц рассматривает в качестве самостоятельного вида, широко распространенного в оттнангских бассейнах Западного Паратетиса. Два других позднеоттнангских вида менее распространены: *R. guembeli* (Gumbel) характеризует бассейн Нижней Баварии, а *R. partschi* (Mayer) — бассейн Верхней Баварии и Швейцарии (Ottngangien, 1973; Schulz, 2005). *R. dubiosa* присутствует в массовом количестве во всем коцахурском бассейне Восточного Паратетиса (Квалиашвили, 1962; Попов и др., 1993). Характеристика бассейнов, в которых появились ржегакии, а также состав сопутствующей фауны, определяют их в этих бассейнах как типично солоноватоводные формы. Однако в последующих морских карпатском, баденском и тарханском бассейнах Паратетиса *R. dubiosa* встречается в комплексах с относительно полигалинной морской фауной (в томаковских, кувинских и горийских слоях тарханского региояруса — Гончарова, 1981; в комплексе морских моллюсков типового для карпатского региояруса разреза Слуп в Моравии — Mandić, 2003, в морских грундских слоях нижнего бадена Нижней Австрии — Styroky, 1968). Последнее появление *R. dubiosa* отмечено в грундских слоях Австрии (Styroky, 2002; Harzhauser et al., 2003) и в верхнем тархане Восточного Паратетиса (Гончарова, 1989; Гончарова и др., 2001). Помимо лагун и эстуариев, она вошла в нормально-морские мелководные и даже глубоководные сообщества раннетарханского бассейна (Мерклин, 1958). Такое распространение указывает на большую эврибионтность этого рода. Род был также эвритермным, обитая в бореальных олигоценых и тепловодных бассейнах конца раннего — начала среднего миоцена. На основании приведенных данных род *Rzehakia*, как и его вероятного предка *Siliqua*, следует считать морским эвригалинным (Гончарова, 1989). Ржегакии, как и другие представители семейства, обитали на песчаных и песчано-илистых грунтах.

Исходя из морфологии раковины, *Rzehakia* (*R. usturtensis*) и, возможно, *Urbnsia lata* произошли скорее всего от силикв через переходную форму *R.? bultunensis* (Мерклин, 1974). Такое же происхождение могла иметь *E. cimlanica*, сохранившая больше предковых черт соленид, которая, по-видимому, произошла от силикв независимо. Широкое распространение в Восточном Паратетисе всех трех родов ржегакиид в раннем олигоцене, а также присутствие здесь формы, переходной от силикв к ржегакиидам, позволяет сделать вывод об их происхождении именно в этом бассейне. Олигоценые виды ржегакиид характеризовались незначительной популяционной изменчивостью, тогда как для массового раннемиоценового вида *Rzehakia dubiosa* характерна очень большая популяционная изменчивость (Ottngangien, 1973; Квалиашвили, 1962).

Трудно однозначно решить, является ли второе появление рода *Rzehakia* в раннем миоцене результатом повторного его происхождения от того же рода *Siliqua* (по аналогии с полифилетическим происхождением лимнокардиин), или же ржегакии пережили длительный временной интервал в опресненных участках морских бассейнов Паратетиса. Свидетельством в пользу повторного происхождения ржегакиид в раннем миоцене, возможно, является находка «ржегакиеобразной» силиквы в низах рицевской свиты (коцахур) в скважинах в районе Манычей (село Приютненское, Северная Калмыкия). С ржегакиями ее объединяет более короткая, чем у силикв, форма раковины, форма валика, более развитый задний зуб левой створки, хотя в остальном она близка к силиквам.

Морфологические признаки ржегакиид — гладкая раковина, сдвинутая вперед макушка, небольшой мантийный синус, свидетельствующий о наличии сифонов, укрепление передней части раковины внутренним валиком перед глубоким передним мускульным отпечатком и приуроченность к мягким грунтам позволяют реконструировать

образ жизни ржегакиид, как подвижных эндобионтных сестонофагов, неглубоко зарывавшихся в грунт. Это подтверждается также находками раковин ржегакиид в прижизненном положении (вертикально, с сомкнутыми створками — Стуроку, 1972).

Семейства Lutetiidae и Pholadidae. Интересно дать сравнительную характеристику представителей этих семейств, которые оказывались единственными или почти единственными в полуморском караганском бассейне, имевшем весьма специфические гидробиологические условия, при которых подавляющее большинство моллюсков существовать не могло. В раннекараганском водоеме двустворчатые моллюски были представлены почти исключительно подродом *Lutetia* (*Spaniodontella*) семейства Lutetiidae, а в позднекараганском господствовали *Barnea* (семейство Pholadidae), наряду с которыми жили лишь редкие спаниодонтеллы и *Ervilia* (семейство Mesodesmatidae).

В начале карагана от эндемичного тархан-чокракского подрода *Lutetia* (*Davidaschvilia*), в частности от сильно изменчивого в позднем чокраке вида *L. (D.) intermedia* (Bajar.), произошел подрод *Spaniodontella*, также представленный одним крайне изменчивым видом — *L. (S.) gentilis* (Eichw.). В начале позднего карагана от *Lutetia* (*Spaniodontella*) возник род *Savanella*, также состоявший из одного вида — *S. andrusovi* (Toula). Оба таксона оставались эндемичными и отличались от предковых форм: первый строением замка и большими размерами, а второй — формой и скульптурой раковины. Экологическая характеристика этих форм не претерпела явных отличий от других лютеций: они, вероятнее всего, оставались эпibiонтными формами, лишенными сифонов.

Позднекараганские (картвельские) фолადиды все принадлежали к роду *Barnea*, который испытал вспышку видообразования и состоял из шести эндемичных видов, четыре из которых были специфичными только для этого бассейна, а два перешли в следующий конкский. В современных и большинстве древних морей фоладиды относятся к сверлильщикам. Картвельские же *Barnea*, кроме обычной для них экологической ниши — сверлильщикова в умеренно плотных породах, перешли к жизни на поверхности песчаных и илисто-песчаных грунтов или неглубоко в них зарываясь (Мерклин, 1953), заняв свободные ниши в отсутствии других эпифаунных и инфаунных двустворок, кроме *Ervilia*. В последующих морских бассейнах *Barnea* были представлены немногими видами, которые вели обычный образ жизни — всверливались в плотные глинистые породы.

КЛАСС GASTROPODA.

Семейство Trochidae. Представители этого семейства обычно присутствовали во всех морских миксогалинных бассейнах Паратетиса, будучи представленными родами *Diloma*, *Clanculus*, *Monodonta*, *Calliostoma*, *Jujubinus*, *Gibbula* и др. В миксоэвгалинных морях (сакараульский, раннетарханский бассейны) встречались *Diloma* и *Clanculus*, а в более или менее распресненных бассейнах представители этих родов отсутствовали и большее развитие получали представители рода *Gibbula* (*Calliculus*), реже появлялись немногие виды родов *Calliostoma* и *Jujubinus*. В раннечокракском водоеме были распространены, иногда в массовых количествах, шесть эндемичных видов *Gibbula* (*Calliculus*), берущих начало от тарханских или баденских гиббулид группы *G. affinis* – *G. boertgeri* (= *G. pseudoangulata* Boettg.). Попав в условия несколько пониженной солености при отсутствии конкурентов, они дали вспышку видообразования (рис. 3).

В позднечокракском и караганском морях трохиды не жили. Они вновь вселились в Восточный Паратетис в раннеконкское время, когда в бассейне появились аллохтонные виды рода *Diloma* (1 вид) и номинативного подрода рода *Gibbula* (1 вид), а также два

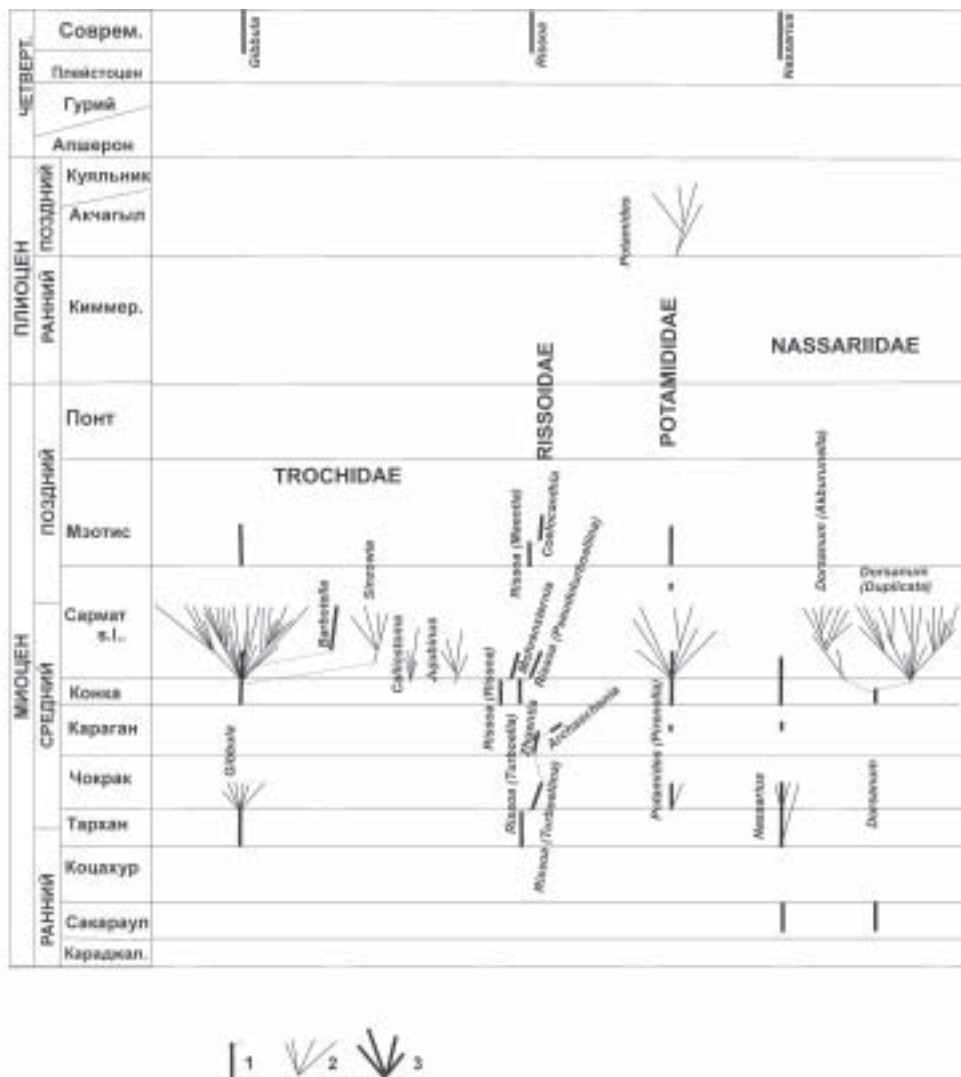


Рис. 3. Схема филогении и стратиграфического распространения основных семейств и родов гастропод, дававших вспышки видообразования в неогеновых бассейнах Восточного Паратетиса.

Условные обозначения: 1 — исходный морской род, 2 — появление эндемичных видов, 3 — появление эндемичных родов и подродов.

вида *Gibbula (Calliculus)*. С опреснением моря в конце века и в распресненных участках раннеконкского водоема возник единственный эндемик — *G.(Calliculus) sima* (Zhizh.), перешедший затем в раннесарматский водоем.

В раннесарматском море расселяются и дают вспышку видообразования представители рода *Gibbula*. В.П. Колесников (1935), относивший их к роду *Trochus*, описал около 60 сарматских видов. В действительности их, по неопубликованным данным М.Е. Сладковской (Ильина, 1998), вдвое меньше. Слабее дивергировали *Calliostoma* и *Jujubinus* (по 4 вида). К середине века, в связи с дальнейшим опреснением моря, вымерли почти все виды более соленолобивого рода *Calliostoma*, многие виды *Jujubinus* и единичные

виды *Gibbula (Calliculus)*. В то же время в среднесарматском бассейне появились новые виды гиббул, и число эндемичных видов достигло примерно трех десятков. Кроме новых видов возник род *Sinzowia* с двумя под родами — номинативным (3 вида) и *Kishinewia* (2 вида) и род *Barbotella* (2 вида). В позднем сармате трохида не жили.

Представители рода *Gibbula* вновь появились в раннем эоэтисе, будучи представленными эндемичным видом *G. maeotica* (Andrus.), происхождение которого не выяснено. В солонатоводных бассейнах трохида отсутствовали.

Современные трохида, а именно *Gibbula*, живут на твердых каменистых и песчаных, реже илистых грунтах. Питаются водорослевым детритом и мелкими водорослями. Связаны с зоной распространения водорослей верхней сублиторали. Стенооксибионтны. Выдерживают понижения солености до ~ 10‰.

Семейство Rissoidae. Представители этого семейства были распространены почти во всех морях миоценового Паратетиса. В бассейнах с соленостью, близкой к нормальной, жили виды родов *Rissoa*, *Cingula*, *Manzonina*, *Alvania* и др.

Для миксогалинных водоемов (чокракского, караганского, позднеконкского, сарматского, раннеэоэтического) были характерны виды родов и под родов, относящихся к подсемейству Rissoidae.

Многие предыдущие исследователи эту группу таксонов объединяли в единый эндемичный «род» — *Mohrensternia* (Андрусов, 1890; Жижченко, 1936; Svagrovsky, 1971; Жгенти, 1981; Анистратенко, 2003; Kowalke, Harzhauser, 2004 и др.). Проведенная ревизия позволила установить, что так называемый род *Mohrensternia* не является монофилетичным, и должен быть подразделен на четыре рода, объединяющих около 35 видов. Первые представители этой группы известны со среднего миоцена, с раннечокракского времени, когда в Восточном Паратетисе появились представители под рода *Rissoa (Turboellina)* (Ильина, 2006).

Происхождение чокракских *Turboellina* связано со среднемиоценовым видом *R. (Turboella) acuticosta* (Sacco) — морским видом, обитавшим в Средиземноморье и в Западном (Центральном) Паратетисе при нормальной солености вод. В условиях раннечокракского моря от него произошли вид *R. (Turboellina) protogena* (Andrus.) и еще один эндемичный вид. Преобразования риссоид в условиях пониженной солености, приведшие к образованию этого под рода, имели направленный характер. Они шли по пути утоньшения стенки раковины, потери скульптурных элементов (валика, окаймляющего снаружи наружную губу, ослабления до исчезновения спиральной струйчатости), а иногда и увеличения абсолютных размеров раковины, как это имело место у позднечетвертичных гастропод Черного моря (Ильина, 1966).

В сменившем чокракское море раннекараганском водоеме со специфическим гидрологическим режимом возникла группа из пяти эндемичных видов, выделенная в качестве рода *Zhgentia* (Ильина, 2006). Этот род несомненно произошел от чокракских *Turboellina*, хотя переходных форм между ними не обнаружено. Отличаются *Zhgentia* от предкового под рода более крупными абсолютными размерами (нередко в 2–2,5 раза), более округлой формой раковины, более округлым на периферии последним оборотом.

Кратковременная варненская ингрессия в середине карагана несколько изменила гидрологию бассейна, на что отреагировали риссоиды: появились новые эндемики — представители специфичного для варненского времени рода *Archaschenia* (2 вида). Их родоначальником был скорее всего вид *Zhgentia grandis* (Andrus.). Основным отличием нового рода являлись длинные шиповидные выросты или треугольные чешуи на нижних оборотах раковины.

На этом эко- и морфогенез риссоид начала среднего миоцена прерывается. В картельском море риссоиды отсутствовали. Они вновь вселились в Восточный Паратетис в

раннеконкское время — *Rissoa (Turboella) acuticosta* (Sacco). В поздней конке (веселянские слои) в результате понижения солености от этого вида произошел новый эндемичный вид — *Rissoa laskarevi* Liver., выделенный в новый подрод *R. (Pseudoturboellina)* (Ильина, 2006). Последний очень близок к чокакскому подроду *Turboellina*, от которого слабо отличается несколько более стройной формой раковины и более редкими осевыми ребрами, никогда не переходящими на основание последнего оборота.

В раннесарматском бассейне начали господствовать виды, относимые к роду *Mohrensternia*. Зарождение этого рода, по-видимому, могло произойти еще в позднем бадене, в наиболее опресненных участках моря, скорее всего от *Rissoa (Rissoa) turricula* Eichw. Наибольшее число видов *Mohrensternia* (до 16) приурочено к западным менее распресненным районам Паратетиса — к Венско-Паннонскому и Дакийскому водоемам, к Галицийскому и Борисфенскому заливам. Вполне вероятно, что меньшее разнообразие *Mohrensternia* в Восточном Паратетисе (3 вида) могло быть связано с его более значительным опреснением. Просуществовав в Паратетисе в течение раннего сармата, *Mohrensternia* вымерли и в среднем – позднем сармате уже не встречались.

В последующем раннеэотическом море, имевшем связь с открытыми водами, появились риссоиды нового эндемичного подрода *Rissoa (Maetia)* (Ильина, 2006), генетически связанного с ветвью *R. (Rissoa) turricula* — *R. (R.) ventricosa*. К этому подроду относятся пять видов.

В раннем эотисе от чрезвычайно вариабельного вида *Rissoa (Maetia) subinflata* Andrus. произошел еще один своеобразный род *Coelacanthia*, отличавшийся наличием длинных шипов, свернутых в трубку. Между *R. (M.) subinflata* и новым эндемиком имеются единичные переходные формы, у которых наблюдается сочетание черт материнского вида (остатки осевых ребер, слабая спиральная струйчатость) и вновь возникшего таксона (шипы, а точнее дуговидные чешуи — основания обломанных шипов) (Ильина и др., 1976; Ильина, 1979). В позднем эотисе риссоиды вымерли, вновь появившись с короткой морской ингрессией во второй половине позднего эотиса.

В солоноватоводных водоемах Восточного Паратетиса конца позднего миоцена – плиоцена риссоиды отсутствовали, появившись в черноморской области только в плейстоцене (карангат) и голоцене (*Rissoa, Manzonina* и *Alvania*).

Современные риссоиды — жители прибрежной зоны моря, обычно обитают в верхах сублиторали, до 20–22 м, редко глубже. Они живут и при нормальной солености, но выдерживают понижение солености до ~10‰. В большинстве своем они стенооксибионтны, являются детрито- и фитофагами.

Об экологии ископаемых риссоид в основном приходится судить, используя метод актуализма. Однако, некоторые морфологические черты, наблюдаемые при изучении раковин ископаемых риссоид, позволяют предположить их иную экологию. В основном это касается форм с шипастыми раковинами — *Archaschenia* и *Coelacanthia*. Скорее всего, шипы и выросты позволяли моллюску удерживаться на поверхности илистого грунта.

Загадкой является отсутствие риссоид в некоторых морях, соленость в которых вряд ли падала ниже 10–12‰ (например, картвельское море). Может быть, причиной их отсутствия являлась бедность водной растительности в этих морях.

Семейство Potamididae. Представители семейства присутствовали во многих морских миксогалинных бассейнах неогена Паратетиса. В морях Восточного Паратетиса в основном известны представители двух родов этого семейства — *Potamides* (до 12–13 видов) и *Terebralia* (1 вид).

Почти все виды рода *Potamides* из миоцена Восточного Паратетиса относятся к подроду *Pirenella*, достоверно известному здесь только с чокакского времени. В раннечокракском море обитали три вида пиренелл — два аллохтонных, скорее всего пришедших из морей Западной Европы, и один эндемик — *Potamides (Pirenella) cicur* Zhizh.

Для караганского моря кратковременное вхождение одного вида отмечено во время варненской ингрессии — *P.(Pirenella) pictus mitralis* (Eichw.).

В конкском бассейне жили три аллохтонных вида пиренелл, которые затем перешли в сарматское море. Кроме них в ранне-среднесарматском бассейне появились 4 эндемичных вида. В позднем сармате гастроподы морского происхождения исчезают, однако на юго-западе Дакийского водоема и на западе Эвксино-Каспия чрезвычайно редко встречался *P. (Pirenella) disjuncta* (Sow.) (Стеванович, Парамонова, 1983; Рошка, 1987).

В раннемэотическом море становится массовым вид *P.(P.) disjunctoides* (Sinz.). Кроме него в районе Рионского залива присутствовал вид *P.(Pirenella) galidzgensis* L.Plyina неясного происхождения. В солонатоводном позднемэотическом бассейне пиренеллы не жили.

Вновь потамидиды в Восточном Паратетисе появились только в акчагыльское время. С акчагыльской трансгрессией в бассейн проникли и расселились виды, внешне сходные с *Pirenella*. Однако о точном систематическом положении акчагыльских потамидид судить сложно, пока не выяснено происхождение акчагыльской фауны. Как уже предполагалось (Ильина в: Невесская и др., 1986), акчагыльский эндемичный вид *Potamides sumbarensis* (Koles.) ближе всего по внешней морфологии стоит к плиоценовому средиземноморскому *Potamides (Ptychopotamides) tricinctus*, отличаясь от последнего главным образом отсутствием (за очень редким исключением) складочки на столбике. Однако, как известно (Ильина, 1966), такие признаки как скульптурные украшения и различные утолщения на раковине, в том числе и на столбике, могут быстро ослабевать и исчезать при понижении солёности, что могло иметь место и в условиях миксомезогалинного акчагыльского моря. Потамидесы акчагыля проявили исключительно широкий размах изменчивости. По этой причине некоторые авторы выделяли среди них более 20 эндемичных видов (Колесников, 1950; Али-Заде, 1967, 1969). Это число явно завышено и количество акчагыльских потамидесов скорее всего не превышает трех - пяти видов, связанных переходными формами. Наиболее отчетливо, кроме *P.(Ptychopotamides?) sumbarensis*, выделяется исключительно вариабельный и широко распространенный эндемик *P. caspius* Andrus., которого В.П.Колесников считал типовым видом нового подрода *P. (Inderia)*. Наличие многочисленных переходных форм делает выделение этого подрода слабо обоснованным. Кроме того в акчагыле известен монотипический подрод *Potamides (Ashrafiella)* (= *Bogatschevia*), представленный видом *P. (Ashrafiella) bogatschevi* (Ali-Zade et Kabak.) (Ильина в: Невесская и др., 1986).

Современные *Potamides* живут на илистых, песчано-илистых и тонкопесчаных грунтах верхней сублиторали, являются эвригалинными и относительно теплолюбивыми фитофагами. Акчагыльские потамидесы приурочены к песчано-глинистым отложениям.

Семейство Nassariidae. Представители этого семейства известны в большинстве морей Паратетиса. Они представлены родами *Nassarius*, *Sphaeronassa*, *Amyclina*, *Dorsanum* и некоторыми другими. В бассейнах Восточного Паратетиса обычно жили виды родов *Nassarius* и *Dorsanum*.

Из-за неполноты данных о гастроподах сакараула и тархана оценить роль нассариид в бассейнах этого возраста пока трудно. В сакараульском море известны один-два вида *Nassarius* и один вид *Dorsanum*. В тарханском бассейне обитали не менее четырех ал-

лохтонных, и двух эндемичных видов рода *Nassarius* (Ильина, 1993).

В чокракском море нассарииды были представлены двумя подлогами — *N. (Phrontis)* и *N. (Hinia)*. Предковым видом для чокракских *Phrontis* скорее всего являлся перешедший из тархана *N. (P.) dujardini*, а, возможно, и *N. (P.) edlaueri* (Beer-Bistr.), близко родственный предыдущему виду. Оба вида были распространены и в морях Западной Европы. В чокракском море возникли два эндемичных вида — *N. (P.) amarus* (Zhizh.) и *N. (P.) miocenicosobliquus* (Schwetz), особенно многочисленных в районах Керченского полуострова и Предкавказья.

Среди чокракских нассариид подлога *Hinia* одним из широко распространенных являлся *N. (Hinia) restitulanus* (Fontan.), перешедший из тархана и широко известный в бадене Центрального Паратетиса. Из тархана могли быть унаследованы и еще четыре чокракских аллохтонных вида этого подлога. Эндемиком являлся один вид — *N. (H.) contuses* (Zhizh.).

В караганском море нассарииды практически не жили, за исключением варненского эпизода, когда в бассейн проникли *Nassarius (Phrontis) karaganicus* (Zhizh.), ближайший родственник *N. (P.) edlaueri*.

В конкское море с новой трансгрессией пришли четыре аллохтонных вида *N. (Phrontis)* и образовался один эндемичный вид *Dorsanum neutrum* (Koles.). В начале сармата в бассейне продолжали жить перешедшие из конкско-баденского водоема два вида *Nassarius*, которые к середине сармата вымерли. Представители рода *Dorsanum* расселились и дали очень значительную вспышку формообразования в сарматском море, где возникло два эндемичных подлога — *Duplicata* Koles. и *Akburunella* Koles. Число видов и подвидов рода *Dorsanum* в среднем сармате достигло примерно трех десятков. Большинство из них отнесено к подлогу *Duplicata* (8 в раннем сармате и 18 — в среднем), тогда как *Akburunella* был представлен двумя видами в раннем сармате и восьмью — в среднем. Виды *D. (Akburunella)* освоили более глубоководные зоны сарматского моря и встречались в глинистых криптомактровых слоях (Колесников, 1935).

В раннеэогиетическом море обитал единственный вид нассариид — *N. (Phrontis) retowskii* Andrus., скорее всего близкородственный группе *N. (P.) dujardini*, но несколько отличающийся менее выраженной или отсутствующей зазубренностью изнутри на наружной губе, менее развитой скульптурой ранних оборотов и т.д., то есть потерей некоторых признаков, которая обычно происходит в условиях пониженной солености. Во время кратковременной морской ингрессии в позднеэогиетический солоноватоводный бассейн проник средиземноморский вид *Sphaeronassa mutabilis* (L.), представленный эндемичным подвидом *S. mutabilis andrussovi* (David.). Он не получил широкого распространения и был отмечен локально. В солоноватоводных морях плиоцена нассарииды отсутствовали.

Современные нассарииды — морские формы. Представители рода *Nassarius* эвригаллинны и эвритермны, преимущественно жители верхней сублиторали, могут переносить дефицит кислорода. Живут на песчаных, илистых и ракушечных грунтах. Многие из них питаются падалью, но иногда могут вести и хищнический образ жизни.

Основные черты эволюции моллюсков в полуморских, солоноватоводных и некоторых миксополигалинных бассейнах

Многократное увеличение скорости эволюции в условиях периодического замыкания бассейнов и резкого изменения гидрологического режима, вызывавших частичную или значительную гибель ранее существовавшей малакофауны, отмечалось многими исследователями, начиная с Н.И. Андрусова (библиографию см. в монографиях Ильиной и др., 1976; Невеской и др., 1986; Гончаровой, 1989; Парамоновой, 1994).

Причины такого ускоренного видо- и формообразования кроются в нарушении биоценотических отношений в бентосных экосистемах и вынужденной перестройке морских биоценозов. Вымирание большинства стенобионтных видов привело к выпадению ряда экологических типов, характерных для нормально морских бассейнов: сверлильщиков, эпибионтных форм, свободно живших на поверхности грунта, инфузорных детритофагов и др., а также к изменению трофической зональности, обычной для морских бассейнов (Невесская и др., 1986). Вследствие этого немногие прогрессивные эврибионты, пережившие резкое изменение условий, испытывали бурное видо- и формообразование, стремясь занять свободные экологические ниши.

Выпадение в некоторых из водоемов Паратетиса ряда экологических типов (сверлильщиков, эпибионтных свободно живущих на поверхности грунта и эпибиссусных двустворок), представленных в морских бассейнах достаточно полигагинными видами, привело к появлению сходных с ними видов или даже родов, предки которых не имели подобных адаптаций. Примерами являются караганские фолადиды, перешедшие от сверления в плотных субстратах к жизни на поверхности грунта или в самом его верхнем слое, сарматские кардииды *Aviculocardium* и *Kubanocardium*, прикреплявшиеся биссусом, жившие на поверхности жидких илов сарматские *Cryptomacra* и акчагыльские *Avicardium*, четвертичные *Hypanis*, сверлившие плотные глинистые породы. Появление таких адаптаций, не характерных для представителей того или другого семейства, было названо А.И. Кафановым (1991) запредельной специализацией.

Представители рассмотренных выше семейств были наиболее процветающими группами моллюсков в эпохи существования бассейнов с отклонявшейся соленостью на акватории Паратетиса: миксомезогагинных полуморских (сарматский, акчагыльский, караганский) и солоноватоводных (соленовский, позднеоттангско-коцахурский, паннонский, понтичско-куяльницкий, апшеронский). Но характер и темпы эволюции этих семейств в бассейнах разного типа существенно различались.

В миксоэвагинных и миксополигагинных морях, несмотря на значительное обеднение семейственного и родового состава по сравнению с одновременно существовавшими морскими бассейнами, практически не возникало новых родов, а появление новых видов также было ограничено.

В полуморских миксомезогагинных водоемах наблюдается резкое возрастание изменчивости и скорости видо- и формообразования. То же в еще большей степени происходило в солоноватоводных водоемах, где скорость формообразования была обычно наиболее значительной, возник ряд новых родов, подсемейств и даже семейств, а процент возникших эндемичных видов доходил до 90 (Ильина, 1998; Невесская и др., 2005).

Наиболее полно историю формирования фаун удается проследить для полуморских сарматского и акчагыльского бассейнов, где можно наблюдать вхождение в водоем исходных морских моллюсков и множество переходных форм. В таких случаях видно, что формо- и видообразование обычно шло градуалистически, часто путем фетализации, когда вновь возникавшие формы напоминали все более ранние стадии онтогенеза их морских предков. Такой ход эволюции удается наблюдать для кардиид в олигоценовом соленовском водоеме, в бассейнах позднего оттанга (на баварском материале), в ранне-чокракском бассейне, в раннем-среднем сармате и акчагыле (Nevesskaja et al., 2001).

Наряду с признаками, образующимися на основе фетализации (редукция замка и наружного слоя, упрощение строения ребер у кардиид), формировались новые признаки, не характерные для исходных морских предков: непропорциональное или гипертрофированное развитие отдельных элементов замка, крыловидная форма, возникновение синуса мантийной линии из-за развития длинных сифонов. Появление таких признаков,

даже при возникновении новых родов и подсемейств, нередко происходило постепенно (Эберзин, 1959, 1962, 1967; Невеская и др., 1987). При этом на первых этапах становления надвидового таксона нередко возникали весьма разнообразные формы, которые выходили за пределы изменчивости более поздних представителей таксона. Такое архаическое разнообразие наблюдалось для *Pseudocatillus*, *Pontalmyra*, *Euxinocardium* в раннем понте, *Monodacna* в апшероне и др. (Невеская и др., 1987).

Постепенный ход эволюции с переходными формами удается наблюдать также для кардиид, ржегакиид и корбулид в олигоценовом соленовском водоеме, кардиид в бассейнах позднего отнганга (на баварском материале) и в опресненных участках раннечокракского бассейна, кардиид, мактрид и потамидид в раннем-среднем сармате и акчагыле (Nevesskaja et al., 2001), трохид и нассариид в раннечокракском и сарматском, рисоид в караганском и сарматском бассейнах (рис. 1, 3). В сходных условиях в случаях повторных вселений морских форм в бассейны с уклонявшейся от нормальной соленостью обычно наблюдались сходные направления морфологических изменений, т.е. развитие было каналезованным, обусловленным влиянием внешних условий. В то же время возникновение многочисленных гомеоморфных форм как у родственных таксонов в разновременных существовавших бассейнах (лимнокардиины, мактриды, ржегакииды, рисоиды), так и у представителей генетически далеких таксонов внутри одного водоема (крыловидные формы среди лимнокардиин и мактрид), скорее всего, было обусловлено ограниченностью возможностей морфогенеза. При этом нередко продолжали существовать и переходные, менее уклонившиеся формы, что очень затрудняет систематику, делает очень субъективным деление наблюдаемых филетических ветвей на виды и роды.

Реже возникновение новых таксонов шло по пути скачкообразного видообразования, и тогда об их предках можно судить только более или менее предположительно (*Prionopleura* в киммерии, *Caspicardium* в апшероне среди двустворок, *Coelocanthia* среди гастропод).

В ряде случаев невозможно проследить ранние стадии развития отдельных малакофаун. В частности, коцахурская фауна, по-видимому, пришла из западного отнганского бассейна, уже сформировавшейся в наиболее опресненных его участках. То же имеет место для раннепонтической фауны, пришедшей из Эгейского залива Мессинского моря. Иногда вообще невозможно выявить корни уже вполне сформированной специфичной фауны, что имеет место для паннонских и апшеронских двустворчатых моллюсков. В этих случаях отмечается наличие «криптогенной» фазы: если и удастся наблюдать промежуточные слои, то они содержат редкие мелкие формы с тонкостенной раковиной, которые только с большой натяжкой можно отнести к тому или другому роду. Затем происходила вспышка разнообразия и появления новых родов и подродов, приход которых из другого бассейна исключен.

Что касается зависимости скорости формообразования от времени существования бассейнов, то она не была прямо пропорциональной. Например, в замкнутом солоноватоводном Паннонском бассейне, существовавшем около 8 млн. лет, отмечается 18 родов лимнокардиин, а в такого же типа портаферско-киммерийском, существовавшем около 2,5–3,0 млн. лет — более 20. Правда, число видов в первом значительно выше, чем во втором, но это, скорее, за счет отсутствия ревизии видового состава Паннонского водоема.

В полуморском сарматском бассейне за 2,5–3,0 млн. лет возникло только 5 новых родов двустворок, т.е. значительно меньше, чем в портаферско-киммерийском за то же время. В этом случае, вероятно, меньшие темпы формообразования объясняются более разнообразным семейственным составом сарматских двустворчатых моллюсков, а, следовательно, большей степенью конкуренции. Поражает число видов рода *Didacna*

(более 70), возникших в плейстоценовом Понто-Каспии за 600 тыс. лет. Скорее всего, эта вспышка видообразования обусловлена очень бедным родовым составом двустворок (всего 5 родов), а также значительными неоднократными изменениями режима Понто-Каспия в плейстоцене.

Об интенсивности видов- и формообразования можно судить по числу возникших на данном этапе родов и видов. По этому критерию на первые места выходят киммерийский и понтический солоноватоводные водоемы (11 и 8 новых родов, 64 и 83 вида среди двустворчатых моллюсков) и сарматский и акчагыльский миксомезогаалинные бассейны (7 и 10 новых родов, 84 и 56 видов двустворчатых моллюсков). По гастроподам лидирует сарматское море (3 эндемичных рода, 3 подрода, более 100 видов). За ними следуют солоноватоводные водоемы: паннонский, апшеронский, соленовский, коцахурский, а также эоплейстоценовый Понто-Каспий и караганский полуморской бассейн.

Интересно также отметить, что на каждом этапе состав вовлеченных в процесс формообразования семейств был различен. Только кардииды, представленные подсемейством лимнокардиин, участвовали во всех эпизодах, кроме караганского. Во всех других случаях наряду с лимнокардиинами отмечались представители корбулид и ржегакиид в соленовском бассейне, ржегакииды — в коцахурском, мактриды и риссоиды — в сарматском, мактриды — в акчагыльском. Что касается караганского водоема, то в нем новообразованиям подверглись лютецииды, фолациды и риссоиды.

Если господство лимнокардиин в солоноватоводных бассейнах вполне объяснимо их крайней эвригаалинностью и эврибионтностью, то отсутствие других семейств в полуморских бассейнах, в частности корбулид или мактрид, не поддается объяснению. На такой случайный отбор таксонов обратил впервые внимание Р.Л. Мерклин (1966).

Эволюция моллюсков в замкнутых бассейнах оказывалась тупиковой, так как возникшие эндемичные формы вымирали при изменении условий. Однако это скорее характеризует эфемерность самих бассейнов, а не эволюционные процессы, идущие в них. Поэтому прослеживание на массовом материале детальных преобразований моллюсков, многократно повторенное в разновремененно существовавших водоемах, очень показательно в качестве модельного объекта для изучения преобразований, идущих в природных популяциях в условиях пониженной конкуренции.

Литература

- Али-Заде А.А. 1967. Акчагыл Туркменистана. М.: Недра. Т.2. 408 с.
- Али-Заде А.А. 1969. Акчагыл Азербайджана. Л.: Недра. 271 с.
- Андрусов Н.И. 1961. Керченский известняк и его фауна // Зап. СПб. минерал. о-ва. 1890. Ч. 26. С. 193–345 / Избр. труды М.: Изд-во АН СССР. Т.1. С. 1–112.
- Андрусов Н.И. 1961, 1963, 1964. Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР. Т.1. 711 С. Т.2. 613 С. Т. 3. 633 с.
- Анистратенко В.В. 2003. К систематике и филогении некоторых миоценовых гастропод *Rissoidae sensu lato* Восточной Европы // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 78. Вып. 5. С. 71–77.
- Белокрыс Л.С. Об эволюции сарматских мактрид в Борисфенском заливе // Палеонтол. журн. 1963. № 1. С. 13–34.
- Гаевская Н.С. 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ.1: Питание брюхоногих моллюсков *Rissoa splendida* Eichw. // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. Т. 8. С. 269–290.
- Гончарова И.А. 1981. О составе и возможном происхождении семейства *Rzehakiidae* (*Bivalvia*) //

- Палеонтол. журн. № 2. С. 25–35.
- Гончарова И.А. 1987. Экология вымершего семейства Rzehakiidae // Моллюски. Результаты и перспективы исследований. Л.: ЗИН. С.86–87.
- Гончарова И.А. 1989. Двустворчатые моллюски тарханского и чокакского бассейнов / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 234. 197 с.
- Гончарова И.А., Щерба И.Г, Хондкариан С.О. 2001. Тархан-караганский этап развития Эвксино-Каспийского бассейна (Восточный Паратетис). Ч. 1. Тархан // Стратигр. Геол. корреляция. Т. 9. № 5. С. 94–108.
- Гончарова И.А., Щерба И.Г, Хондкариан С.О. 2002. Тархан-караганский этап развития Эвксино-Каспийского бассейна (Восточный Паратетис). Ч.2. Чокрак // Стратигр. Геол. корреляция. Т. 10. № 2. С. 100–112.
- Давиташвили Л.Ш. 1933. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений Крымско-Кавказской нефтеносной провинции. Л.-М.: ОНТИ. 168 с.
- Давиташвили Л.Ш. 1934. О фауне коцахурского горизонта // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Т. 12. № 3. С. 392–410.
- Жгенти Е.М. 1981. Эволюция и стратиграфическое значение некоторых среднемиоценовых брюхоногих Грузии. Тбилиси: Мецниереба. 129 с.
- Жижченко Б.П. 1936. Чокракские моллюски // Палеонтология СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 10. Ч. 3. 355 с.
- Ильина Л.Б. 1966. История гастропод Черного моря // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 110. 228 с.
- Ильина Л.Б. 1979. Особенности развития гастропод в опресненных миоценовых бассейнах Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. № 3. С. 33–41.
- Ильина Л.Б. 1993. Определитель морских среднемиоценовых морских гастропод Юго-Западной Евразии // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. М.: Наука. Т. 255. 151 с.
- Ильина Л.Б. 1998. Зоогеография сарматских гастропод // Палеонтол. журн. № 4. С. 22–30.
- Ильина Л.Б. 2006. Морфогенез Rissoidae (Gastropoda) во внутриконтинентальных бассейнах Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. № 4. (в печати).
- Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Парамонова Н.П. 1976. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 155. 288 с.
- Кафанов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография Северной Пацифики. Владивосток: ДВО АН СССР. 196 с.
- Квалиашвили Г.А. 1962. Онкофоровый (рзегакиевый) горизонт Евразии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР. 222 с.
- Колесников В.П. 1935. Сарматские моллюски // Палеонтология СССР. Л.: Изд-во АН СССР. Т. 10. Ч. 2. 507 с.
- Колесников В.П. 1950. Акчагыльские и апшеронские моллюски // Палеонтология СССР. М.: Изд-во АН СССР. Т. 10. Ч. 3. Вып. 12. 259 с.
- Мерклин Р.Л. 1953. Этапы развития конкского бассейна в миоцене на Юге СССР // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 28. Вып. 3. С. 89–91.
- Мерклин Р.Л. 1958. О гидрологии и гидробиологии гельветского моря на Юге СССР (по данным экологии моллюсков) // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 33. Вып. 2. С. 140–142.
- Мерклин Р.Л. 1966. О некоторых особенностях состава родов и видообразования у двустворчатых моллюсков в связи с ослаблением солености в третичных морях юга СССР // Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука. С. 181–189.
- Мерклин Р.Л. 1974. Определитель двустворчатых моллюсков олигоцена юга СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 145. 189 с.
- Невеская Л.А. 1963. Определитель двустворчатых моллюсков морских четвертичных отложений Черноморского бассейна // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 96. 211 с.
- Невеская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б. 2005. Типы неогеновых морских и неморских бассейнов на примере Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. № 3. С. 3–12.
- Невеская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б. и др. 1986. История неогеновых моллюсков Парате-

- тиса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 220. 208 с.
- Невесская Л.А., Гончарова И.А., Парамонова Н.П. и др. 1993. Определитель миоценовых двустворчатых моллюсков Юго-Западной Евразии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 247. 412 с.
- Невесская Л.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П. и др. 1987. Эволюционные преобразования моллюсков в бассейнах различного типа // Палеонтол. журн. № 4. С. 5–15.
- Невесская Л.А., Парамонова Н.П., Бабак Е.В. 1997. Определитель плиоценовых двустворчатых моллюсков Юго-Западной Евразии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 269. 267 с.
- Парамонова Н.П. 1994. История сарматских и ачкагыльских двустворчатых моллюсков // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 260. 212 с.
- Попов С.В. 1983. Моллюски коцахурских отложений Карглийской депрессии // Палеонтол. журн. № 3. С. 29–38.
- Попов С.В., Воронина А.А. 1983. Коцахурский этап развития Восточного Паратетиса // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 1. С. 58–67.
- Попов С.В., Воронина А.А., Гончарова И.А. 1993. Стратиграфия и двустворчатые моллюски олигоцен-нижнего миоцена Восточного Паратетиса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 256. 205 с.
- Попов С.В., Ильина Л.Б., Николаева И.А. 1985. Моллюски и остракоды соленовского горизонта олигоцен Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. № 1. С. 28–41.
- Попов С.В., Невесская Л.А. 2000. Солонатоводные позднемиоценовые моллюски и история Эгейского бассейна // Стратигр. Геол. корреляция. Т. 8. № 2. С. 97–107.
- Рошка В.Х. 1987. Особенности состава и стратиграфического распространения брюхоногих моллюсков в сармате Молдавии и смежных районов Украины // Стратиграфия верхнего фанерозоя Молдавии. Кишинев: Штиинца. С. 16–34.
- Справочник по экологии морских двустворок. 1966. М.: Наука. 351 с.
- Стеванович П.М., Невесская Л.А. 1987. Понтический ярус Паратетиса на основе малакофауны (очерки биостратиграфии) // Bull. Acad. Serbe Sci. et Arts. Cl. Sci. mathem. et nat. Sci. natur. T. 92. No. 27. S. 57–90.
- Стеванович П.М., Парамонова Н.П. 1983. Верхний сармат (херсонский региоподъярус) Восточного Паратетиса и его стратиграфия в Предкарпатской Сербии по моллюскам // Bull. Acad. Serbe Sci. et Arts. Cl. Sci. mathem. et nat. Sci. natur. T. 83. No. 24. S. 55–100.
- Эберзин А.Г. 1949. О происхождении плиоценовых родов кардиид в Эвксинском бассейне // Памяти акад. А.А. Борисяка // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 20. С. 209–232.
- Эберзин А.Г. 1959. Солонатоводные кардииды плиоцена СССР. Ч. 3. *Prosodacna*, *Prionopleura* и *Pachydacna* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 74. 196 с.
- Эберзин А.Г. 1962. Солонатоводные кардииды плиоцена СССР. Ч. 4. Род *Didacna* Eichwald // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 91. 179 с.
- Эберзин А.Г. 1967. Солонатоводные кардииды плиоцена СССР Ч. 5 // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 112. 168 с.
- Andreescu J. 1977. Systematique des limnocardiides prosodacniformes: Sousfamile Prosodacninae // Mem. Inst. Geol. Geophys. Vol. 26. P. 5–74.
- Baldi T. 1980. The early history of Paratethys // Foldt. Kozlony. Vol. 110. No. 3–4. P. 456–472.
- Ctyroky P. 1968. Paleoeological characteristics of molluscan assemblages of Rzehakia (Oncophora) Series (Miocene) in Eurasia // Proc. IPU, 23 Intern. Geol. Congress. P. 219–228.
- Ctyroky P. 1972. Die Molluskenfauna der Rzehakia-(Oncophora) – Schichten Mahrens // Ann. Naturhistor. Mus. Wien. Bd. 76. S. 41–141.
- Ctyroky P. 1987. Evolution of the family Rzehakiidae (Mollusca, Bivalvia) in the Tertiary of Eurasia // Contribution of Czechoslovak Palaeontology of Evolutionary Science 1945–1985. Praha: Vyd. Univ. Karlov. P. 73–80
- Ctyroky P. 2002. Marine and brachyhaline Bivalven aus dem Karpatium des Korneuburger Beckens (Untermiozan; Osterreich) // Beitr. Palaontol. Bd. 27. S. 215–257.
- Harper E.M. 1994. Are conchiolion sheets in corbulid bivalves primarily defensive? // Palaeontology. No. 3. P. 551–578.
- Harzhauser M., Mandic O., Zuschin M. 2003. Changes in Paratethyan marine mollusks at the Early –

- Middle Miocene transition: diversity, palaeogeography and palaeoclimate // *Acta geol. polonica*. Vol. 53. No. 4. P. 323–339.
- Jonge C.M. 1946. On the habits and adaptations of *Aloidis (Corbula) gibba* // *J. Marine Biol.* Vol. 26. No. 3. P. 353–377.
- Kowalke Th., Harzhauser M. 2004. Early ontogeny and palaeoecology of the Mid-Miocene rissoid gastropods of Central Paratethys // *Acta palaeontol. polonica*. Vol. 49. No. 1. P. 111–134.
- Laskarev V. 1924. Sur les equivalents du sarmatien superieur en Serbie. Rec. Travaux offert a M. Jovan Cvijic par ses amis et collabozateurs a l'occasion de ses trente-cing ans de travail scientifique. Beograd. S. 1–13.
- Mandic O. 2003. Bivalves of Karpatian in the Central Paratethys. Brno: Karpat. Masaryk Univer. P. 217–228.
- Müller P., Geary D.H., Magyar J. 1999. The endemic molluscs of the Late Miocene Lake Pannonien: their origin, evolution, and family-level taxonomy // *Lethaja*. Vol. 32. P. 47–60.
- Müller P., Magyar I. 1992. Continuous record of the evolution of lacustrine cardiid bivalves in the Late Miocene Pannonien Lake // *Acta paleontol. polonica*. Vol. 36. No. 4. P. 353–372.
- Nevešskája L.A., Paramonova N.P., Popov S.V. 2001. History of Lymnocardiiinae (Bivalvia, Cardiidae) // *Paleontol. Journ.* Vol. 35. Suppl. 3. P. 147–217.
- Ottngangien. 1973. // *Chronostratigraphie und Neostatotypen*. Bd. 3. Bratislava: Vyd. Slovensky Acad. Vied. 841 S.
- Pannonien. 1985. // *Chronostratigraphie und Neostatotypen*. Bd. 7. Budapest: Akad. Kiado. 636 S.
- Popov S.V., Akhmetiev M.A., Lopatin A.V. et al. 2002. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from Late Eocene to the Early Miocene. Pt. 2. Early Oligocene // *Paleontol. Journ.* Vol. 36. Suppl. 3. P. S185–S259.
- Sato S., Azuma M. 2002. Ecological and paleoecological implications of the rapid increase and decrease of an introduced bivalve *Potamocorbula* sp. after the construction of a reclamation dike in Isahaya Bay, western Kyushu, Japan // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* Vol. 185. P. 369–378.
- Schlickum W.R. 1971. Die beiden miozänen Brackwasserbecken der süddeutschen Molasse und ihre Molluskenfauna // *Senckenberg. Lethaia*. Bd. 52. No. 5–6. S. 569–581.
- Schulz O. 2005. *Catalogus Fossilium Austriae*. Bd. 1. Teil 3. Bivalvia neogenica (Solenoidea – Clavagelloidea). Wien. 1129 S.
- Лягровскэ J. 1971. Das Sarmat der Tschechoslowakei und seine Molluskenfauna // *Acta geol. et geogr. Univ. Comen. Geol.* No. 20. 473 p.

УДК 56.01-566-574.4-5

Некоторые проблемы типологии сообществ наземных позвоночных

А.Г. Сенников

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: sennikov@paleo.ru

В статье рассматривается типология сообществ наземных позвоночных, разработанная Э.К. Олсоном, и ее значение для построения целостной картины филогенеза этой группы. Предлагается новая схема генетической преемственности разных типов сообществ.

Ключевые слова: сообщества наземных позвоночных, типология, филогенез.

История жизни на Земле достаточно подробно изучена с точки зрения филогенеза различных групп организмов, а также состава, распространения и смены фаунистических и флористических комплексов прошлого. Однако до сих пор нет целостной картины развития биосферы в палеоэкологическом аспекте. В то же время, выяснение общих палеоэкологических закономерностей истории жизни крайне важно, так как только на основе знания этих закономерностей возможно понимание как филогении отдельных групп, так и развития фауны и флоры в геологическом прошлом. Биоценотическая регуляция эволюции, закономерности формирования и смены различных типов сообществ или палеоэкосистем могут дать ключ к разгадке причин массовых вымираний, экологических кризисов, биотических катастроф в истории Земли, когда происходили кардинальные перестройки и изменения всей биосферы.

Для целей такого палеоэкологического исследования необходимо, в первую очередь, разработать методологическую основу, принципиальные идеи и направления этой работы, очертить круг объектов изучения, их типологию и правила анализа. Основополагающей идеей всех палеоэкологических исследований следует принять представления В.И. Вернадского (1994) о планетообразующей роли биосферы, о формировании в процессе развития жизни ею самой новых условий и биотопов для своего существования и, в конечном результате, современного облика Земли. Принципиальными являются представления о внутренних закономерностях эволюции жизни, её возрастающей автономизации от воздействий внешней среды в процессе прогрессивного развития (Раутиан, 1988). Обратная связь в процессе эволюции, конечно, постоянно существовала (Сушкин, 1922), но внешние воздействия, пусть даже достаточно сильные, вызывали, очевидно, реакцию биоты в соответствии с её структурой, в соответствии с внутренними, биотическими закономерностями и направленностью, канализованностью её развития (Жерихин, 2003). Иными словами, внешние причины могли являться поводом, но не причиной эволюционных изменений живого. Нам кажется неприемлемым неокатастрофизм, широко распространённый в современной западной палеонтологии, ког-

да эволюция жизни регулируется и даже направляется случайными внешними явлениями — ударами метеоритов, извержениями вулканов или резкими изменениями климата.

Только палеонтология дает материал, пусть и в опосредованном виде, в виде палеоэкологических реконструкций, результатов анализа и интерпретации, для построения истории жизни в её экологическом аспекте. Палеонтология демонстрирует примеры массовых вымираний, биосферных перестроек и даёт возможность для построения моделей глобальных биотических кризисов. Современная же экология, при несравненно больших её возможностях для непосредственных наблюдений, измерений и исследований, занимается лишь мгновенным, в масштабе геологического времени, срезом состояния экосистем и разрабатывает модели их равновесного состояния. Балансовые модели — характернейшая черта экологии сообществ рецентных организмов. Это путь познания функционирования, но не эволюции сообществ. Все типы необратимых эволюционных процессов, начиная с экологических кризисов, без которых немислим филогенез, и кончая филогенезом отдельных членов (таксонов) сообщества, протекают не благодаря, а вопреки поддержанию экологического равновесия (Каландадзе, Раутиан, 1992, 1993; Жерихин, 2003). В переживаемую нами эпоху антропогенно спровоцированного экологического кризиса постижение причин и последствий разнообразных экологических дисбалансов превращается в жизненную необходимость (Раутиан, Сенников, 2001). Решение этой задачи невозможно без построения теории эволюции сообществ (филогенеза), создаваемой в значительной мере трудами палеонтологов (Вахрушев, Раутиан, 1992, 1993; Барсков и др., 1996; Жерихин, 2003; Жерихин, Раутиан, 2000 и др.).

Среди важных палеоэкологических закономерностей, которые прослеживаются на палеонтологическом материале, следует отметить регуляторную роль более высоких трофических уровней по отношению к более низким в различных сообществах (Жерихин, 2003), в частности, регуляторную роль хищников (консументов высших трофических уровней) по отношению к жертвам (Сенников, 1995; Раутиан, Сенников, 2001).

Для того, чтобы проследить историю сообществ в геологическом прошлом, необходимо разработать их типологию и реконструировать структуру, определить объекты и методы этого исторического исследования. Изучение ископаемых сообществ сталкивается со значительными трудностями: неприменимость точных численных методов при анализе структуры сообщества, невозможность реконструкции всего сообщества с равной достоверностью для отдельных компонентов и трофических уровней, сложность выделения экологических типов в полностью вымерших группах и т.д. Но с некоторой степенью достоверности реконструкция все же возможна, так как неполнота геологической летописи приводит к сохранению остатков фоновых, наиболее массовых форм, представителей преобладающих в данное время сообществ, выявлению наиболее существенного в их структуре и этапах развития. Полная и высокодостоверная реконструкция древних экосистем или палеобиогеоценозов и всех их компонентов очень сложна, поэтому здесь мы говорим о древних сообществах, которые могут представлять собой, в том числе, палеобиоценозы или более или менее самостоятельные блоки или части палеоэкосистем.

Следует отметить существенно меньшую разработанность палеоэкологии наземной биоты по сравнению с палеоэкологией морских сообществ. Причины этого в относительной редкости на континентах автохтонного или субавтохтонного захоронения органических остатков, обычном смешении остатков организмов из различных биотопов и сообществ, редкости совместного нахождения в одном местонахождении различных групп животных и растений. Обычно остатки растений, насекомых или других беспозвоночных и позвоночных встречаются раздельно, и только для немногих богатых местонахождений с достаточно полным фаунистическим и флористическим комп-

лексом — лагерштеттов, таких, как раннетриасовое местонахождение Тихвинское, возможна достаточно детальная реконструкция сообщества данного биотопа. Обычно реконструируются отдельные блоки древних экосистем, например, сообщества позвоночных или растительные сообщества. В перспективе актуально восстановление коэволюции и экологического взаимодействия различных групп наземных организмов и реконструкция древних экосистем в целом. Но и палеоэкологическая история отдельных групп организмов также нуждается в дальнейшей разработке. Здесь мы коснемся лишь некоторых проблем палеоэкологии сообществ наземных позвоночных.

Рассматривая древние сообщества позвоночных, как высокоорганизованных живых существ, необходимо учитывать их относительную автономность, например, по сравнению с насекомыми (Жерихин, 2003), меньшую привязанность к узкому биотопу или отдельному объекту питания. Это даёт право анализировать древние сообщества позвоночных, их структуру и историю, как достаточно самостоятельные, развивающиеся в значительной степени по своим внутренним закономерностям блоки наземных сообществ (Каландадзе, Раутиан, 1993). Сообщество позвоночных рассматривается нами как блок консументов нескольких уровней или порядков в пищевой пирамиде со входами в пастбищной пищевой цепи от обобщённых блоков продуцентов — растений и от консументов первого порядка — беспозвоночных, а также от детритной пищевой цепи. Сообщества позвоночных достаточно устойчивы к изменению внешних условий, которые вызывали скорее адаптивные модификации отдельных форм. Эти сообщества направлены осваивали разнообразные биотопы с новыми условиями жизни.

Типология сообществ позвоночных разработана до сих пор недостаточно полно. Древние сообщества позвоночных обычно реконструируются на основе ориктоценозов конкретного местонахождения или локальных фаунистических комплексов одной формации или горизонта в данном регионе (рис. 1). При этом типы сообществ выделяются по предполагаемым их биотопам. В то же время, самым существенным для определения различных типов сообществ представляется структура их пищевой сети, пищевой пирамиды, что определяет целостность сообщества как единой структуры в аспектах ее формирования, поддержания равновесия и развития, изменения.

Основополагающие теоретические работы по выделению основных типов сообществ позвоночных и реконструкции структуры их пищевых связей принадлежат выдающемуся американскому палеонтологу Э.К. Олсону (Olson, 1952, 1966, 1976, 1977, 1983, 1984). Материалом для палеоэкологических реконструкций и анализа Олсону в основном послужили сообщества позвоночных перми Северной Америки и Восточной Европы. Выделение Олсоном различных типов сообществ основывалось на их составе, структуре пищевых связей и на экологических типах отдельных форм. Эволюция сообществ позвоночных, по Олсону, определяется условиями среды, объектами питания (флора, беспозвоночные, позвоночные), закономерностями эволюции (уровнем организации) отдельных групп тетрапод, коадаптацией хищник – жертва, взаимодействием трофических уровней, структурой сообщества в целом.

Олсон выделил три основных типа сообществ (Olson, 1966): I — водные сообщества, II — наземные сообщества с крупными растительноядными и хищными тетраподами (доминантные), III — наземные сообщества с мелкими насекомоядными и хищными тетраподами (субдоминантные).

В сообществах I типа (рис. 2) основные продуценты — водные растения, первичные консументы — водные беспозвоночные, вторичные — рыбы, а консументы высших порядков — водные, амфибиотические и наземные тетраподы. Главная характерная черта этого типа — потребление тетраподами преимущественно биомассы, продуцируемой в водных биоценозах,



Рис. 1. Пищевая пирамида наземного сообщества формации Докум (поздний триас), Северная Америка (по Chatterjee, 1985).

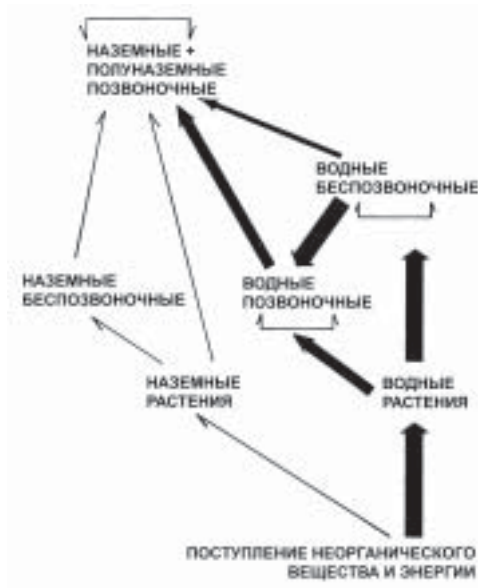


Рис. 1. Сообщество позвоночных I типа (по Olson, 1966).

а биомасса, продуцируемая на суше, имеет в их рационе подчиненное значение (наземные беспозвоночные). Кроме того, продуцируемая биомасса потребляется позвоночными опосредованно, через более или менее длинный ряд консументов. В качестве примера этого типа сообществ Олсон приводит некоторые раннепермские сообщества Северной Америки, например, из Арройо (Клир-Форк).

В наземных сообществах (II и III типы) основные продуценты — наземные растения, продуцируемая биомасса потребляется непосредственно растительноядными тетраподами или опосредованно через уровень наземных беспозвоночных, консументы высших порядков — наземные тетраподы. Наиболее характерная черта этих типов сообществ — потребление тетраподами преимущественно биомассы, продуцируемой на суше, а биомасса, продуцируемая в водоемах, имеет в их рационе подчиненное значение. Здесь мы видим принципиальную смену структуры пищевых связей и пищевой базы по сравнению с водным типом. Это собственно наземные сообщества, где тетраподы обычно занимают несколько трофических уровней.

В сообществе II типа (рис. 3) растительная биомасса потребляется в основном непосредственно растительноядными тетраподами, консументы высших порядков — хищные тетраподы. Это сообщество, в котором участвуют тетраподы крупного размерного класса и значительно специализированные. В качестве примера Олсон приводит очёрское и соколковское наземные сообщества Восточной Европы (Olson, 1966). Он также относит к этому типу динозавровые сообщества мезозоя и, с некоторыми оговорками, современные сообщества крупных млекопитающих.

В сообществе III типа (рис. 4) растительная биомасса потребляется тетраподами в основном опосредованно через уровень наземных беспозвоночных, отчасти — непосредственно растительноядными тетраподами, консументы высших порядков — насекомоядные и хищные тетраподы. Это сообщество тетрапод мелкого размерного класса, компоненты которого обычно менее специали-



Рис. 3. Сообщество позвоночных II типа (по Olson, 1966).



Рис. 4. Сообщество позвоночных III типа (по Olson, 1966).

зированы. В качестве примера Олсон приводит мезенское и белебеевское наземные сообщества Восточной Европы (Olson, 1966). Сообщества II типа в известной степени обособлены от сообщества III типа. Огромная эволюционная значимость сообществ III типа заключается в том, что они были своеобразным резерватом, где могли сохраняться реликты, где формировались новые прогрессивные группы, которые на следующем этапе развития выходили в крупный размерный класс и образовывали новое доминантное сообщество (Olson, 1966). Так, в пермских сообществах III типа сформировались архозавры, господствовавшие затем в мезозое, а в мезозойских — млекопитающие, доминировавшие затем в кайнозое (Olson, 1966). Сообщества III типа являлись также пионерными, осваивали пограничные и новые биотопы, в частности, биотопы всё более и более возвышенных участков суши.

Исходным типом сообществ позвоночных на континентах, по Олсону, был I тип (водные сообщества), характерный для палеозоя, из которого формировались сообщества II и III типов. В мезозое и кайнозое преобладали сообщества II и III типов, и происходила последовательная их смена (Olson, 1966, 1984), при этом сообщества II типа формировались в основном из сообществ III типа.

Любопытно, что Олсон уверенно выделяет сообщества этих трёх типов для перми и мезозоя, где, как он пишет, структура и набор компонентов проще, и не распространяет или очень неуверенно, с оговорками, распространяет эту типологию на кайнозой, где сообщества несравненно богаче, а структура их пищевых связей сложнее.

Таким образом, Олсон не только заложил основы палеоэкологии наземных позвоночных, но и использовал результаты этого палеоэкологического анализа для интерпретации филогении различных групп позвоночных, выяснения закономерностей биоэкологической регуляции их эволюции. Типология сообществ позвоночных, разработанная Олсоном, представляется нам наиболее фундаментальной, так как отражает базовые типы структур их пищевых сетей (пирамид) в историческом процессе формирования и развития этих сообществ и последовательного освоения ими суши и её пищевых ресурсов.

A.P. Милнер (Milner, 1980, 1987) провела анализ позднекарбоновых (вестфальских) сообществ тетрапод, следуя методике Олсона. Она более подробно распределила водные и наземные сообщества по биотопам, разделив водные сообщества (I тип Олсона) на а) сообщество открытых водоемов (озер, лагун, рукавов дельт) и б) сообщество болот и заросших мелководий, а наземные сообщества (III тип Олсона) на сообщество побережий и низменностей и сообщество возвышенностей. Милнер полагала, что исходным сообществом тетрапод было наземное субдоминантное (III типа). Доминантное сообщество (II типа) возникло из субдоминантного, а не водного (I типа). Водное сообщество (I типа) сформировалось также вторично из наземного субдоминантного, так как все его тетраподные компоненты обнаруживают следы вторичной специализации к водному образу жизни.

Как ни странно, но идеи Олсона в области исторической экологии позвоночных почти не были восприняты западными исследователями. Как правило, до сих пор отдельно обсуждаются, например, развитие растительности или хищничества у тетрапод и отдельно — структура конкретных сообществ.

В ряде своих работ я продолжил разработку некоторых вопросов палеоэкологии позвоночных, основываясь на теоретических построениях и методике Олсона (Сенников, 1988, 1995, 2004; Sennikov, 1996; Раутиан, Сенников, 2001). В характеристике типов сообществ я более подробно анализирую случаи раздельного существования сообществ различных типов (Olson, 1966), или же взаимосвязи наземных доминантного и субдоминантного сообществ, когда они существуют в качестве соподчинённых блоков. В определении гене-

зиса, структуры и взаимосвязей водного сообщества я придерживаюсь мнения А.Р. Милнер (Milner, 1980, 1987), которая включает в его состав только водных и полуводных (амфибиотических) позвоночных. В противоположность предположению Э.К.Олсона (Olson, 1966) о том, что наземные крупные хищники ранней перми — пеликозавры надстраивали пищевую пирамиду водного сообщества, я считаю более правдоподобным, что они входили в состав древнейшего доминантного наземного сообщества (Vertman, 2004), хотя взаимосвязь водного и наземного сообществ, конечно, осуществлялась в прибрежной зоне посредством амфибиотических позвоночных.

Основные типы сообществ — водное, наземное доминантное и наземное субдоминантное — в качестве отдельных изолированных сообществ представлены в геологической летописи не так часто. Обычно это имеет место, когда мы обнаруживаем в ориктоценозе остатки организмов из одного биотопа. Так, например, по комплексу позвоночных из позднепермских местонахождений мезенской фауны Восточной Европы реконструируется типичное субдоминантное сообщество (III типа Олсона). Раннетриасовое местонахождение Тихвинское в Верхнем Поволжье — редкий пример сохранения почти полного комплекса флоры и фауны водного (озёрного) сообщества.

В геологическом прошлом эти сообщества были относительно разделены как пространственно, по биотопам, так и по трофическим связям. Однако большее или меньшее взаимопересечение и взаимодействие различных типов сообществ должно было иметь место (рис. 5). В тех случаях, когда взаимодействие было ограниченным, можно говорить о почти изолированных сообществах различных типов. В противоположных случаях можно говорить о едином сообществе с отдельными блоками, построенными по тому или иному типу.

Как правило, сообщества континентальных водоёмов с ограниченными от суши биотопами, собственной кормовой базой (уровнем продуцентов — водной растительностью) и собственной пищевой пирамидой достаточно хорошо обособлены от наземных сообществ. Пересечение их трофических сетей было возможно в береговой зоне и зоне отмелей посредством пищевых связей амфибиотических, полуводных животных. Это пересечение, вероятно, было значительным в начале освоения тетраподами суши — в карбоне и начале перми, когда большинство наземных позвоночных обитало в прибрежных биотопах (Olson, 1966). С появлением рептилий и освоением более удалённых от воды биотопов это взаимодействие трансформировалось. Тем не менее, в истории наземных и водных сообществ наблюдаются сходные этапы развития, параллельные и почти одновременные изменения компонентов и принципиальные смены структуры. Это может свидетельствовать о возможной более тесной связи этих сообществ или же о возможных общих закономерностях и причинах их параллельного развития. В пользу второго предположения говорит параллельность этапов развития и биотических кризисов на континентах и в морях, для сообществ

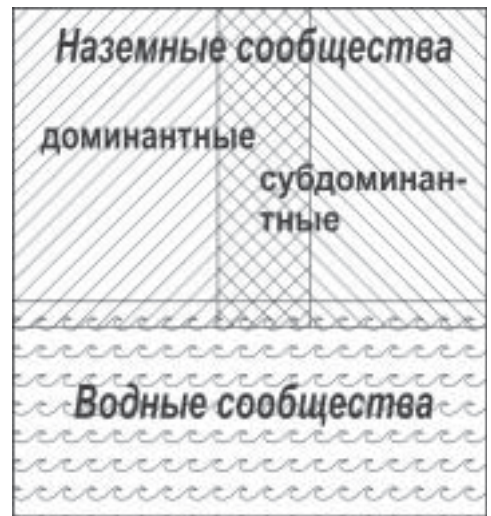


Рис. 5. Соотношение основных типов сообществ позвоночных.

которых непосредственные трофические связи и другие взаимодействия сообществ практически отсутствуют.

Субдоминантные и доминантные наземные сообщества чаще представляли собой только различные блоки единого наземного сообщества, занимая те же биотопы, имея ту же кормовую базу (на уровне продуцентов — наземную растительность) и единую пищевую пирамиду, где крупные хищники — консументы высших порядков доминантного блока достраивали пищевую пирамиду субдоминантного блока (рис. 1, 5). Однако в ранних наземных сообществах тетрапод — в позднем палеозое и мезозое, вероятно, из-за морфо-физиологических запретов на растительность у амфибий, сложности формирования растительности у рептилий (Kalandadze, Rautian, 1995b) и других особенностей биоценотической регуляции эволюции, имела место тенденция к поляризации пищевых связей доминантного и субдоминантного блоков сообщества. Крайнего выражения эта поляризация достигла в позднем мезозое, когда доминантное сообщество динозавров и субдоминантное сообщество млекопитающих и лепидозавров существовали в значительной степени раздельно.

В некоторых случаях доминантные и субдоминантные наземные сообщества были разделены по биотопам и существовали самостоятельно. В поздней перми синаспидные доминантные сообщества влажных низменностей и побережий с богатой растительностью были отделены по биотопам от диаспидно-котилозавровых субдоминантных сообществ возвышенностей (Olson, 1966), причём последние мы почти не знаем, так как пермские диаспиды, относительно более ксерофильные, осваивавшие наиболее сухие, удалённые от водоёмов биотопы, редко попадали в захоронение. Только на примере раннетриасового карстового местонахождения Чатковице на юге Польши мы можем представить себе такое субдоминантное сообщество сухих возвышенностей, где формировались архозавры, лепидозавры и бесхвостые амфибии. Разделение по биотопам наблюдается и в поздней перми Восточной Европы — здесь параллельно, в разного типа прибрежных биотопах, существовали наземные доминантные терапсидные очёрское, затем ишеевское и мезенское субдоминантные сообщества (Olson, 1966).

Наземное доминантное сообщество составляют наиболее крупные, специализированные тетраподы, и сам этот тип формируется наиболее поздно. Более позднее формирование сообщества доминантного типа было, вероятно, связано со сложностью создания у тетрапод механизмов потребления и переработки растительной пищи, особенно вегетативных частей растений, содержащих клетчатку. С другой стороны, растительная биомасса представляла собой огромный, практически не ограниченный и доступный пищевой ресурс, освоение которого принципиально расширяло пищевую базу наземных позвоночных. В ранних сообществах тетрапод прогрессивное увеличение размеров было практически единственным путём пассивной защиты от хищников (Сенников, 1995). Однако увеличение размеров выше некоторого порогового значения приводило, вероятно, к тому, что наземные тетраподы, вытесненные из адаптивной зоны хищников, не могли найти на суше иного массового и доступного пищевого ресурса, кроме растительности. Заметим кстати, что самые крупные морские позвоночные питаются не растительностью, но также массовым и доступным кормом — планктонными организмами.

В истории жизни на Земле в результате биотических кризисов подвергалось дестабилизации, распаду и исчезновению в первую очередь доминантное сообщество (доминантный блок). Поэтому в истории наземных позвоночных были периоды как до формирования доминантного сообщества, например, в карбоне, так и после массовых вымираний, например, в начале триаса, в начале палеогена, когда на суше существовало только субдоминантное сообщество, состоявшее из мелких, слабо специализированных тетрапод.

Такие посткризисные сообщества по своей архаичной структуре пищевой сети напоминали более древние субдоминантные сообщества предшествующих этапов. Иными словами, экологические кризисы упрощали сообщества наземных позвоночных, уменьшали их диверсификацию и сложность структуры вплоть до выпадения целых блоков, отбрасывали эти сообщества в их развитии назад на целые периоды или этапы.

В историческом развитии сообществ тетрапод наземные субдоминантные сообщества играли ключевую роль (рис.6). Как упоминалось выше, они были своеобразным резерватом, где могли сохраняться реликты, где формировались новые прогрессивные группы, которые на следующем этапе развития выходили в крупный размерный класс и образовывали новое доминантное сообщество. В целом, имелась тенденция увеличения размеров и последовательной специализации различных форм субдоминантного сообщества и выхода их в доминантное. Переход из субдоминантного в доминантное сообщество имел направленный, векторный характер. Например, параллельная специализация хищника и растительнояда в сторону увеличения размеров приводила к вычлениению их связей из пищевой сети субдоминантного сообщества и переходу в доминантное, когда в структуре последнего появлялись экологические лакуны. В результате этого структура прежнего доминантного сообщества преобразовывалась, и происходило формирование нового доминантного сообщества.

В отношении генезиса водного сообщества тетрапод и рыб я разделяю мнение А.Р. Милнер (Milner, 1980, 1987) о том, что это сообщество сформировалось также вторично из наземного субдоминантного (рис. 6), так как все его тетраподные компоненты обнаруживают следы вторичной специализации к водному образу жизни. Переход из субдоминантного в водное сообщество имел направленный, векторный характер.

Не рассматривая здесь подробно всю историю наземных позвоночных в палеоэкологическом аспекте, отметим лишь некоторые моменты, связанные с их типологией и генетической преемственностью разных типов сообществ (рис. 6).

Вероятные предки тетрапод — кистепёрые рыбы входили в состав водных сообществ в качестве хищников (рыбоядов). К моменту освоения их потомками — первыми амфибиями суши, точнее, прибрежных биотопов, там уже должна была существовать достаточная кормовая база. Очевидно, к этому моменту суша была уже освоена разнообразной растительностью и многими группами беспозвоночных, в первую очередь, членистоногими. Таким образом, на суше уже сформировалось наземное сообщество, включавшее растения как продуцентов и беспозвоночных как консументов первого и, вероятно, более высоких порядков. Крупные нелетающие и, вероятно, не слишком подвижные девонские и ка-

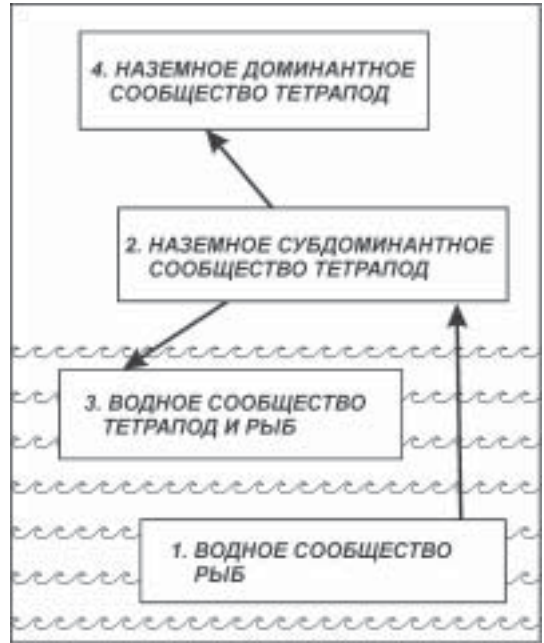


Рис. 6. Ранние этапы развития сообществ позвоночных.

менноугольные членистоногие, достигавшие максимальных размеров, предельных для данной группы при её морфо-физиологических ограничениях, демонстрируют ситуацию в этом раннем наземном сообществе. Освоение такой новой, пока никем не используемой кормовой базы, вероятно, и стало основной побудительной причиной выхода позвоночных на сушу (Kalandadze, Rautian, 1995a). Выход на сушу открывал возможность освоения нового биотопа с доступными объектами питания и отсутствием конкуренции и опасных хищников (Родендорф, 1970).

Выйдя на сушу, первые тетраподы надстроили в качестве консументов высших порядков пищевую пирамиду наземного сообщества. Это можно считать первым этапом формирования сообществ тетрапод — наземное субдоминантное сообщество прибрежных биотопов, базирующееся на членистоногих (Родендорф, 1970). Данный этап выделяется несколько условно, так как для амфибий нельзя исключить участия в водных сообществах, но он все же кажется необходимым для достижения тетраподного уровня организации и должен был иметь место в геологическом прошлом. Выйдя на сушу и став тетраподами, первые наземные позвоночные тем самым приобрели принципиально новые морфо-физиологические характеристики и начали формировать принципиально новые экологические типы.

Эти новые возможности тетрапод, преимущества тетраподной организации, в первую очередь, очевидно, весьма удачный в континентальных водоёмах новый экологический тип крокодилообразного хищника, затем позволили тетраподам легко войти в состав сообществ водоёмов и занять вершины пищевых пирамид в них. При этом не было принципиальных изменений, смены структуры пищевых связей и пищевой базы по сравнению с предковым сообществом. Тетраподы лишь надстраивали пищевую пирамиду, занимая верхние трофические уровни вместо или наряду с хищными рыбами и начиная вытеснять последних. Это привело к формированию водных сообществ тетрапод, вторичных по отношению к наземному субдоминантному. Исключительно глубокая вторичная специализация к водному образу жизни, накладывавшая резкий отпечаток на весь облик и все строение древних амфибий, перед этим ещё совсем недалеко продвинувшихся в приспособлении к наземному образу жизни, приводит многих палеонтологов к мнению о первичности водного сообщества тетрапод (Olson, 1966) и первичной водности его компонентов. Но при внимательном рассмотрении признаки вторичного приспособления к водному образу жизни обнаруживаются у каменноугольных амфибий (Milner, 1980, 1987) и даже у девонской ихтиостеги (Шмальгаузен, 1955, 1964).

Первое наземное субдоминантное сообщество, с конца девона до середины карбона — амфибийное, а к концу каменноугольного периода с появлением первых рептилий — амфибийно-капторинидно-пеликозавровое (Milner, 1980, 1987), занимало ограниченные биотопы: побережья и низменности в непосредственной близости от водоёмов. Только впоследствии, в конце карбона, с появлением диапсидных рептилий, представители этого субдоминантного сообщества осваивали более сухие возвышенности и формировали новое субдоминантное диапсидно-котилозавровое сообщество (Olson, 1966).

Из прибрежного амфибийно-капторинидно-пеликозаврового наземного субдоминантного сообщества с появлением первых растительноядных рептилий среди диадектоморф и пеликозавров и первых крупных хищников среди пеликозавров в конце карбона — начале перми сформировалось первое наземное доминантное синапсидное сообщество (Milner, 1980, 1987; Сенников, 1995; Berman et al., 2004). Это сообщество также существовало во влажных прибрежных и низменных биотопах (Olson, 1966, 1984). Таким образом, наземное доминантное сообщество тетрапод возникло наиболее поздно и вторично по отношению к наземному субдоминантному. Его формирование связано со

следующим, принципиально новым этапом освоения пищевых ресурсов суши после формирования субдоминантного сообщества, где тетраподы стали консументами второго и более высоких порядков, а именно, с переходом к непосредственному потреблению тетраподами растительной биомассы, то есть появлению специализированных консументов первого порядка среди них.

Наземное доминантное синапсидное сообщество, в котором преобладали зверообразные рептилии, пережило в поздней перми период расцвета и распалось во время самого масштабного в истории Земли биотического кризиса на границе перми и триаса. Этот кризис представлял собой важнейший поворотный момент в развитии жизни. В частности, произошла смена господствовавших в конце палеозоя терапсид на архозавров, преобладавших в мезозое, и, соответственно, позднепалеозойские синапсидные наземные доминантные сообщества сменились мезозойскими архозавровыми (динозавровыми).

В начале триаса, после массового вымирания на границе палеозоя и мезозоя, и распада наземного доминантного сообщества, сохранилось практически только котилозаврово-диапсидное субдоминантное сообщество (Olson, 1966), не считая коадаптивной пары протерозухид-листрозавр, которую можно рассматривать как начало формирования нового, триасового доминантного текодонтowo-дицинодонтового сообщества. Такой этап в начале триаса, когда наземное сообщество имело преимущественно субдоминантный характер, наиболее ярко был выражен в Восточной Европе, где листрозавры были редки и встречались спорадически, а новое доминантное текодонтowo-каннемейероидное сообщество сформировалось лишь к концу раннего триаса.

Триасовый период характеризуется смешанным типом наземных доминантных сообществ и быстрой их сменой, что говорит об определённой нестабильности. Это, вероятно, было связано с быстрыми темпами эволюции архозавров (ароморфной стадией развития) и вытеснения ими других групп. Первое триасовое наземное доминантное сообщество — текодонтowo-дицинодонтовое (а именно — текодонтowo-листрозавровое) известно с начала этого периода, но наиболее полно было развито в среднем триасе в виде текодонтowo-каннемейероидного сообщества. Уже в конце среднего и в начале позднего триаса это сообщество постепенно сменилось текодонтowo-ринхозавровым, а в позднем триасе, с появлением динозавров, в том числе растительноядных, — текодонтowo-динозавровым, где унаследованные от палеозоя растительноядные терапсиды — дицинодонты и своеобразные растительноядные триасовые диапсиды — ринхозавры становятся редкими.

Структура наземных сообществ в мезозое усложнилась. Впервые субдоминантное сообщество образовывалось не только из слабо специализированных форм, а из приспособленных именно к такому образу жизни небольших животных — лепидозавров, безхвостых и хвостатых амфибий, форм, специфических для субдоминантного сообщества и практически лишенных возможности выхода в доминантное. Достаточно вспомнить мегаланию и комодского варана — только в исключительных условиях из ящериц получались крупные доминантные хищники и то крайне инадаптивные. Начиная с триаса в массовом количестве появлялись древесные, планирующие и летающие тетраподы. В триасе произошел также массовый выход тетрапод в море, где формировались новые сообщества позвоночных водного типа (Каландадзе, Раутиан, 1994).

В ранней юре имел место новый экологический кризис, когда вымерли текодонты и другие триасовые группы крупных тетрапод, а в составе доминантного сообщества сохранились исключительно динозавры. В течение юры и мела динозавровое сообщество со сменой преобладающих в нём групп пережило несколько периодов расцвета (в конце

юры и в конце мела) и периодов обеднения и дестабилизации (ранняя – средняя юра, середина мела). Но, как отмечалось выше, поляризация доминантных и субдоминантных блоков наземного сообщества в позднем мезозое достигла максимума, и доминантное динозавровое сообщество полностью исчезло в конце мелового периода.

В начале кайнозоя (как и в начале мезозоя) сохранилось практически только субдоминантное наземное сообщество, а именно сообщество млекопитающих и мелких рептилий. И во время пермо-триасового биотического кризиса, и во время мел-палеогенового имел место в основном не конкурентный, а альтернативный способ замещения доминирующих групп — и терапсид, и динозавров. Но есть и существенные отличия. В триасе на суше продолжалось вытеснение палеозойских групп мезозойскими, кризис биоты вступил в новую стадию, мезозойские группы начали свою радиацию до вымирания предшествующих им групп, а сообщества долгое время были смешанными. В палеогене, после полного вымирания динозавров и других мезозойских форм и полного разрушения динозавровых доминантных сообществ, история формирования наземных доминантных сообществ позвоночных началась заново, с чистого листа. Новое доминантное сообщество млекопитающих формировалось достаточно долго, до эоцена.

В целом, в кайнозое структура наземных сообществ ещё более усложнилась. Олсон (Olson, 1966) пишет о доминантном (II типа) сообществе крупных млекопитающих и субдоминантном (III типа) сообществе рептилий, амфибий и мелких примитивных млекопитающих. Однако он замечает, что здесь в очень сложных сообществах эти типы выделяются менее чётко, чем в простых ранних сообществах тетрапод. Мы, действительно, можем лишь с некоторой степенью условности проследить в кайнозойских наземных сообществах вышеупомянутые блоки (доминантный и субдоминантный) (Сеников, 1995). В то же время, в кайнозое среди мелких млекопитающих принципиально большее значение приобрело потребление растительных кормов, появилось множество мелких специализированных растительноядов (консументов первого порядка), в первую очередь, грызунов. Их невозможно отнести к доминантному или субдоминантному блокам по определению. Это некий специфический промежуточный блок, обеспечивающий большую сложность и единство наземного сообщества. Классический субдоминантный блок по Олсону составляют амфибии, рептилии и насекомоядные млекопитающие. Вообще сложность структуры пищевых связей и многообразие компонентов в кайнозойских сообществах возросли, а поляризация отдельных блоков уменьшилась. И хищные, и растительноядные млекопитающие представлены большими рядами форм различной специализации и размеров. Важным экологическим фактором стало массовое развитие роющих млекопитающих. Большую роль в различных сообществах играют птицы, сложные трофические связи которых также с трудом укладывается в типологию Олсона. И млекопитающие, и птицы освоили водные биотопы, в том числе морские, занимая зачастую совершенно новые экологические ниши. На данном этапе, при преобладании млекопитающих и птиц, сообщества тетрапод отличаются высокой сложностью и целостностью структуры, дифференцированностью и взаимосвязанностью их различных соподчиненных блоков.

В такой тенденции усложнения структуры сообществ позвоночных можно видеть стремление к большей устойчивости, поскольку устойчивость сообщества обычно связывается с его сложностью и разнообразием компонентов, большим числом экологических ниш и связей в пищевой сети, сложностью его структуры (Olson, 1966; Пианка, 1981). Иными словами, последовательное усложнение и дифференцировка структуры сообществ позвоночных в их историческом развитии вело к усилению их целостности и устойчивости.

Суммируя вышесказанное, можно отметить следующие закономерности в типологии и истории сообществ позвоночных. Основными типами сообществ позвоночных по их структуре являются водные, наземные субдоминантные и доминантные сообщества, в большей или меньшей степени взаимосвязанные. Исходным типом сообществ тетрапод является наземное субдоминантное, происходящее от водного сообщества рыб (рис. 6). Субдоминантное сообщество играло ключевую роль в истории сообществ позвоночных, так как от него произошло сначала водное сообщество тетрапод и рыб, а затем — доминантное наземное сообщество тетрапод. С момента формирования доминантного сообщества именно смена сообществ данного типа во многом определяла ход и этапность филогенеза сообществ позвоночных и наземных сообществ в целом. Контрастность этапов в истории сообществ наземных позвоночных была связана с тем, что во время биотических кризисов доминантный блок наземных сообществ оказывался наименее устойчивым и наиболее подверженным дестабилизации, распаду и смене структуры. Субдоминантное сообщество, наиболее полно сохранявшееся после экологических кризисов, служило основным источником формирования новых доминантных (и водных) сообществ.

Таким образом, к перспективным задачам палеоэкологии позвоночных можно отнести дальнейшую разработку типологии сообществ, в первую очередь для кайнозоя, более детальное выяснение этапов, причин и закономерностей их развития и построение теории их эволюции (филогенеза). Результатом таких исследований должно быть создание непротиворечивой картины палеоэкологической истории позвоночных, согласованной с другими аспектами истории жизни на Земле, и, исходя из которой, можно будет получать прогностические выводы, в том числе и для анализа причин и хода развития экологических кризисов, биотических катастроф в истории Земли. Насущная задача преодоления современного, антропогенно спровоцированного экологического кризиса неразрешима без такой теоретической базы, то есть без понимания закономерностей и построения моделей экологических кризисов прошлого.

Работа проведена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы. Подпрограмма II» и при поддержке гранта РФФИ № 05-05-65146.

Литература

- Барсков И.С., Жерихин В.В., Раутиан А.С. 1996. Проблемы эволюции биологического разнообразия // Журн. общ. биол. Т. 57. № 2. С. 14–39.
- Вахрушев А.А., Раутиан А.С. 1992. Исторический подход в экологии: сущность и перспективы // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб: ЗИН РАН. С. 81–91.
- Вахрушев А.А., Раутиан А.С. 1993. Исторический подход к экологии сообществ // Журн. общ. биол. Т. 54. № 5. С. 532–553.
- Вернадский В.И. 1994. Живое вещество и биосфера. М.: Наука. 672 с.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Товарищество научн. изданий КМК. 542 с.
- Жерихин В.В., Раутиан А.С. 2000. Кризисы в биологической эволюции // Анатомия кризисов. М.: Наука. С. 29–50.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. 1992. Эвристическая модель эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб: ЗИН РАН. С. 65–80.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. 1993. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель эволюции сообщества и биоты // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 60–95.

- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. 1994. Сопряженная эволюция наземных и водных тетрапод конца палеозоя – начала мезозоя // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. С. 174–180.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 76–118.
- Раутиан А.С., Сенников А.Г. 2001. Отношения хищник–жертва в филогенетическом масштабе времени // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы / А.Г. Пономаренко, А.Ю. Розанов, М.А. Федонкин (ред.). М.: ПИН РАН. Вып. 4. С. 29–46.
- Родендорф Б.Б. 1970. Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных // Палеонтол. журн. № 1. С. 10–18.
- Сенников А.Г. 1988. Роль древнейших текодонтов в комплексах позвоночных Восточной Европы // Палеонтол. журн. № 4. С. 78–87.
- Сенников А.Г. 1995. Ранние текодонты Восточной Европы // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263. М.: Наука. 142 с.
- Сенников А.Г. 2004. Глобальный биотический кризис на границе перми и триаса: его характер и последствия // Докл. Всеросс. совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы» Казань, 14–15 июля 2004 г. Казань: Казанск. гос. ун-т. С. 60–63.
- Сушкин П.П. 1922. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата // Природа. № 3–5. С. 3–31.
- Шмальгаузен И.И. 1955. Некоторые данные об образе жизни древнейших стегоцефалов (*Ichthyostegidae*) // Труды Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 21. Л.: АН СССР. С. 401–418.
- Шмальгаузен И.И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука. 272 с.
- Berman D.S., Henrici A.C., Kissel R.A. et al. 2004. A new diadectid (*Diadectomorpha*), *Orobates pabsti*, from the Early Permian of Central Germany // Bull. Carnegie Mus. Natur. History. No. 35. P. 1–36.
- Chatterjee S. 1985. *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 309. No. 1139. P. 395–460.
- Kalandadze N.N., Rautian A.S. 1995a. Biocenotic prerequisites for the emergence of the vertebrates on land // Paleontol. Journ. Vol. 29. No. 4. P. 172–178.
- Kalandadze N.N., Rautian A.S. 1995b. Physiological prerequisites for the utilization of plant resources by land vertebrates // Paleontol. Journ. Vol. 29. No. 4. P. 179–185.
- Milner A.R. 1980. The tetrapod assemblage from Nyrany, Czechoslovakia // The terrestrial environment and the origin of land vertebrates / Panchen A.L. (ed.). London, N.Y.: Acad. Press. Ed. Systematics Association. Spec. Vol. No. 15. P. 439–496.
- Milner A.R. 1987. The Westphalian tetrapod fauna, some aspects of its geography and ecology // J. Geol. Soc. London. Vol. 144. No. 3. P. 495–506.
- Olson E.C. 1952. The evolution of a Permian vertebrate chronofauna // Evolution. Vol. 6. No. 2. P. 181–196.
- Olson E.C. 1966. Community evolution and the origin of mammals // Ecology. Vol. 47. No. 2. P. 291–302.
- Olson E.C. 1976. The exploitation of land by early tetrapods // Morphology and biology of reptiles / Bellairs A.A., Cox C.B. (eds.). Lond.-N.Y.: Acad. Press. P. 1–30.
- Olson E.C. 1977. Permian lake faunas: a study in community evolution // J. Paleontol. Soc. India. Vol. 20. P. 146–163.
- Olson E.C. 1983. Coevolution or coadaptation? Permo-carboniferous vertebrate chronofauna // M. Nitecki ed. Coevolution. Lond.- N.Y.: Acad. Press. P. 307–338.
- Olson E.C. 1984. Origine et evolution des communautes biologiques de vertebres permo-carboniferes // Ann. Paleontol. (Vertebr.-Invertebr.) Vol. 70. Fasc. 1. P. 41–82.
- Sennikov A.G. 1996. Evolution of the Permian and Triassic tetrapod communities of Eastern Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 120. P. 331–351.

УДК 568.1.:551

Эволюция позднепалеозойских тетрапод как эволюция их биоморф

М.Ф. Ивахненко

Палеонтологический институт РАН

E-mail: mivah@paleo.ru

Реконструирование биоморф (жизненных форм) примитивных тетрапод позднего палеозоя показывает тесную связь эволюции биоморф с достижением определенных морфофизиологических уровней. Это и процессы шли параллельно и независимо в различных филумах наземных тетрапод, как результат их прогрессивной морфологической эволюции. Развитие в целом определялось схемой эволюции растительноядной мегабиоморфы: исходная нанофагия – омнифагия – факультативная фитофагия – облигатная фитофагия. Хищная мегабиоморфа строго коррелирована с растительноядной.

Ключевые слова: тетраподы, биоморфы, поздний палеозой.

Реконструирование образа жизни и биоморф для различных групп тетрапод палеозоя предпринималось неоднократно (обзор по отдельным группам см. Ivakhnenko, 2003). Но, видимо, следует попытаться свести все имеющиеся данные в единую систему и рассмотреть процесс эволюции примитивных тетрапод как процесс закономерной трансформации их биоморф. Следующим шагом должен быть анализ конкретных известных нам сообществ тетрапод конца палеозоя для выявления их структур и расшифровки общего направления их развития. Возможно, полученные результаты помогут и выявить причины крайне интересного и пока слабо изученного кризиса в наземных сообществах на границе палеозоя и мезозоя.

Восстановление экобиоморф (объяснение термина см. Быков, 1983) ископаемых тетрапод, особенно древних и примитивных групп, является очень сложным процессом, пока крайне плохо разработанным в понятийном отношении. В значительной мере это связано с фрагментарностью имеющегося материала и недостаточно детальной морфологической изученностью многих групп. Трудности с восстановлением образа жизни консументов первого порядка, видимо, в значительной степени связаны со своеобразными и далеко пока не ясными особенностями слоя продуцентов.

Однако не следует отказываться от предварительных и в определенной степени условных гипотез относительно образа жизни различных групп древних тетрапод. Даже слабо обоснованные реконструкции могут быть использованы для изучения закономерностей смен элементов фаунистических комплексов в истории конкретного региона. В свою очередь, выявление в различных сообществах возможных экоэквивалентов позволяет подтверждать или корректировать наши предположения о возможном образе

жизни. Надо только с известной осторожностью оперировать любыми высказываемыми гипотезами, и рассматривать их как рабочие соображения, требующие дальнейшей разработки и проверки. В любом случае анализ эковиоморф тетрапод существенно дополняет наши представления о фаунах и позволяет провести хотя бы частичное реконструирование структур конкретных сообществ. А такие, пусть самые предварительные соображения, могут служить источником сведений при восстановлении этапов развития фаун в целом и в понимании закономерностей их смен.

Опыт показывает, что минимальный приемлемый таксон для подобного анализа — таксон семейственной группы. Как правило, семейства являются наиболее «устойчивыми» при различных перестановках в системах. При наличии нескольких форм в семействе, мы, как правило, вынуждены принимать обобщенную реконструкцию, поскольку для понимания сути детальных отличий близких форм просто пока не хватает знаний.

Выход на сушу

Эволюция биоморф тетрапод началась с выхода на сушу. Известные нам наиболее примитивные тетраподы (ихтиостеги и близкие к ним) бесспорно, дефинитивно являлись крупными водными хищниками. Их морфология плохо согласуется с главной проблемой — зачем они могли выходить на сушу. Разумеется, известная гипотеза о «переползании» рыб из водоема в водоем в жарком климате не может даже рассматриваться всерьез. За тот срок, что отпущен рыбе на суше, никаких существенных перестроек в ее организме не могло произойти. Для превращения в тетраподу надо не только «выходить», но и какое-то время активно «обитать», то есть жить и питаться на суше. Разумеется, известные нам примитивные лабиринтодонты не могли питаться на суше, как это иногда предполагается (см., например, Gregory, Raven, 1941). Пищей могли служить только относительно мелкие наземные беспозвоночные, однако плоские, широкие черепа лабиринтодонтов, почти субвертикальные оси орбит, отсутствие возможности боковых движений головы (см. строение первого шейного позвонка; Шишкин, 2000) не согласуются с возможностью питания на суше.

Основным сенсорным органом была сейсмочувствительная система, не только бесполезная на суше, но и легко подверженная высыханию, поскольку открыта во внешнюю среду. Поэтому я принимаю концепцию первичного формирования тетрапод при выходе на сушу личиночной стадии рипидистий (Romer, 1956, 1957, 1967, 1974; Cox, 1967; Olson, 1972, 1976). Эта гипотеза прежде всего отвечает на главный вопрос — зачем. В добавление к общепринятому предположению о прессе водных хищников следует признать, что для молодежи было и давление со стороны взрослых особей (Olson, 1972), что связано с необходимостью разделения экотопов обитания личинок и взрослых особей (Ivakhnenko, 2003). Об этом свидетельствует сохранившееся и много позже разделение экотопов обитания молодежи и взрослых форм у водных хищников — не только у лабиринтодонтов, но даже у современных крокодилов. Морфологическое формирование тетраподной конструкции и эффективное освоение суши являются хотя и связанными, но различными процессами (возможно, даже не совсем одновременными). Сразу после выхода на сушу личинок исходная группа рыб формально перестала быть таковой. Для активной жизни на суше личинки должны были пройти преобразования по крайней мере следующих систем: локомоторного и дыхательного аппаратов; формирование защитного кожного покрова и наземных органов чувств. Все эти проблемы рассмотрены в многочисленных специальных работах (см. Panchen, Smithson, 1987; Carroll, 1992 и многие др.). Следует лишь сделать ряд замечаний.

У наземной относительно некрупной личинки, при ундулирующих движениях тела и при специфическом выносе конечностей, кожные лепидотрихии должны исчезнуть. Взрослая стадия наследует идеальный для прибрежных зарослей гелофитов плавник из гибких элементов — фаланг, пальцев.

Преобразования аппарата дыхания, видимо, были результатом сложного процесса комплексной перестройки. Возможно, при передвижении по суше, при взятии с земли добычи, пришлось оторвать плечевой пояс от черепа. В результате разрушился аппарат оперкулярного насоса, который невозможно было использовать на суше. Если у кистеперых не было легких, то подобные структуры есть у двоякодышащих и, следовательно, не уникальны. Должен был сформироваться особый механизм вентиляции легких. Возможно, личинки могли использовать подъязычный аппарат, что вызвало редукцию гулярных покровных костей.

Формирование защитного покрова кожи могло быть связано с кератинизацией эпидермиса (Gans, 1970) и образованием своеобразных чешуй, имевших ороговение только по краям и внешней поверхности. Об этом говорит отсутствие покровной скульптуры на костных подложках чешуй на вентральной поверхности тела у более позднего дискозавриска *Utegenia* (Ивахненко, 1987).

Для органов чувств на ископаемом материале могут быть сделаны выводы пока только для слуховой области. Конечно, первые четвероногие обитатели суши не могли иметь совершенной системы звукопередачи. Однако все известные нам самые примитивные группы тетрапод в отличие от всех групп рыб имеют овальное окно слуховой капсулы. Гиомандибула рыб дистальной частью плотно прилегает к покровным костям (Smithson, Thomson, 1982), а одной из проксимальных головок — к мозговой коробке в области вестибуля. Это делает возможным связь покровов и чувствительных к колебаниям клеток. Возможно, для примитивной звукопередачи было достаточно контакта покровных костей и эндолимфы вестибуля через посредство массивной гиомандибулы (мало отличающийся механизм звукопередачи сохраняют до наших дней *Urodela*: Barry, 1963). При такой звукопередаче первично могли быть использованы и другие пути прохождения колебаний: челюстная, оперкулярная (Татаринов, 1958).

И еще одно важное замечание. Нередко высказывается мнение, что при формировании тетрапод могли быть реализованы два пути: и выход личинок после вылупления на сушу, и откладывание в относительно наземных условиях яиц, по тем же причинам (Romer, 1956, 1957, 1967, 1974; Olson, 1972, 1976). По современным данным, рецентные группы амфибий (*Batrachiformes*, с латитабулярной конструкцией черепа) возможно, монофилетического происхождения (см. Parsons, Williams, 1962, 1963; Bolt, 1969; за исключением *Caecilia*: Carroll, 2001), и все представлены только анамниями. Среди потомков многочисленных иных групп тетрапод (*Reptiliformes*, с ангуститабулярной конструкцией черепа) анамнии не известны. Можно высказать осторожное предположение, что два пути по-разному осуществлялись в линиях лати- и ангуститабуляр. Последние могли иметь относительно наземное яйцо, с уже сформированными общими примитивно-амниотическими структурами.

Первые «прототетраподы», факультативно-водные по взрослой стадии, использовали для размножения, скорее всего, не сушу в общепринятом смысле слова, а густые прибрежные заросли гелофитов. В этом случае роль их личинок, даже приобретающих некоторые черты наземной специализации, как обитателей суши, была крайне мала. Основную биоморфу образовывали взрослые формы, крупные постоянноводные ихтиофаги, как и их непосредственные предки — кистеперые рыбы.

Лабиринтодонты: морфология и биоморфы

Для ряда групп более поздних лабиринтодонтов (и лагитабулярных, и ангуститабулярных) нам известны водные личинки, и, видимо, эти группы в большинстве представляют уже следующий уровень — «лабиринтодонтный» (Ivakhnenko, 2003), облигатноводный (обе стадии обитают в воде). Возврат личинки в воду мог быть связан либо с появлением новых, более удобных экотопов, либо с прессом уже сформировавшихся к этому времени более наземных групп, но разделение экотопов личинок и взрослых особей строго сохраняется. Совместного нахождения остатков личинок до метаморфоза и взрослых особей нет даже при нахождении остатков в одном местонахождении — они разделены по слоям (Ивахненко, 1981; Кузнецов, Ивахненко, 1981).

Многие группы лабиринтодонтов этого уровня сохраняют фолидированный кожный покров (Broili, 1927; Romer, Witter, 1941; Colbert, 1955; Boy, 1978; Ивахненко, 1987). Нередкая редукция фолидоза у многих групп и даже в ходе онтогенеза у взрослых особей некоторых *Discosauriscinae* (Ивахненко, 1981, 1987) не противоречит гипотезе об унаследованности такого покрова от личинок предыдущего уровня. На основании наличия фолидоза кожи у лабиринтодонтов многие исследователи делают вывод об относительно небольшом значении кожного дыхания для животных этого уровня (Gans, 1970; Romer, 1972). Реберное дыхание, при известном специфическом строении реберной бочки, как правило, так же исключается (Gans, 1970). В таком случае первичный всасывающий насос может реконструироваться в подъязычной области. Но такая конструкция возможна только для личинок, с их коротким, широким параболическим черепом (Шишкин, 1973). Видимо, ряд водных групп использовал вновь для дефинитивного дыхания внутренние жабры (например, *Dvinosauridae*, *Discosauriscidae*). Однако исходный оперкулярный нагнетательный аппарат исчез, и механизм вентиляции жабр для этих групп пока неясен - возможно, для этого использовались расширенные шейные ребра.

Для большинства форм лабиринтодонтов, не имевших внутренних жабр и с удлинённым зауженным черепом, рото-глоточное дыхание становится неэффективным. Видимо, здесь формируется иной аппарат вентиляции легких. Плечевой пояс приобретает особое строение — это жесткая рама из ключиц и межключицы, сближенная с затылочным краем черепа. Прескапулярные отростки ключиц высоко подняты вверх, а широкая вентральная пластина, сложенная длинным передним отростком межключицы и подстилающими его плоскими телами ключиц, далеко вдаётся в подъязычную область (например, у *Platyoposaurus* занимая почти всю наиболее широкую заднюю треть неба). Возможно, дыхание осуществлялось нагнетающим насосом при помощи качательных движений рамы плечевого пояса, что вызывало расширение ротовой полости за счет отведения вниз вентральной пластины. Эти движения могли осуществляться стерноклейдомиастоидными мышцами, прикреплявшимися к хорошо развитым гребням на клейтруме и прескапулярном отростке ключицы и гребне на постероventральной поверхности *apex cornu* таблитчатой кости. Разумеется, такие движения исключены при передвижении по суше, но возможны при нахождении во взвешенном состоянии в воде. Может быть, появление в эволюции большинства групп *Batrachomorpha* «открытого» неба (сильное увеличение межптеригонидных вырезов) связано с расположением здесь, в средней части неба, мембран, покрытых толстым слоем сильно васкуляризованной ткани, которая играла роль дополнительных «легких», расположенных перед нагнетающим насосом, а не позади него, как легкие. Роль тканевой полости рта в дыхании современной лягушки достаточно велика (Gans et al., 1969).

Как основной орган обнаружения добычи сохраняется сейсмочувствительная система. Интересно, что отпечатки каналов сейсмочувствительной системы на каналовых покровных

костях черепа появляются поздно в онтогенезе, перед метаморфозом (Шишкин, 1973, с. 152). Разумеется, наличие отдельных сенсорных плакод у личинок лабиринтодонтов, аналогичных плакодам личинок современных амфибий, не фиксируется на ископаемом материале. Но единая каналовая система, подобная таковой рыб, видимо, формировалась поздно в онтогенезе лабиринтодонтов. Позднее формирование такой системы могло быть унаследовано от «прототетраподного» уровня, когда открытые во внешнюю среду каналы прорывались только перед уходом в воду. Примерно в это время, насколько можно судить, изменяется форма черепа личинки (Шишкин, 1973, с. 155) и начинают формироваться так называемые «ушные вырезки». Совместное функционирование водной сейсмодатчиковой системы и органов воздушной звукопередачи у одного животного плохо согласуется, и, видимо, эти структуры могут быть интерпретированы скорее как результат развития преопрекулярного сейсмодатчикового канала, дивертикула подглазничной линии, для образования усиленных стереоскопических «датчиков» позади глаз. Видимо, этот тканевый мешок механически поддерживался остатком гиомандибулы — удлиненной косточкой, часто жестко связанной с окружающими костными структурами и обычно интерпретируемой как «слуховая косточка». Интересно, что у ряда групп, не имеющих затылочной «ушной вырезки», похожие структуры формируются в иных областях — например, у гефиростегида *Enosuchus* (Конжукова, 1955, рис. 30) глубокие каналы расположены симметрично над орбитами. У антракозавров обычно наиболее развиты участки инфрадентальных каналов на угловой кости нижней челюсти (Holmes, 1989, рис. 13А).

Основная мегабиоморфа постоянноводного ихтиофага для большинства групп лабиринтодонтов сохраняется. Они имеют укрупненные клыкообразные зубы на костях небного комплекса (а *Vatrachomorpha* и в симфизной области нижних челюстей). Небольшой спектр близких микробиоморф у лабиринтодонтов различных групп морфологически различается преимущественно пропорциями предглазничной части черепа. Возможно, степень удлиненности или расширенности морды была связана с различной стратегией охоты — подстерегающие или активно плавающие хищники (Губин, 1991).

На этом же морфофизиологическом уровне формируются и мелкие нанофаги (типа *Discosauriscidae* и некоторых других групп), и даже примитивные консументы первого порядка — растительнояды-альгофаги типа *Leptogophidae* (Bulanov, 2003). Эти группы сохраняют сейсмодатчиковую систему (а, возможно, и внутренние жабры) и поэтому являются облигатно-водными. Нанофаги характеризуются небольшими размерами, отсутствием специализированных клыкообразных зубов. Для дальнейшего будет интересно отметить такие черты строения черепа альгофагов, как расширенная предглазничная часть черепа, усиленная резцовая область, латерально расширенные, почти лепестковидные буккальные зубы, развитые многорядные полосы небных зубов.

Как мы видим, на примитивном облигатно-водном морфофизиологическом уровне преобладала мегабиоморфа крупного хищника. Это естественно, поскольку ниши консументов низшего порядка уже были заняты разнообразными рыбами.

Амфибии: формирование и биоморфы

Следующим морфофизиологическим уровнем мог быть «амфибийный», факультативно-наземный (взрослая стадия обитает на суше). Для данного уровня основными должны были быть иные преобразования — оптимизация для дефинитивной стадии дыхательного аппарата, кожного покрова и наземных органов чувств.

Выход взрослой стадии на сушу первично должен был лимитироваться оптимальными небольшими размерами, что было связано с размерами добычи (видимо, в основном

мелкие членистоногие). Поэтому в качестве всасывающего насоса мог наследоваться подъязычный аппарат (как это сохраняет большинство современных амфибий), либо подвижные шейные ребра (косвенно об этом может говорить связь диафрагмы млекопитающих в эмбриогенезе с шейным отделом, наличие сходных мышц у других групп: Gans, 1970). Большинство групп, по нашей интерпретации принадлежащих к этому уровню, характеризуется относительно короткими и широкими черепами (Dissorophoidea-Anura среди Batrachomorpha, Nycteroleteromorpha среди Parareptilia, Gephyrostegida среди Anthracosauria), нередко с остатками хорошо развитого и окостеневшего подъязычного аппарата.

Столь же не сложно решаемой задачей для первично мелких амфибий могла быть и оптимизация кожных покровов. Какое-то время мог сохраняться и первичный фолидоз «лабиринтодонтного» уровня (крайне специфический, и явно не соответствующий фолидозу рептилий). В ряде случаев проблема могла решаться при помощи воскообразных покрытий (как у ряда современных Anura). Однако эти и подобные пути хороши только для очень мелких форм. Основным на данной стадии, видимо, было формирование железистой «лиссамфибийной» кожи (Anura, Urodela). Возможность такого строения кожи показано для Nycteroleteromorpha (Ивахненко, 1987, с. 104), для гефиростегоида *Enosuchus* (там же, с. 105). Может быть, проницаемость кожи у современных «лиссамфибий» гипертрофирована (Frolich, 1977).

При переходе к амфибиотическому образу жизни у взрослой стадии сейсмочувствительная система, как функционирующий аппарат, исчезала. Однако в ряде случаев могли сохраняться некоторые обрамляющие костные структуры. Например, у батрахоморфов в линии, ведущей к Anura, сохранялась полость усиленного преоперкулярного канала, между специальным давлением в верхней части чешуйчатой кости и стерноклейдомастоидной и депрессорной мускулатурой. Здесь образовывалась тимпанальная часть полости среднего уха, а слуховая косточка начинала функционировать в качестве проводника звуковых колебаний (Татаринов, 1962). Практически при заполнении воздухом полостей, оставшихся после редукции сейсмочувствительной системы, конструкция оказывалась преадаптированной к работе в качестве органа слуха, морфологически мало изменившись даже у анур (Bolt, 1985). Возможно, аналогичные процессы проходили у примитивных Parareptilia (Nycteroleteromorpha), у предков которых, Discosauriscida, также имелась преоперкулярная вырезка. Для большинства Nycteroleteromorpha характерно наличие очень крупной, порой гипертрофированной ушной вырезки с очень большой тимпанальной частью полости среднего уха. Иногда даже можно предполагать наличие у них специальных «паротикальных» желез, смачивавших барабанную перепонку (Ивахненко, 1997).

У Anthracosauria «ушной вырезки» нет. Их амфибийные потомки могли сохранять сейсмочувствительную систему в виде коротких участков надглазничных каналов, очень глубоко углубленных в кость (*Enosuchus*), или части инфрадентальных каналов на нижней челюсти (Chroniosuchidae). В первом случае это могло быть связано с погружением канала в толщу мягкой кожи в периоды пребывания на суше, как известно для некоторых современных Urodela, а во втором — с плаванием в полупогруженном состоянии для водного хищника. Видимо, в этих случаях долго сохранялся первичный безтимпанальный аппарат. В целом на данном уровне основные преобразования связаны, по крайней мере в примитивной конструкции, с определенными физиологическими перестройками, явно более существенными, чем морфологические (Martin, Nagy, 1977).

Типичные примитивные амфибии могли быть только некрупными нанофагами. Для Batrachomorpha биоморфа амфибийного нанофага стала высшим достижением (Anura).

Однако в эволюции разных групп этого морфофизиологического уровня известны и относительно крупные амфибиотические прибрежные хищники, возможно, близкие по образу жизни к крупным современным жабам. В зубных рядах челюстей или на небе у них обычно есть клыкообразно увеличенные зубы (*Dissorophidae*, *Bystrowianidae*, *Tokosauridae*). Среди поздних групп известны крупные вторичноводные ихтиофаги (*Chroniosuchidae*), сформировавшиеся в специфических обстановках поздней перми Восточной Европы с дефицитом лабиринтодонтов. Возможно, эта группа амфибий даже обитала в солоноватых водоемах, поскольку они имеют предглазничные окна, которые вполне могут быть связаны с солевыводящими железами (очень похожая структура у *Trematorpidae* трактуется именно так: Bolt, 1974). Необычную биоморфу образуют очень плоскоголовые группы (семейство *Lanthanosuchidae*). Подобная биоморфа известна и среди *Batrachomorpha* (семейство *Zatrachydidae*). У этих групп небо покрыто «теркой» шагреневых зубов, ряды которых, радиально расходясь из центров окостенений, образуют сплошные поля. Возможно, животные обитали в мелких, засоленных водоемах и питались панцирными рачками, которые раздавливались во рту полями шагреневых зубов, то есть, были своеобразными склеробионтами.

Более необычным для возможных амфибий был явно переход к облигатной растительнойности, видимо, к питанию мягкими водными растениями. В данном случае речь идет о такой группе, как *Pareiasauroidea* (*Parareptilia*). Эти животные, не имевшие кожного фоллидоза и реберного дыхания, формально должны рассматриваться как амфибии (пока нам не известен их способ размножения). Как вполне понятно, наличие лиссамфибийного кожного покрова (поверхность черепа и туловищных окостенений покрыта специфическими ямками, видимо, вмещавшими кожные железы: Findlay, 1970;Ивахненко, 1987) противоречит крупным размерам животных (длина тела могла достигать 3 м). Возможно, физиология этих животных далеко не полностью соответствовала физиологии современных амфибий и не имеет аналогий у современных тетрапод. Однако возможно и то, что примитивные группы могли легко переходить к облигатно-водному образу жизни, при котором размеры (и площадь поверхности) тела уже не играют решающей роли. Во всяком случае, челюстной аппарат этих животных (*Rhipaeosauridae*, *Elginiidae*, *Bradysauridae*, *Pareiasauridae*) по общему плану строения был очень близок к уже описанному выше челюстному аппарату постоянноводных растительнойядов-альгофагов (*Leptorophidae*). У этих групп ротовая полость широкая, нет структур вторичного неба, но всегда развиты многорядные полосы иногда многовершинковых небных зубов, что может быть связано с захватыванием мягких масс пищи при помощи языка. Зубная система практически не дифференцирована, хотя заметно некоторое укрупнение захватывающих передних зубов. Продольно расширенные, нередко лепестковидные буккальные зубы практически не окклюзируют и не стираются, образуя лишь барьер, препятствующий вываливанию масс пищи.

Как мы видим, биоморфный спектр древних амфибий мог быть достаточно широким, к тому же его явно ограничивали более прогрессивные рептилии. Однако настоящих растительнойядов среди них нет, кроме весьма специфических альгофагов, а эта биоморфа, как мы видели, известна и у лабиринтодонтов.

Рептилии: формирование

Растительность предоставляет собой наиболее богатые пищевые ресурсы суши, и совершенствование растительнойности было генеральным направлением в эволюции групп тетрапод «рептилийного», облигатно-наземного (все стадии развития проходят на суше) морфофизиологического уровня.

Очевидными существенными преобразованиями на этом уровне должны быть изменения в органах чувств, дыхательном аппарате и в строении защитного кожного покрова. Эти преобразования связаны в значительной степени с появившейся необходимостью и возможностью значительного увеличения размеров тела на суше. Они преформированы на предыдущих уровнях и будут иметь много общего у разных групп. Но, бесспорно, наблюдаются и определенные различия. Диапсидные рептилии имеют реберное дыхание, млекопитающие — реберно-диафрагмальное, аппарат дыхания черепах очень своеобразен. В то же время парарептилии и диапсидные группы при всем их различии имеют много общего в строении некоторых других важных систем, например, в строении слухового аппарата и кожного покрова. Тероморфы по этим важным структурам явно существенно отличались.

Примитивные группы (Captorhinomorpha, Ophiacomorpha) сохраняют исходную конструкцию слухового аппарата из массивной, неподвижной слуховой косточки, дистальным краем подходящей к поверхностным слоям кожи, а проксимальным упирающейся в края овального окна слуховой капсулы (Heaton, 1979; Carroll, 1991). В неподвижности слуховой косточки иногда видят препятствие для воспринимания звуковых колебаний (Carroll, 1992). Другие исследователи признают возможность передачи звуковых колебаний малой амплитуды (Watson, 1948, 1954) и даже показывают это экспериментально (Tumarkin, 1955). У *Diadectes* массивная слуховая косточка (Olson, 1962, рис. 5; 1966а, рис. 108) явно неподвижна, имеет типичное для гиомандибулы строение, но с очевидной оптимизацией, расширением латеральной, воспринимающей звук поверхности. У черепах, практически при отсутствии барабанной перепонки и перекрытии этой области роговыми щитками, звукопередача через stapes играет очень существенную роль (Wever, Vernon, 1956). Дальнейшая оптимизация, с формированием тимпанальной области, проходила явно независимо в различных группах (Barry, 1963; Olson, 1966b; Romer, 1966). В лепидозавровом стволе (принимается здесь в понимании Gow, 1975) изгибание вперед квадратной кости образовывало полость между ней и шейной мускулатурой. У офиакодонтных пеликозавров (и Varanopidae) и в архозавровом стволе такая полость формировалась путем разрастания назад затылочного фланга парокципитального отростка (для *Pseudosuchia* см. Ewer, 1965). Среди Theromorpha барабанная перепонка, скорее всего, формируется только у высших групп (Allin, 1975, 1986; Татаринев, 2000; Ивахненко, 2003; Ivakhnenko, 2003). Примитивные группы имели очень специфический слуховой аппарат, связанный со специальной структурой на нижней челюсти (Ивахненко, 2003) — периаугулярной полостью, унаследованной от инфрадентального сейсмодатчика канала лабиринтодонтных предков.

Одной из важных проблем при облигатном пребывании на суше была защита тела от высыхания. Лиссамфибийный путь, связанный с формированием слизевых кожных желез, одевающих тело специфическим «водоемом», не пригоден для ксерофилов. Такой покров удерживает влагу лишь немногим эффективнее открытой водной поверхности. Второй путь — развитие покрывающего тело фолидоза. Это достаточно перспективный путь всех рептилий (Archosauromorpha, Lepidosauromorpha, Chelonia). В то же время сплошной чешуйчатый покров, прекращая транспирацию воды и дыхание через кожу, приводит к значительным физиологическим перестройкам и существенно меняет структуру кожи. Анализ отличий в строении кожи и физиологии рептилий и современных млекопитающих (Татаринев, 1976) не позволяет принять гипотезу о наличии у предков последних рептильного изолирующего фолидоза. Следовательно, для тероморфов остается третий путь — млекопитающий, создание на теле паровоздушной прослойки при помощи шерсти и потовых желез. Такой покров будет не только препятствовать излишней

транспирации воды, но и в определенной степени защищать от перегрева (Cowles, 1957). Естественно, речь должна идти о первичной, возможно, остеобразной шерсти, игравшей только роль пористого покрова, регулирующего испарение. Специализация такой ости в определенных местах тела как тактильно-сенсорных датчиков приводила к формированию вибрисс (Brink, 1956), характерных для многих групп примитивных Theromorpha (см. Ivakhnenko, 2003). Шерстно-потовый покров позволял постепенно оптимизировать физиологические механизмы защиты от высыхания. Путь оптимизации первичного шерстного покрова с образованием подшерстка мог быть связан уже с появлением гомейотермности, и соответствовать маммальному морфофизиологическому уровню (Crompton et al., 1978).

Рептилии: первичные биоморфы (нанофаги, омнифаги, фруктифаги)

Таким образом, формирование «рептильного» морфофизиологического уровня в различных группах примитивных тетрапод шло явно независимым путем, как процесс независимого освоения принципиально новых экотопов. Как правило, этот процесс начинали мелкие формы, которые относительно легко приспосабливаются к условиям существования в новых обстановках. Поэтому начальные, наиболее примитивные из известных нам групп, практически для всех основных стволов представлены почти исключительно нанофагами. Примерами могут служить все примитивные группы крупных стволов тетрапод, достигших рептилийного уровня, для которых они известны — Captorhinomorpha (Protorothyrididae), Parareptilia (Procolophonida), Diapsida (Araeoscelidia, Younginiformes, Prolacertilia), Ophiacomorpha (Varanopidae), Theromorpha (Haptodontidae, Scaloposauridae, Nikkasauridae). Биоморфа наземного нанофага у Lepidosauria и по наше время является преобладающей.

Среди наиболее примитивных групп растительнояды практически не известны. Возможное исключение составляют, может быть, представители Parareptilia — Nustiphruetidae. Эти животные могли быть амфибионтными альгофагами (Ивахненко, 1990), подобно своим дальним амфибийным родственникам — упоминавшимся выше Nusteroleteromorpha. Интересно, что основные особенности строения челюстного аппарата всех этих групп полностью совпадают. Nustiphruetidae тоже имеют расширенную ротовую полость, широкие полосы небных зубов, недифференцированные челюстные зубы с несколько усиленными резцами и расширенными продольно буккальными.

Мегобиоморфа мелкого нанофага вряд ли в примитивных группах могла быть непосредственно исходной для других биоморф. Это диктуется необходимостью сохранения относительно мелкого размера, а так же доступностью и калорийностью корма. Единственный путь выхода из ситуации — постепенный переход от чистой насекомоядности к омнифагии, к увеличению процента растительной компоненты и приобретению сначала факультативной растительноядности (Hotton et al., 1977). Возможно, такой переход начинался при поедании беспозвоночных совместно с растительностью, в которой они находились (например, фруктификаций, плодовых тел грибов). Постепенно это привело к формированию факультативных растительноядных, точнее, всеядных форм, поедавших и беспозвоночных (и любую доступную по размерам добычу), и наиболее питательные части растений, даже независимо от наличия в них членистоногих (омнифагия). Видимо, именно к таким омнифагам относятся многочисленные группы средних по размерам животных, которых различные исследователи относят то к растительноядам, то к нанофагам (из примитивных групп, например, Captorhinidae, Protorosauridae,

Procolophonidae, Microuraniidae, Ictidorhinidae, Hipposauridae, Burnetiidae, Dviniidae и многие другие). Здесь «средний размер» животного имеет определенный смысл — некоторое повышение размера относительно размера насекомояда дает возможность пользоваться более широким спектром добычи (мелкими позвоночными, например), но предел укрупнению ставит опасность лишиться столь удобной добычи, как насекомые.

Процесс увеличения доли растительного (не требующего сложной охоты) компонента в рационе привел к формированию мегабиоморфы облигатных растительноядов, однако первично связанных только, скорее всего, с генеративными частями растений, относительно легко усваиваемыми и питательными (фруктифагия). Среди палеозойских тетрапод есть группа с несколько необычной биоморфой. Это примитивные Diadectidae (см. Berman, Sumida, 1995), Niaftasuchidae, Venyukoviidae, Ulemicidae, Rhopalodontidae, Caseidae, Bolosauridae, Belebeyidae. Как правило, это примерно среднего размера животные, со своеобразно устроенной зубной системой. Ее отличительной особенностью является наличие торчащих вперед долотовидных резцов. При этом буккальные зубы челюстей могут быть весьма различными — от примитивных лепестковидных до давящих, уплощенно-бугорчатых. У наиболее специализированных групп может даже возникать упорядоченная окклюзия буккальных зубов, при которой площадки стирания антагонистов образуют специальные структуры для обработки пищи, как, например, у Belebeyidae (Ивахненко, Твердохлебова, 1987). При слабой степени специализации имеется высокий носо-плоточный проход, при более высокой развивается вторичное костное небо. Сопоставление строения их зубных систем наводит на мысль, что все эти группы питались какими-то сочными частями растений, требующими срывания резцами, с дальнейшим прямым проглатыванием или примитивной обработкой в ротовой полости. Остатки представителей этих групп, как правило, не очень часты в ориктоценозах, хотя в отдельных местонахождениях могут образовывать скопления с относительно редким присутствием остатков других групп. Возможно, именно эти группы являлись первичными облигатными растительноядами-фруктифагами, с различной степенью развития переходности к настоящей растительноядности. Редкость их остатков в обычных многокомпонентных ориктоценозах и, напротив, образование моноориктоценозов может отражать далеко не повсеместное распространение подходящей растительности.

Морфологическое разнообразие групп, относимых нами к фруктифагам, показывает, что различные группы в пределах этой биоморфы имели очень широкий спектр корма. Выработка элементов вторичного неба, перетирающих или размельчающих зубов может говорить о постепенном переходе к питанию наиболее твердоволокнистыми вегетативными частями растений. Для одной из групп (Niaftasuchidae) описан череп ювенильной особи (Ивахненко, 2001), в ротовой полости которого обнаружены несколько коронок зубов взрослых особей, с резорбированными основаниями, следовательно, вытесненных при смене. Полость рта была наполнена белесой бесструктурной массой, очень схожей с веществом копролитов. находка может означать наличие у животных так называемой детской капрофагии (см. Trooger, 1982), при помощи чего молодые особи пополняют запас кишечной флоры — явление, широко известное у современных растительноядных животных.

Рептилии: сапрофаги

Наиболее простой путь перехода к усвоению вегетативных частей растений, образующих основную биомассу всех экотопов суши, мог проходить через сапрофагию (Hotton et al., 1977). Прежде всего потому, что именно перегнившие мортмассы могли быть первичным

источником микрофлоры, необходимой для успешного усвоения растительности. Кроме того, питание полуразложившимися мортмассами не требует сложной обработки в ротовой полости и могло быть доступно для групп с весьма примитивным челюстным аппаратом. Мортмассы обычно прорастают микромицетами, на них обитает большое количество мелких беспозвоночных, что в конечном счете значительно увеличивает их питательную ценность. Наконец, полуразложившиеся массы растений, в большом количестве скопившиеся на мелководьях теплых, солоноватых водоемов, характерных для перми (Ivakhnenko, 2003), могли подвергаться ферментации, превращаясь в своего рода «силос». Такие «мамы» из стволов членистостебельных даже известны для континентальной перми в ископаемом состоянии (Ефремов, 1954). На этом уровне растительнойности, видимо, одним из неперменных условий было увеличение размера тела (увеличение длины пищеварительного тракта). И, как правило, эти группы представлены наиболее крупными формами для своего времени, длина тела которых могла превышать 3 м. Это Edaphosauridae, Estemmenosuchidae, все Tapinocephalida. Отсутствие у таких форм структур вторичного неба говорит об очень кратковременном пребывании пищевых масс в ротовой полости — «схватил и проглотил».

Для ряда этих групп можно проследить некоторые особенности эволюции. Например, для обеих групп Gorgodontia (Estemmenosuchida и Tapinocephalida) реконструируется их происхождение от фруктифагов (соответственно, близких к Rhopalodontidae и Niaftasuchidae). И этому не помешало то обстоятельство, что Gorgodontia в своей эволюции быстро разделились на омнифагов первично преимущественно растительнойного направления (Dinocephalia) и омнифагов первично преимущественно хищного направления (Gorgonopia). Поэтому Tapinocephalida (Dinocephalia) сохранили примитивную бескльковую челюстную систему, в то время как для Estemmenosuchida (Gorgonopia) такая биоморфа вторична, о чем свидетельствует сохранение у растительнойных групп первичной хищной системы с альтернативными клыками, с постепенным превращением клыка в бивень, округлый в сечении, лишенный режущих кантов. Наиболее примитивные Edaphosauridae имели, видимо, развитую систему обработки пищевых масс при помощи сильно развитых небных озубленных пластин (Romer, Price, 1940; Reisz, 1986; Modesto, 1995). Частично подобную обработку сохранили и Estemmenosuchidae, у которых на костях небного комплекса также имелись, хотя и менее развитые, поля крупных зубов. Однако в основном зубная система этих групп, с сильными удлиненными резцами, была предназначена только для захватывания масс не жесткой, но достаточно плотной пищи, не требующей срывания или срезания. У Tapinocephalida с их укороченным и высоким черепом сильно развита продвинутая в заглазничную область мускулатура, что существенно усиливало давление на зубы передней части черепа. Соответственно, массивные резцы у представителей этой группы имеют сильно развитые площадки стирания. Поверхности стирания, в виде выпуклости на верхних и соответственного вдавления на нижних зубах, могут свидетельствовать о примитивном передавливании пищи во рту, без перетирания. Заклыковые зубы у всех сапрофагов слабые и мелкие, обычно с расширенными поперечно коронками, практически не окклюзирующие. Они могли иметь только функцию удержания мягких масс пищи во рту. Череп обычно клинориничен, то есть передняя часть его в той или иной степени опущена вниз, что необходимо при питании кормом, расположенным низко относительно головы.

Edaphosauridae имели высокие остистые отростки спинных позвонков, образывавшие своеобразный «парус». Остистые отростки буквально оплетены отпечатками крупных ветвящихся сосудов. У Estemmenosuchidae и Tapinocephalida в надглазничной и лобно-теменной области развиты мощные пахиостозные утолщения, переходящие у эстемнозухов в

высокие, иногда ветвящиеся рогообразные выросты. Эти образования тоже оплетены сосудами, выходящими из специальной кровеносной лакуны в толще лобной кости. Гипотеза об использовании этой области черепа в качестве «турнирного оружия» (Barghusen, 1975) представляется крайне мало вероятной, поскольку никаких следов ороговения кожи здесь нет (Чудинов, 1983). Видимо, в действительности все эти структуры имели отношение к терморегуляции. При достижении крупного размера тела паровоздушная оболочка будет способствовать перегреву в теплой, влажной атмосфере. Активное передвижение крупного животного с очень несовершенной системой внутренней терморегуляции может требовать большого по площади «теплообменника». Вероятно, эту роль у примитивных *Sphenacomorpha* (*Sphenacodontia*, *Edaphosauria*) и играла васкуляризованная перепонка между невральными отростками спинных позвонков. Для более поздних и физиологически более совершенных *Dinomorpha* при достижении крупных размеров было достаточно пронизанных сосудами пахиостозных разрастаний на черепе, как у *Dinoccephalia*, или так же обвитых сосудами «рогов», как у *Estemmenosuchidae*.

Рептилии: вегетофаги

Переход на следующую стадию растительности, к питанию вегетативными частями растений (вегетофагия), имевшими наибольшую биомассу в большинстве наземных экотопов, требовал фактически лишь оптимизации челюстного аппарата. Для хорошего усвоения твердолопной растительности прежде всего необходимо ее тщательное измельчение. Это требует, как минимум, отработки двух важных параметров - наличия твердых перетирающих поверхностей в ротовой полости и горизонтальных движений нижней челюсти. Дополнительно, для длительной обработки пищи в ротовой полости, необходима оптимизация воздухопроводящей системы. Усложненные, уплощенные зубы, возможность продольных движений челюсти, палатальное костное небо имели уже *Diadectidae* и *Bolosauridae* (Olson, 1947; Watson, 1954; Ивахненко, Твердохлебова, 1987). Может быть, эти группы были достаточно высокоорганизованными растительноядными для карбона, о котором мы так мало знаем. Но их роль уже в ранней перми относительно невелика, и хотя болозавры (наиболее специализированные *Belebeidae*) доживают до поздней перми, они остаются мелкими и редкими. Позднепермские *Theromorpha* сделали лишь одну известную нам попытку создать механизм перетирания растительной пищи на буккальных зубах (*Anomodontia*, *Galeopidae*). У изученных в этом отношении очень мелких (длина тела около 30 см) *Suminia* буккальные зубы стираются при окклюзии друг о друга до такой степени, что от них иногда остаются только цилиндрические основания, даже со вскрытым зубным каналом. Весь стертый ряд быстро сменялся уже практически выросшими замещающими зубами, у отдельных особей можно видеть до трех генераций зубов. Удлинение небной пластины премаксиллы отодвигает назад хоаны, и область переработки пищи заметно смещается вперед от отверстий костных хоан. Челюстной механизм позволял совершать продольные движения достаточной амплитуды. Все особенности строения зубов вполне определенно говорят о возможности высокой степени переработки твердолопной растительности (Rybczynski, Reisz, 2001). Однако это эволюционное направление *Anomodontia* оказалось в конечном счете мало перспективным. Выйти в крупный размерный класс и широко распространиться эта группа не смогла.

Очень интересная попытка иного решения проблемы переработки относительно твердой растительной пищи известна для восточноевропейских тероцефалов *Nanictidopidae* (*Hexacynodon*). У этих животных заклыковые зубы очень мелкие, но поверхности верхнечелюстных и зубных костей несут мощные рогозистые утолщения, свидетельствующие о

сильном ороговении покровных тканей. Возможно, это говорит о попытке перетирания растительности постоянно нарастающими роговыми пластинами. Интересно, что клыки у этих животных округлые в сечении, и у одного имеющегося экземпляра правый верхнечелюстной клык косо-изнутри сломан, поверхность слома заполирована длительным употреблением, а на поверхности левого клыка эмаль сохраняется только в виде небольших участков, основная поверхность несет следы сильного прижизненного стирания. Возможно, эти животные питались подземными частями растений, откапывание которых приводило к износу или даже к прижизненным сломам клыков.

Видимо, впервые в истории наземных тетрапод биоморфу действительно эффективных вегетофагов отработывают *Dicynodontida*. В этой группе постепенно формируются все отмеченные выше параметры, необходимые хорошему фитофагу для интенсивной переработки пищи. Несвершенный зубной аппарат заменяется ороговением покровов челюстей, формируя высокоэффективную, постоянно нарастающую рамфотеку. Своеобразная конструкция височных окон приводит к формированию мощных челюстных мускулов, функционально схожих с массеттерами млекопитающих, обеспечивавших не только усиленное челюстное давление, но и широкую амплитуду возвратно-поступательных движений челюстей (Crompton, Hotton, 1967). Этому соответствует и развитие «открытого» челюстного мышцелка с выпуклыми рабочими поверхностями и квадратной, и сочленованной костей. Специального вторичного неба нет, но широкие, смыкающиеся по медиальной линии пластины предчелюстных костей оттесняют хоаны далеко назад, образуя обширную рабочую плоскость перед ними. В эволюции группы постепенно развивается клинориния, усиливая давящий эффект челюстей. Дицинодонты всеми исследователями рассматриваются как весьма разнообразная по обитаемым экологическим группам наземных растительноядов (Hotton, 1986; King et al., 1989; Reisz, Sues, 2000 и др.). Некоторые группы дицинодонтов имели верхнечелюстные бивни с постоянным ростом, заточившиеся о роговой чехол нижней челюсти, что говорит и о питании более мягкими подземными частями растений (Cox, 1959). Эта особенность позволила высказать предположение, что среди крупных растительноядов впервые появилась группа, способная активно добывать пищу, а не только «хватать и глотать», как описанные выше сапрофаги (Ivakhnenko, 2003). Выработанная *Dicynodontida* конструкция универсального растительнояда оказалась достаточно эффективной. Дицинодонты впервые в известной нам истории наземных групп сформировали широкую радиацию очень разнообразных по микробиоморфам и, главное, по размерам, растительноядов (DiMichele, Hook, 1992). При очень стабильной морфологической конструкции, мало существенно отличаясь практически только некоторыми пропорциями черепов, существовали формы с черепами от 5 до 50 см длины (King, 1988). Видимо, «квантованность» биоморф была настолько мала, что группа в целом практически без лакун перекрывала все поле подходящих экологических ниш, существенно потеснив к концу пермского периода остальные группы растительноядов. В отличие от примитивных родственных групп (*Dinocephalia*, *Gorgonopia*) у дицинодонтов каких-либо специальных «терморегуляционных» структур нет, и, возможно, физиологически высшие представители их были весьма высоко развиты, что позволило им просуществовать до начала мелового периода (Thulborn, Turner, 2003).

Рептилии: неспециализированные хищники-макрофаги

Совместно с эволюцией растительноядных групп соответственно проходила и эволюция мегабиоморфы хищника рептилийного уровня. Примитивный хищник, как правило, по размерам должен был быть сопоставим с размерами жертвы или даже превосходить ее.

Это справедливо и для хищников-нанофагов, и для примитивных макрофагов. Поэтому известные нам наиболее примитивные неспециализированные хищники-макрофаги достаточно крупные, с длиной тела от 1 до 2 (и даже более) м. В ранней перми это, видимо, были Ophiacodontidae, крупные Varanopidae и Sphenacodontidae, в средней и начале поздней перми преимущественно, Titanosuchia (Dinocephalia) и Gorgonopida (Gorgonopia), в конце поздней перми наибольшим разнообразием отличались хищники из группы Therocephalia (Scylacosauridae, Pristerognathidae, Moschorhinidae, Whaitsiidae, Moschowaitsiidae), а также крупные Archosauromorpha (Proterosuchidae). Для этих хищников, пожалуй, единственная особенность строения, которая может быть интерпретирована в плане этологии, это строение зубной системы. Наиболее примитивные морфологически группы обладали лишь увеличенными зубами в верхнечелюстной кости, не имевшими специализированных антагонистов и предназначенными только для участия в умерщвлении добычи, некрупной относительно размеров хищника. Морфологически более специализированные группы (например, Sphenacodontidae и Proterosuchidae), наряду с клыкообразно укрупненными зубами в верхнечелюстной кости, приобретают усиленные передние резцы верхней и нижней челюстей, образующие как бы «щипцы», позволяющие расчленять крупную добычу с относительно мягкой шкурой. Только во второй половине перми хищные группы Theromorpha независимо друг от друга приобретают «альтернативные клыки», то есть сильно развитые зубы в верхней и нижней челюстях, совместно образующие специальный аппарат для умерщвления и расчленения крупной добычи. При этом более примитивные группы (Eutherapsida: Titanosuchia, Gorgonopida) имеют тонкие, зубчатые по краям, серпообразные клыки, предназначенные для разрезания добычи; у морфологически более развитых хищников из Eutherapsida (хищные Therocephalia) клыки обычно короткие, массивные, округлые в сечении, со слабо развитыми или даже отсутствующими режущими кантами, и предназначены скорее всего для разрывания добычи. Очевидно, эти различия в способе расчленения относительно крупной добычи были связаны с конструкционными особенностями черепа той или иной группы хищников.

Большинство этих хищников явно были не специализированы относительно добычи. Ею становилось практически любое животное подходящих размеров. Возможно, среди примитивных хищников были и очень своеобразные биоморфы, например, Deuterosauridae. Эти крупные животные (их высокий, массивный череп достигал в длину до 50 см) имели очень сильную давящую челюстную мускулатуру, что сочеталось с наличием у них и крупных альтернативных режущих клыков, и давящих расширенных предклыковых зубов, очень сходных с резцами растительноядных тапиноцефалов. Видимо, такое сочетание массивного черепа, «хищных» клыков и скорее давящих заклыковых зубов говорит о всеядности, падалеядности и неспециализированном хищничестве, может быть, типа биоморфы, схожей с таковой большинства современных Ursidae.

Особую группу образуют позднепермские Gorgonopioidea. Морфологическое строение зубного аппарата определяет их как хищников, охотившихся на достаточно крупную добычу, сопоставимую с ними по размерам тела. Тонкие режущие клыки говорят о достаточно толстой, но ни в коей мере не твердой, не фолдированной коже жертвы. Эти животные обычно рассматриваются как активные хищники наземного типа (Hotton, 1980; Kemp, 1982; Suess, 1986). В отличие от других групп неспециализированных хищников, это надсемейство включает большое количество очень близких микробиоморф хищника среднего размерного класса. Пожалуй, среди известных нам наземных хищников палеозоя мы впервые встречаемся с аналогичной проблемой. Похожее разнообразие близких морфологически дериватов хищника в палеозое характерно только для примитивных постоянноводных рыбакообразных лабиринтодонтов. Однако анализ строения черепа и зуб-

ной системы не позволяет рассматривать Gorgonopteroidea в качестве ихтиофагов, а особенности их посткраниального скелета совершенно не согласуются с предположением о водном образе жизни. Видимо, в действительности это биоморфное разнообразие соответствует еще большему разнообразию биоморф растительноядов у наиболее вероятного трофического партнера - дицинодонтов, что отмечалось выше.

Очень интересен случай быстрого формирования относительно крупного хищника при наличии достаточного разнообразия растительноядов (тех же дицинодонтов), но при дефиците хищника (после вымирания горгонопий), что наблюдается в терминальных биохронах перми Восточной Европы (Сенников, 2004). Здесь совершенно неожиданно появляются крупные очень примитивные Archosauria — Proterosuchidae, не известные ранее, а позже, в раннем триасе, представленные только мелкими формами. Анализ особенностей строения позднепермского Archosaurus (Ivakhnenko, 2003) приводит к выводу о возможности первичной адаптации к питанию добычей, имевшей развитый роговой покров. Жесткая, фолдированная кожа добычи разрезалась «пилой» из одинаковых по размерам зубов с режущими зазубренными кантами. Переспециализация к питанию добычей с мягкой, не фолдированной кожей (дицинодонты) привела к возникновению увеличенных зубов в симфизных областях предчелюстных и зубных костей, что облегчало схватывание и вырывание кусков из тела жертвы. Видимо, эти животные могут рассматриваться для поздней перми как универсальные неспециализированные хищники (тип гигантского варана) с очень широким спектром относительно крупной добычи.

Рептилии: крупные специализированные хищники-макрофаги

Кроме относительно некрупных неспециализированных хищников, известны и узкоспециализированные на определенную жертву хищники. Это представители семейств Sphenacodontidae, Biarmosuchidae, Anteosauridae и Inostranceviidae. Как правило, это очень крупные животные, с длиной тела не менее 3 м. Всегда имеют очень сильно увеличенные клыкообразные зубы, а поздние формы — альтернативные клыки, узкие, с хорошо развитыми зазубренными режущими кантами. Длина клыка может составлять до пятой части длины всего черепа. Хищник, судя по строению зубной системы, был приспособлен к питанию крупной добычей, сопоставимой по размерам с ним самим (для раннепермских групп см. Vaughn, 1964; Berman, 1978; для позднепермских — Ivakhnenko, 2003). В то же время животные имели, как правило, узкий и высокий череп, с высоким расположением орбит и ноздрей. Посткраниальный скелет грацильный, с относительно короткими конечностями и широкими кистями. Эпифизарные области очень слабо окостеневают. Эти особенности могут говорить об обитании преимущественно в воде. Поскольку ихтиофагия ни в коей мере не согласуется со строением челюстного аппарата, следует полагать, что данная биоморфа узко специализирована как хищник, трофически связанный с очень крупными водными или амфибионтными растительноядами. Интересно, что известные для некоторых из этих форм молодые особи имели, видимо, несколько иную специализацию. Изменение способа питания на разных стадиях индивидуального развития отмечено для Sphenacodontidae (Bakker, 1982), и с этим хорошо согласуется непропорциональный, усиленный рост длины клыка в онтогенезе *Biarmosuchus* (Ивахненко, 1999). Молодые особи, видимо, выполняли роль мелких и средних неспециализированных прибрежных или относительно наземных хищников. Видимо, это было связано с тем, что, как мы видели выше, разнообразие таких универсальных некрупных хищников в позднем палеозое было не велико. Каждое из перечисленных семейств имеет явного трофического партнера, очень крупного растительнояда-сапрофага (соответственно,

Edaphosauridae, Estemmenosuchidae и Tapinocephalida) или альгофага (Pareiasauridae: *Scutosaurus*).

Рептилии: специализированные водные ихтиофаги

Относительно ранним событием в эволюции тетрапод рептилийного морфофизиологического уровня было появление экобиоморфы вторичноводного крупного хищника-ихтиофага. Точнее, это был, скорее всего, хищник с широким спектром добычи, образовавший вершину рыбоядной цепи. Возможно, таких хищников сформировали уже *Sphenacomorpha* (*Secodontosaurus*: см. Reisz et al., 1992). Для высших *Eotherapsida*, *Dinomorpha*, формирование водного хищника в ветви диноцефалов (*Titanosuchia*) может быть даже в определенной степени прослежено. Наиболее примитивной формой представляется относительно некрупный и слабо специализированный *Microsyodon* из семейства *Titanosuchidae*. Челюстной клык у него относительно слабо изогнут (но существенно сильнее, чем у ближайших наземных хищных родственников), еще сохраняется режущий кант, хотя и теряющий зазубренность. Буккальные зубы еще нормального, «хищного» строения, уплощенные, с режущей зазубренностью. У более позднего *Archaeosyodon* клык изгибается еще сильнее и теряет режущий кант, хотя сохраняет коническую форму. Буккальные зубы с несколько расширенными утолщенными коронками, скорее «удерживающего» типа, чем хищного. Развитием этих адаптаций представляются наиболее поздние *Syodontidae*, еще более специализированные производные, с более цилиндрическим, сильно изогнутым клыком и с давящими буккальными зубами. Такая специализация буккальных зубов естественна при питании относительно твердой, чешуйчатой добычей, рыбой или мелкими лабиринтодонтами.

Очень похожа зубная система у ряда поздних групп из *Eutherapsida* (*Chthonosauridae*, *Annatherapsididae*). Череп также удлинённый, хотя и несколько уплощенный в предглазничной части, как это свойственно всем примитивным *Eutherapsida*. Форма клыков полностью идентична форме клыков *Syodontidae*: они округлые в сечении, цилиндрические, с резко загнутой назад вершиной, без режущих кантов. Заклыкковые зубы конические, несколько загнутые назад, без режущих гребней. Нижние челюсти в симфизе соединены слабо, безусловно, здесь допустимы значительные движения, может быть, связанные с манипуляцией добычей при помощи нижних челюстей. Строение клыка с резко загнутой вершиной (тип «fish-hook»: Ivakhnenko, 2003) практически не пригодно для охоты на крупную добычу, поскольку такой клык не может быть использован ни для умерщвления, ни для разрывания добычи, сопоставимой по размерам с хищником.

Выводы

1. Биоморфная и морфологическая эволюция наземных тетрапод позднего палеозоя определялась совершенствованием аппарата переработки и усвоения растительной пищи. Хищная нанофагия, характерная для первичных групп наземных тетрапод, необходимо сменялась омнифагией, затем факультативной фитофагией и в конечном счете облигатной фитофагией. В различных филумах наземных тетрапод сходные процессы шли параллельно и независимо, и именно они были основой прогрессивной морфологической эволюции во всех главных ветвях тетрапод.

2. Эволюция хищных (макрофагов) биоморф строго коррелирована с эволюцией растительных. Только коэволюция в трофических парах определяла биоморфное разнообразие и морфологическую специализацию хищника.

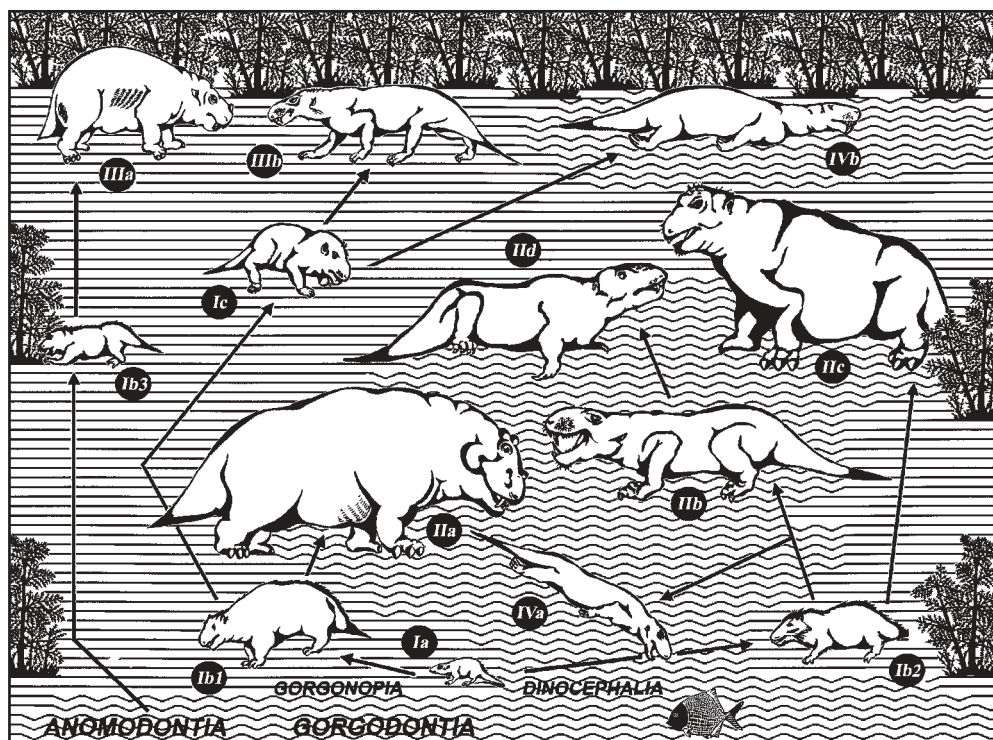


Рис. 1. Схема биоморфной эволюции Eotherapsida в поздней перми. Обозначения: Ia — исходная биоморфа мелкого нанофага-насекомояда (Мезенский фаунистический комплекс, Nikkasauridae); Ib1 — биоморфа омнифага-фруктифага Gorgonopia (Голлошерминский фаунистический субкомплекс, Rhopalodontidae); Ib2 — биоморфа омнифага-фруктифага Dinocerphalia (Мезенский фаунистический комплекс, Niaftasuchida); Ib3 — узко специализированная биоморфа омнифага-фруктифага Anomodontia (Очерский и Ишеевский фаунистические комплексы, Ulemicidae); Ic — биоморфа неспециализированного хищника Gorgonopia (Очерский и Ишеевский фаунистические комплексы, Phthinosuchidae); IIa — биоморфа растительнояда-сапрофага Gorgonopia (Очерский фаунистический комплекс, Estemmenosuchidae); IIb — биоморфа узко специализированного трофически хищника-макрофага Dinocerphalia (Очерский фаунистический комплекс, Eotitanosuchidae); IIc — биоморфа специализированного водного хищника-ихтиофага Dinocerphalia (Очерский и Ишеевский фаунистические комплексы, Ulemosauridae); IId — биоморфа узко специализированного трофически хищника-макрофага (Ишеевский фаунистический комплекс, Anteosauridae); IIIa — комплекс близких биоморф растительнояда-вегетофага Anomodontia (Сокольниковский фаунистический комплекс, Dicynodontidae); IIIb — комплекс близких биоморф широко специализированного трофически хищника-макрофага Gorgonopida (Сокольниковский фаунистический комплекс, Gorgonopidae); IVa — биоморфа водного хищника-ихтиофага Dinocerphalia (Очерский и Ишеевский фаунистические комплексы, Syodontidae); IVb — биоморфа узко специализированного трофически водного хищника-макрофага Gorgonopida (Сокольниковский фаунистический комплекс, Inostranceviidae).

3. Смена комплексов наземных тетрапод в палеозое была связана с изменениями в структуре соответствующих сообществ, что являлось результатом повышения специализации растительноядов и хищных козволюантов. Очень наглядно этот вывод может быть сделан при наложении схемы эволюции биоморф на филогенетическую схему позднепермских Eotherapsida (рис. 1), поскольку именно эта группа доминировала в сообществах

того времени. В водных сообществах позднего палеозоя принципиальных изменений в биоморфах слоя тетрапод не наблюдается, и эволюция во времени сводится лишь к смене таксонов, образующих вершину пищевой цепи.

4. Высшее достижение в эволюции растительноядной мегабиоморфы — облигатная вегетофагия, требующая в первую очередь совершенствования обрабатывающего челюстного аппарата и основывающаяся на использовании в этих целях рогового покрова челюстей. Можно предположить, что это было оптимальное решение для того типа растительности, который преобладал в позднем палеозое. Только в начале мезозоя, после распространения цветковой растительности, более оптимальным оказался «цинодонтный» аппарат переработки растительной пищи на буккальных зубах и смогли возникнуть вегетофаги-млекопитающие мелких и средних размеров, доминирующие по биомассе и разнообразию в современных экотопах и определяющие структуру современных сообществ тетрапод.

Литература

- Быков Б.А. 1983. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука. 215 с.
- Губин Ю.М. 1991. Пермские архегозавроидные амфибии СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 249. 140 с.
- Ефремов И.А. 1954. Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 54. 416 с.
- Ивахненко М.Ф. 1981. Дискозавриды из перми Таджикистана // Палеонтол. журн. № 1. С. 114–127.
- Ивахненко М.Ф. 1987. Пермские парарептилии СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 223. С. 1–159.
- Ивахненко М.Ф. 1990. Позднепалеозойский фаунистический комплекс тетрапод из отложений бассейна р. Мезень // Палеонтол. журн. № 4. С. 81–90.
- Ивахненко М.Ф. 1997. Новые позднепермские никтеролетеры Восточной Европы // Палеонтол. журн. № 5. С. 114–120.
- Ивахненко М.Ф. 1999. Биармозухи Очерского фаунистического комплекса Восточной Европы // Палеонтол. журн. № 3. С. 79–86.
- Ивахненко М.Ф. 2001. Тетраподы Восточно-Европейского плакката — позднепалеозойского территориально-природного комплекса // Тр. Палеонтол. инст. РАН. Т. 283. 200 с.
- Ивахненко М.Ф. 2003. Ангулярная область нижней челюсти примитивных терапсид // Палеонтол. журн. № 3. С. 65–70.
- Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И. 1987. Ревизия пермских болозавроморфов Восточной Европы // Палеонтол. журн. № 2. С. 98–106.
- Конжукова Е.Д. 1955. Пермские и триасовые лабиринтодонты Поволжья и Приуралья // Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР / Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 49. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–88.
- Кузнецов В.В., Ивахненко М.Ф. 1981. Дискозаврициды из верхнего палеозоя Южного Казахстана // Палеонтол. журн. № 3. С. 102–110.
- Сенников А.Г. 2004. Древнейший текодонт *Archosaurus rossicus* и проблема происхождения архозавров // Палеострат-2004. М.: Моск. об-во испыт. природы. С. 31–32.
- Татаринов Л.П. 1958. Эволюция звукопроводящего аппарата низших наземных позвоночных и происхождение пресмыкающихся // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 1. С. 57–74.
- Татаринов Л.П. 1962. Способ функционирования звукопроводящего аппарата лабиринтодонтов // Палеонтол. журн. № 4. С. 21–30.
- Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.
- Татаринов Л.П. 2000. Новый горгонопс (*Reptilia, Theriodontia*) из верхней перми Вологодской области // Палеонтол. журн. № 1. С. 70–78.

- Чудинов П.К. 1983. Ранние терапсиды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 202. 230 с.
- Шишкин М.А. 1973. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод// Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137. 257 с.
- Шишкин М.А. 2000. Эволюция шейных позвонков у темносpondильных амфибий и дифференциация ранних тетрапод // Палеонтол. журн. № 5. С. 62–74.
- Allin E.F. 1975. Evolution of the mammalian middle ear// J. Morphology. Vol. 147. P. 403–437.
- Allin E.F. 1986. The auditory apparatus of advanced mammal-like Reptiles and early Mammals// The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles / Hotton III N., McLean P., Roth T., Roth E. (eds.) Washington: Smithsonian. Inst. Press. P. 283–294.
- Bakker R.T. 1982. Juvenile-adult habitat shift in Permian fossil Reptiles and Amphibians// Science. Vol. 217. P. 53–55.
- Barghusen H.R. 1975. A review of fighting adaptations in Dinocephalians (Reptilia, Therapsida) // Paleobiology. Vol. 1. No. 3. P. 295–311.
- Barry T.H. 1963. On the variable occurrence of the tympanum in recent and fossil Tetrapods // South Afr. J. Sci. Vol. 59. No. 5. P. 160–175.
- Berman D.S. 1978. *Ctenospondylus ninevehensis*, a new species (Reptilia, Pelycosauria) from the Lower Permian Dunkard Group of Ohio// Ann. Carnegie Museum. No. 47. P. 493–514.
- Berman D.S., Sumida S.S. 1995. New cranial material of the rare Diadectid *Desmatodon hesperis* (Diadectomorpha) from the Late Pennsylvanian of Central Colorado // Ann. Carnegie Museum. Vol. 64. No. 4. P. 315–336.
- Bolt J.R. 1969. Lissamphibian origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma // Science. Vol. 166. No. 3907. P. 888–891.
- Bolt J.R. 1974. Osteology, function and evolution of the Trematopsid (Amphibia: Labyrinthodontia) nasal region // Fieldiana: Geol. Vol. 33. No. 2. P.11–30.
- Bolt J.R. 1985. Evolution of the Amphibian tympanic ear and the origin of Frogs // Biol. J. Linnean Soc. No. 24. P. 83–99.
- Boy J.A. 1978. Die Tetrapodenfauna (Amphibia, Reptilia) des saarpfalzischen Rotliegenden (Unter-Perm; SW-Deutschland). 1. Branchiosaurus // Mainzer Geowiss. Mitteil. No. 7. S. 27–76.
- Brink A.S. 1956. Speculations on some advanced mammalian characteristics in the higher Mammal-like Reptiles // Palaeontol. Afr. Vol. 4. P. 77–85.
- Broili F. 1927. Über die Hautdeckung der Archegosauridae und Actinodontidae // Z. Dtsch Geol. Ges. Bd 79. S. 375–384.
- Bulanov V.V. 2003. Evolution and systematics of Seymouriamorph Parareptiles // Paleontol. J. Vol. 37. Suppl. 1. P. 1–105.
- Carroll R.L. 1991. The origin of Reptiles // Origin of the higher groups of Tetrapods. Schultze H.-P., Truab L. (eds.). N.-Y.: Cornell Univ. Press. P. 331–353.
- Carroll R.L. 1992. The primary radiation of terrestrial Vertebrates // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. No. 20. P. 45–84.
- Carroll R.L. 2001. The origin and early radiation of terrestrial Vertebrates // J. Paleontol. Vol. 75. № 6. P. 1202–1213.
- Colbert E.H. 1955. Scales in the Permian amphibian Trimerorhachis // Amer. Museum Novit. No. 1740. P.1–17.
- Cowles R.B. 1957. Possible origin of dermal temperature regulation// Evolution. Vol. 12. P. 347–357.
- Cox C.B. 1959. On the anatomy of a new Dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum // Proc. Zool. Soc. London. Ser. B. Vol. 132. Pt 3. P. 321–367.
- Cox C.B. 1967. Cutaneous respiration and the origin of the modern Amphibia // Proc. Zool. Soc. London. Ser. B. Vol. 178. No. 1. P. 37–47.
- Crompton A.W., Hotton III N. 1967. Functional anatomy of masticatory apparatus of two Dicynodonts (Reptilia, Therapsida) // Postilla Peabody Museum Natur. History. Vol. 109. P. 1–51.
- Crompton A.W., Taylor C.R., Jagger J.A. Evolution of homeothermy in Mammals // Nature. 1978. Vol. 272. No. 5651. P. 333–336.
- DiMichele W.A., Hook R.W. Paleozoic terrestrial ecosystems// Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleontology of Terrestrial Plants and Animals. Behrensmeier A.K., Damuth J.D.,

- DiMichele W.A., Potts R., Sues H.-D., Wing S.L.(eds.). Chicago, London: Univ. Chicago Press. 1992. P. 205–325.
- Ewer R.F. 1965. The anatomy of the Thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 248. P. 379–435.
- Findlay G.H. 1970. Skin structure of small Pareiasaurs. With comments on their taxonomy in the Cistecephalus zone // Palaeontol. Afr. Vol. 13. P. 15–23.
- Frolich L.M. 1977. The role of the skin in the origin of Amniotes: permeability barrier, protective covering and mechanical support // Amniote Origins. Completing the Transition to Land. Sumida S.S., Martin K.L. (eds.). N.-Y.: Acad. Press. P. 327–352.
- Gans C. 1970. Respiration in early Tetrapods. The Frog is a Red Herring // Evolution. Vol. 24. No. 4. P. 723–734.
- Gans C., de Jongh H. J., Farber J. 1969. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) ventilation: how does the frog Breathe // Science. Vol. 163. P. 1223–1225.
- Gow C.L. 1975. The morphology and relationships of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington // Palaeontol. Afr. Vol.18. P. 89–131.
- Gregory W.K., Raven H.C. 1941. Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs // Ann. New York Acad. Sci. Vol. 42. Art. 3. P. 273–360.
- Heaton M.J. 1979. Cranial anatomy of primitive Captorhinid Reptiles from the Late Pennsylvanian and Early Permian Oklahoma and Texas // Oklahoma Geol. Surv. Bull. Vol. 127. P. 1–84.
- Holmes R. 1989. The skull and axial skeleton of the Lower Permian Anthracosaurid amphibian *Archeria crassidisca* Cope // Palaeontographica. Abt. A. Bd 207. Lfg 4–6. S. 161–206.
- Hotton III.N. 1980. An alternative to dinosaur endothermy: the happy wanderer // A Cold Look at the Warm-blooded Dinosaurs / Thomas R.D.K., Olson E.C. (eds.). N.-Y.: Amer. Assoc. Advanc. Sci. P. 311–350.
- Hotton III N. 1986. Dycynodonts and their role as primare consumers // The Ecology and Biology of Mammal-like reptiles / Hotton III.N., MacLean P.D., Roth J.J, Roth C.E. (eds.). Washington D.C.: Smithsonian Inst. Press. P. 71–82.
- Hotton III N., Olson, E.C., Beerbower R. 1977. Amniote origin and discovery of herbivory // Amniote Origins. Completing the Transition to Land. / Sumida S.S., Martin K.L. (eds.). N.-Y.: Acad. Press. P. 207–264.
- Ivakhnenko M.F. 2003. Eotherapsids from the East European Placket // Paleontol. J. Vol. 37. Suppl. 4. P. 339–365.
- Kemp T.S.1982. Mammal-like Reptiles and the origin of Mammals // London: Acad. Press. 280 p.
- King G.M. 1988. Dinocephalia, Anomodontia // Encyclopedia of Paleoherpertology / Wellnhofer P. (ed.). Stuttgart: G. Fischer Verl., Ch. 17. P. 1–175.
- King G.M., Oelofsen B.W., Rubidge B.S. 1989. The evolution of the Dicynodont feeding system // Zool. J. Linnean Soc. Vol. 26. P. 185–211.
- Martin K.L., Nagy K.A. 1977. Water balance and the physiology of the Amphibian to amniote transition / Amniote Origins. Completing the Transition to Land. / Sumida S.S., Martin K.L. (eds.). N.-Y.: Acad. Press. P. 399–423.
- Modesto S.P. 1995. The skull of the herbivorous synapsid *Edaphosaurus boanerges* from the Lower Permian of Texas // Paleontology. Vol. 38. Pt 1. P. 213–239.
- Olson E.C. 1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of Reptiles // Fieldiana: Geol. Vol. 11. No. 1. P. 3–53.
- Olson E.C. 1962. Les problemes de l'origine des Reptiles // Probl. actual. Paleontol. (Evol. d. Vert.). No. 104. P. 157–174.
- Olson E.C. 1966a. Relationships of Diadectes // Fieldiana: Geol. Vol. 14. No. 10. P. 199–227.
- Olson E.C. 1966b. The middle ear — morphological types in Amphibian and Reptiles // Amer. Zoologist. No. 6. P. 309–419.
- Olson E.C. 1972. The habitat: climatic change and its influence on life and habitat // Biol. Nutrition. Vol. 18. P. 267–305.
- Olson E.C. 1976. The exploitation of land by early Tetrapods // Morphology and Biology of Reptiles / Bellairs, A.A., Cox C.B. (eds.). L., N.-Y. : Acad. Press. P. 1–30.

- Panchen A.L., Smithson T.R. 1987. Character diagnosis, fossils and origin of Tetrapods // *Biol. Rev. No.* 62. P. 341–438.
- Parsons Th.S., Williams E.E. 1962. The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny // *J. Morphol. Vol.110. No. 3. P. 375–383.*
- Parsons Th.S., Williams E.E. 1963. The relationships of the modern Amphibia a re-examination // *Quart. Rev. Biol. Vol. 38. No. 1. P. 26–53.*
- Reisz R.R. 1986. Pelycosauria // *Encyclopedia of Paleoherpptology / Wellnhofer P. (ed.). Stuttgart–N.-Y.: G. Fischer Verl. Ch. 17A. 102 p.*
- Reisz R.R., Berman D.S., Scott D. 1992. The cranial anatomy and relationships of Secodontosaurus, an unusual Mammal-like Reptile (Synapsida; Sphenacodontidae) from the Early Permian of Texas // *Zool. J. Linn. Soc. No. 104. P. 127–184.*
- Reisz R.R., Sues H.D.2000. Herbivory in Late Paleozoic and Triassic terrestrial vertebrates// *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates. Perspectives from the Fossil Record / Sues H.-D. (ed.). Cambridge: Univ. Press. P. 9–42.*
- Romer A.S. 1956. The early evolution of land vertebrates // *Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. 100. No. 3. P. 157–168.*
- Romer A.S. 1957. Origin of the Amniote egg // *Scientific Monthly. Vol. 85. No. 2. P. 57–63.*
- Romer A.S. 1966. Early Reptilian evolution re-viewed // *Evolution. Vol. 21. P. 821–829.*
- Romer A.S. 1967. Major steps in vertebrate evolution// *Science. Vol.158. No. 3809. P. 1629–1637.*
- Romer A.S. 1972. Skin breathing — primary or secondary? // *Respir. Physiol. No. 14. P. 183–192.*
- Romer A.S. 1974. Aquatic adaptation in Reptiles — primary or secondary? // *Ann. South Afr. Museum. Vol. 64. P. 221–230.*
- Romer A.S., Price L. 1940. Review of the Pelycosauria // *Spec. Pap. Geol. Soc. Amer. No. 28. 538 p.*
- Romer A.S., Witter R.V. 1941. The Skin of the Rhachitomous Amphibian Eryops // *Amer. J. Sci. Vol. 239. P. 822–824.*
- Rybczynski N., Reisz R.R. 2001. Earliest evidence for efficient oral processing in a terrestrial herbivore // *Nature. Vol. 411. P. 684–687.*
- Smithson T.R., Thomson K.S. 1982. The hyomandibular of Eusthenopteron foordi Whiteaves (Pisces: Crossopterygii) and the early evolution of the Tetrapod stapes // *Zool. J. Linnean Soc. Vol. 74. Pt 1. P. 93–103.*
- Suess H.-D. 1986. Locomotion and body form in early therapsids (Dinocephalia, Gorgonopsia, and Thericephalia) // *The Ecology and Biology of Mammal-like reptiles / Hotton III N., MacLean P.D., Roth J.J., Roth C.E. (eds.). Washington DC.: Smithsonian Inst. Press. P. 61–70.*
- Thulborn T., Turner S. The last dicynodont: an Australian Cretaceous relict // *Proc. Roy. Soc. London. Biol. Sci. 2003. Vol. 270. No. 1518. P. 887–993.*
- Troyer K. 1982. Transfer of fermentative microbes between generations in a herbivorous Lizard. *Science. No. 216. P. 540–542.*
- Tumarkin A. 1955. On the evolution of the auditory conducting apparatus: a new theory based on functional consideration. *Evolution. Vol. 9. P. 221–243.*
- Vaughn P.P. 1964. Vertebrates from the Organ Rock Shale of the Cutler Group, Permian of Monument Valley and Vicinity, Utha and Arisona // *J. Paleontol. No. 38. P. 567–583.*
- Watson D.M.S. 1948. Dicynodon and its allies // *Proc. Zool. Soc. London. Ser. B. Vol. 118. Pt 3. P. 823–877.*
- Watson D.M.S. 1954. On Bolosaurus and the origin and classification of Reptiles // *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll. (Cambridge). Vol. 111. No. 9. P. 1–449.*
- Wever E.G., Vernon J.A. 1956. The sensitivity of the Turtles ear as shown by its electrical potentials // *Proc. National Acad. Sci. USA. Vol. 42. No. 5. P. 213–220.*

УДК 576.6:551.736(470.57)

Трофические адаптации сеймуриаморф (Parareptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя

В.В. Буланов

Палеонтологический институт РАН

E-mail: bulanov@paleo.ru

На основе анализа морфологии зубной системы реконструируются консументальные связи представителей отряда *Seymouriamorpha*. Показан спектр направлений трофической специализации группы, которая в водных сообществах тетрапод поздней перми, сформированных преимущественно крупными хищными амфибиями, смогла освоить нишу эффективных фитофагов и инвертебратофагов. Для большинства *Kotlassiidae* показана смена облигатно потребляемого ресурса на протяжении онтогенетического цикла; выработка адаптаций к фитофагии (альгофагии) внутри этого семейства сложилась на базе последовательных модификаций зубной системы личиночного типа, происходящих на фоне общей фетализации. Вымирание котлассиоидей в конце северодвинского времени, по-видимому, обусловлено внутриценотическими причинами, а именно — конкурентным давлением со стороны палеонисциформных актиноптеригий, реализовавших в строении челюстного аппарата тот же синдром признаков, что и котлассиидные сеймуриаморфы.

Ключевые слова: тетраподы, *Seymouriamorpha*, поздняя пермь, Восточная Европа, морфология, зубная система, трофические адаптации, экология.

Основным методом реконструкции структуры древних сообществ является установление существовавших внутри них трофических связей. В тех биотопах, где присутствуют наземные позвоночные, последние выступают в качестве вершины консументальной пирамиды; при этом, таксономическое разнообразие самих тетрапод преимущественно определяется количеством реализованных ими экологических (в том числе трофических) ниш.

Одной из типичных составляющих позднепермских водных сообществ Восточной Европы выступают сеймуриаморфы, доля остатков которых в ориктоценозах ряда местонахождений может составлять более 30%. Как показано ниже, сеймуриаморфы, включающие как постоянно-водные, так и амфибиотически-наземные формы, достигли значительного таксономического разнообразия и ощутимого эволюционного успеха во многом благодаря специализации челюстного аппарата.

Зубная система является одним из самых информативных компонентов черепа наземных позвоночных и широко используется для таксономических построений и экологических интерпретаций при изучении различных групп ископаемых и современных

четвероногих. Расхождения в морфологии челюстного аппарата как комплексной структуры и широкий спектр трофических связей обусловили реализацию у тетрапод самых разнообразных типов зубной системы, на фоне которых, однако, повсеместно прослеживаются аналогии, вызванные сходством потребляемого ресурса и зачастую наблюдаемые у форм, не связанных прямым филогенетическим родством. Выявление сходных адаптаций у современных и ископаемых групп является продуктивным методом реконструкции экологии и трофических связей древних позвоночных, позволяющим выявлять место конкретных видов в структуре исчезнувших сообществ.

Роль морфологии зубной системы для систематики высших тетрапод не нуждается в комментариях: сложное строение зубов многих амниот предоставляет широкие возможности для разграничения таксонов самого различного ранга. У современных земноводных, подавляющую часть которых составляют облигатные хищники, ее гомодонтное состояние является нормативным, однако среди ископаемых амфибий встречаются такие, кто пошел по пути значительной модификации всей системы или ее отдельных компонентов. Сеймуриаморфы являются одной из таких групп.

В настоящей работе, согласно предыдущим публикациям (Буланов, 1999; Bulanov, 2003), принимается деление отряда на надсемейства *Kotlassioidea* и *Seymourioidea*. Среди них наибольшее своеобразие в строении челюстного аппарата наблюдается среди котлассиоидей, в эволюции которых на фоне выраженного педоморфоза парадоксальным образом последовательно реализуется многокомпонентная зубная система, в которой наряду со сложно устроенными челюстными зубами задействовано специализированное озубление небного комплекса.

Для выявления роли *Seymouriamorpha* в консументальной структуре палеосообществ требуется рассмотреть особенности морфологии зубной системы у известных форм и проследить динамику ее онто- и филогенетических преобразований. Общий план строения зубной системы и, видимо, всего челюстного аппарата группа унаследовала от эмболомеров, близких к *Proterogyrinus*, у которых характер расположения зубов в челюстях и на небе, несмотря на ряд качественных отличий, в целом сходен с таковым наименее специализированных представителей отряда.

Раннепермские котлассиоидеи — *Utegeniidae* (*Utegenia shpinari*, местонахождение Курты; рис. 1) — обладают слабо модифицированной зубной системой, которая по главным параметрам может рассматриваться в качестве архитипической для всех парарептилий. Основными ее чертами является большое количество челюстных зубов (около 30 в *maxillare*, 4–6 в *praemaxillare* и более 40 в нижней челюсти) с просто устроенными коронками и округлыми сечениями оснований, а также наличие двух-трех крупных зубов медиальнее и позади хоаны. Мелкие «шагреньевые» зубы плотно покрывают парасфеноидный ростр и распространяются по квадратным ветвям птеригоидов далеко назад в направлении квадратно-артикулярного сочленения (диагностические признаки надсемейства). На *palatinum* и *ectopterygoideum* «шагрень» формирует два продольных поля (латеральное и медиальное), разделенных не озубленным участком (рис. 1, б). В пределах медиального поля мелкие зубы продолжают радиальные ряды, развитые на небном отделе крыловидной кости; латеральное поле, составленное более крупными и расположенными без видимой ориентировки зубами, протягивается вдоль границы с максиллой и иногда изгибается медиально в задней части *ectopterygoideum*.

Очень высокие монокуспидные коронки маргинальных зубов с лингвальной стороны покрыты резкими гребешками (рис. 1, г). У передних зубов вершинки уплощены и слегка загнуты внутрь ротовой полости. Пара наиболее проксимальных зубов в предчелюстной кости (рис. 1, д), а также пятый — седьмой в верхнечелюстной заметно

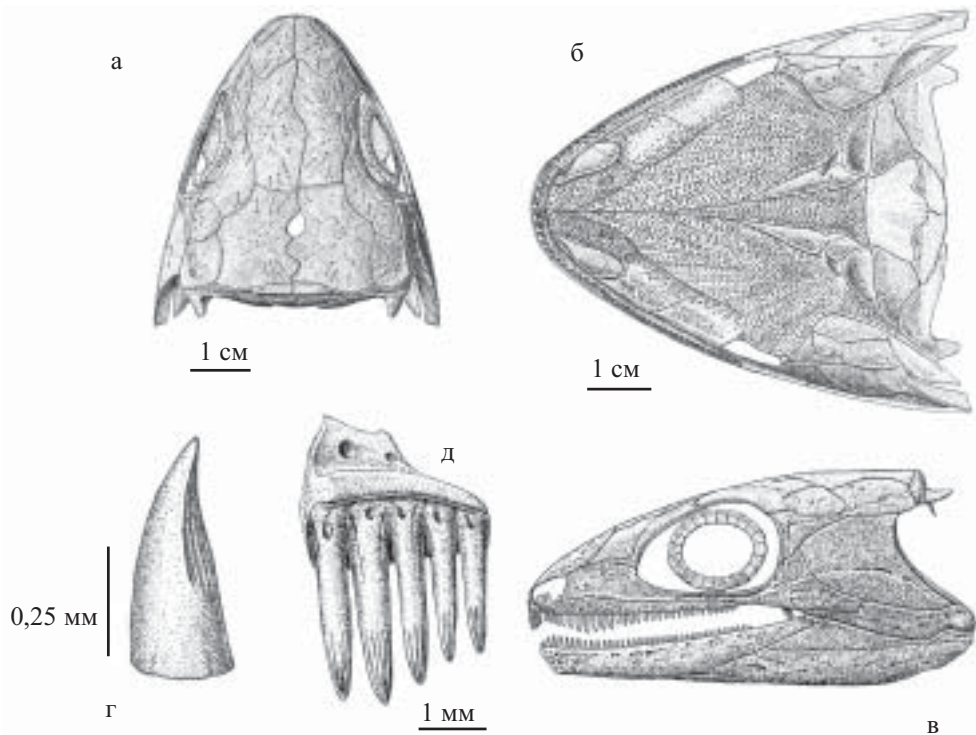


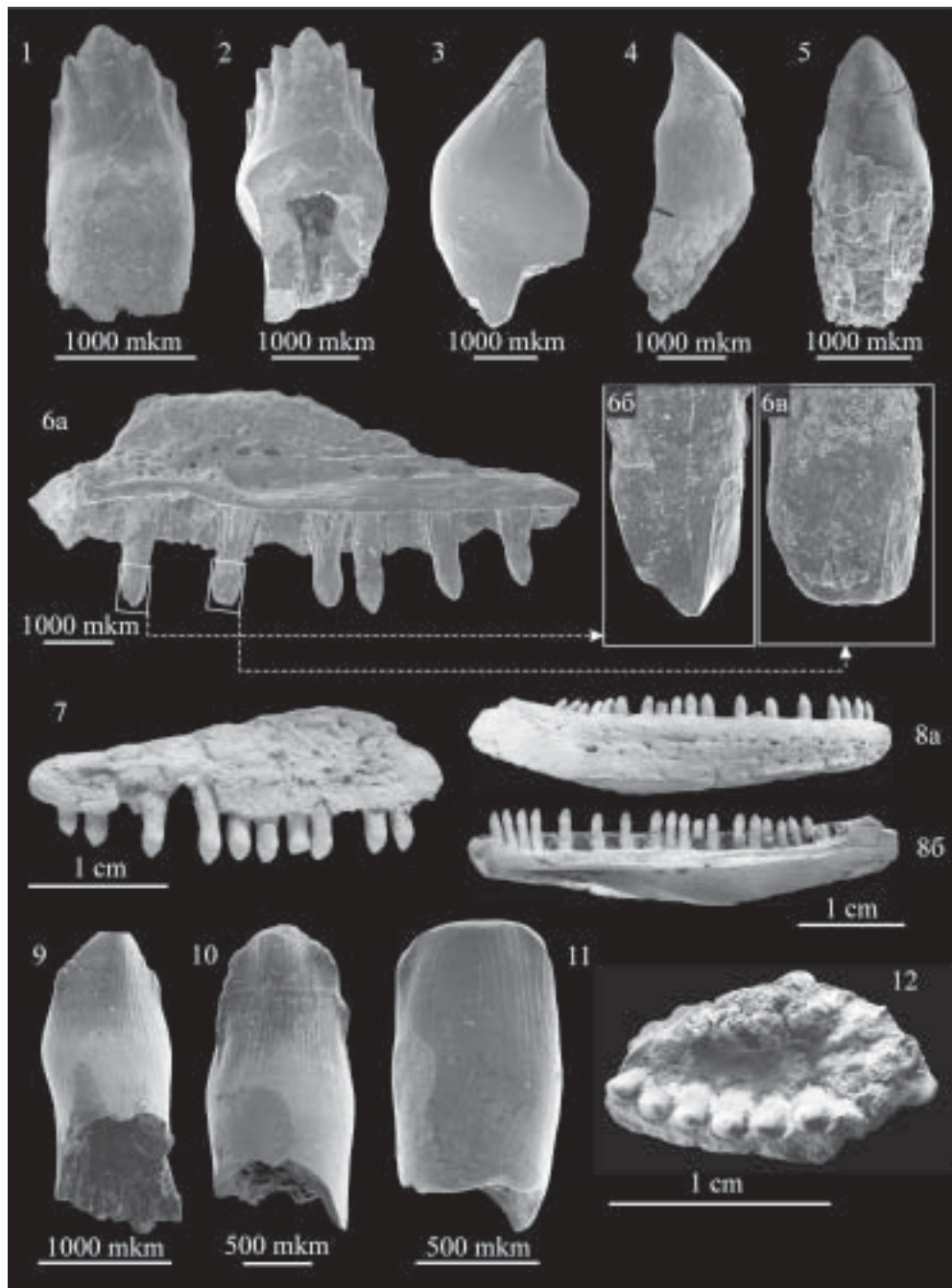
Рис. 1. *Utegenia shpinari* Kuznetsov et Ivachnenko, 1981; нижняя пермь (верхний карбон?); Казахстан, местонахождение Курты; реконструкция черепа (а–в) по экз. ПИН, № 2078/369, 376, 388: а — сверху; б — снизу; в — сбоку; г — коронка верхнечелюстного зуба сбоку (по экз. ПИН, № 2078/351, 369); д — левое praemaxillare лингвально (по экз. ПИН, № 2078/354).

увеличены; зубы на стыке обоих элементов верхнечелюстной дуги маленькие, равно как и зубы в окоლოსимфизном отделе dentale (рис. 1, в).

Таким образом, в качестве первичных апоморфий сеймуриаморф по отношению к эмболомерам в строении зубной системы выступают резко выраженная размерная гетеродонтия в переднем отделе черепа и наличие озубленного ростра parasphenoideum. Последнее вызвано необходимостью ликвидации обширного незубленного участка в межптеригоидной области, что можно объяснить важной ролью «шагреновых» зубов в питании личинок, у которых количество маргинальных зубов невелико, а гиоидный аппарат, еще не задействованный в процессе дыхания (пассивно осуществляемом наружными жабрами), мог способствовать фиксации добычи в ротовой полости. Необходимо отметить также, что у личинок всех сеймуриаморф с документированной ларвальной стадией относительные размеры «шагреновых» зубов существенно больше, чем у взрослых животных.

Дальнейшая эволюция котлассиоидей связана с усложнением коронок челюстных зубов, выражающимся главным образом в утолщении их при базальных отделах и появлении на режущей кромке дополнительных зубцов, число и размеры которых варьируют как у различных представителей семейства, так и в онтогенезе видов, представленных в коллекции возрастными сериями. При этом наблюдается продольное (лабио-лингвальное) удлинение

ТАБЛИЦА I



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ I

Фиг. 1. *Biarmica tchudinovi* Ivachnenko, 1987; голотип ПИН, № 1581/1, закладка одиннадцатого максиллярного зуба лингвально; местонахождение Вышка; верхняя пермь, нижеказанский подъярус.

Фиг. 2, 3. *Leptoropha thalonophora* (Tchudinov, 1955); экз. ПИН, № 161/68, коронки нижнечелюстных зубов: 2 — лингвально (внутренняя стенка удалена, открыта пульпарная полость), 3 — сбоку; местонахождение Шихово-Чирки; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус.

Фиг. 4. *Leptoropha thalonophora* (Tchudinov, 1955); голотипа ПИН, № 161/72, зуб переднего отдела постхоанного ряда сбоку; местонахождение Шихово-Чирки; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус.

Фиг. 5. *Kotlassia prima* Amalitzky, 1921; голотип ПИН, № 2005/74, максиллярный зуб лингвально; местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

Фиг. 6. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; экз. ПИН, № 3585/142, правое maxillare лингвально: ба — общий вид, бб и бв — коронки третьего и пятого максиллярных зубов соответственно; местонахождение Донгуз 6; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

Фиг. 7. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; экз. ПИН, № 3713/45, правое maxillare лингвально; местонахождение Потеряха 2; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

Фиг. 8. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; экз. ПИН, № 3713/52, правое dentale: 8а — лабиально, 8б — лингвально; местонахождение Потеряха 2; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

Фиг. 9–11. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; коронки челюстных зубов лингвально: 9 — максиллярного (экз. ПИН, № 3713/52), 10 — премаксиллярного (экз. ПИН, № 3713/174), 11 — верхнечелюстного со следами стирания (экз. ПИН, № 3713/173); местонахождение Потеряха 2; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

Фиг. 12. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; экз. ПИН, № 4547/4, правый ectopterygoideum, снизу; местонахождение Потеряха 1; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

оснований, приобретающих в сечении овальную или вытянуто-овальную форму. Специализации подвержены преимущественно зубы передних отделов челюстей; зубы, приуроченные к окончанию зубных рядов, модифицированы в меньшей степени.

В семействе Kotlassiidae параллельно с усложнением коронок происходит постепенное сокращение количества челюстных зубов (у татарских родов в дефинитивном состоянии почти вдвое по сравнению с *Utegeniidae*), а также почти полностью нивелируется их размерная дифференцировка в переднем отделе верхней челюсти, что определяется сменой объекта питания и отсутствием необходимости фиксации относительно крупной и подвижной добычи (см. ниже). Гетеродонтность зубной системы, выражающаяся в изменении формы коронок по простиранию зубного ряда, напротив, возрастает. Одновременно на небе формируются ряды крупных зубов, по размерам сопоставимых с челюстными. Первый из них — медиохоанный — протягивается через сошник вдоль отверстия хоаны; каудально он продолжается на palatinum и ectopterygoideum продольным полем крупной «шагрени». Постхоанный ряд проходит вдоль границы с максиллой от заднего края хоаны до передней стенки аддукторной полости.

У *Biarmica tchudinovi* (рис. 2; табл. I, фиг. 1; нижнеказанский подъярус, местонахождение Вышка) при базальных отделах коронок, в отличие от *Utegenia*, уже заметно утолщены (табл. I, фиг. 1). С каждой стороны от центральной вершинки имеется пара хорошо выраженных дополнительных зубцов. Челюстные зубы голотипа (ПИН, № 1581/1) сильно повреждены, но наличие зазубренных коронок фиксируется на значительной части длины зубного ряда благодаря находке сменных закладок в пустых альвеолах. Основания вытянуты трансверзально по отношению к челюстям и приобрели овальные сечения. Количество зубов в верхнечелюстной кости сокращается примерно до 25, в зубной — до 30 (рис. 2, в, г), причем отчетливой размерной дифференцировки зубов в переднем отделе верхнечелюстной дуги уже не наблюдается.

Медиохоанный ряд палатинальных зубов у биармики уже был сформирован и протягивался, по-видимому, по всей длине сошника (на фрагменте vomer голотипа сохранилось пять зубов: рис. 2, б). Постхоанный ряд находился в зачаточном состоянии и представ-

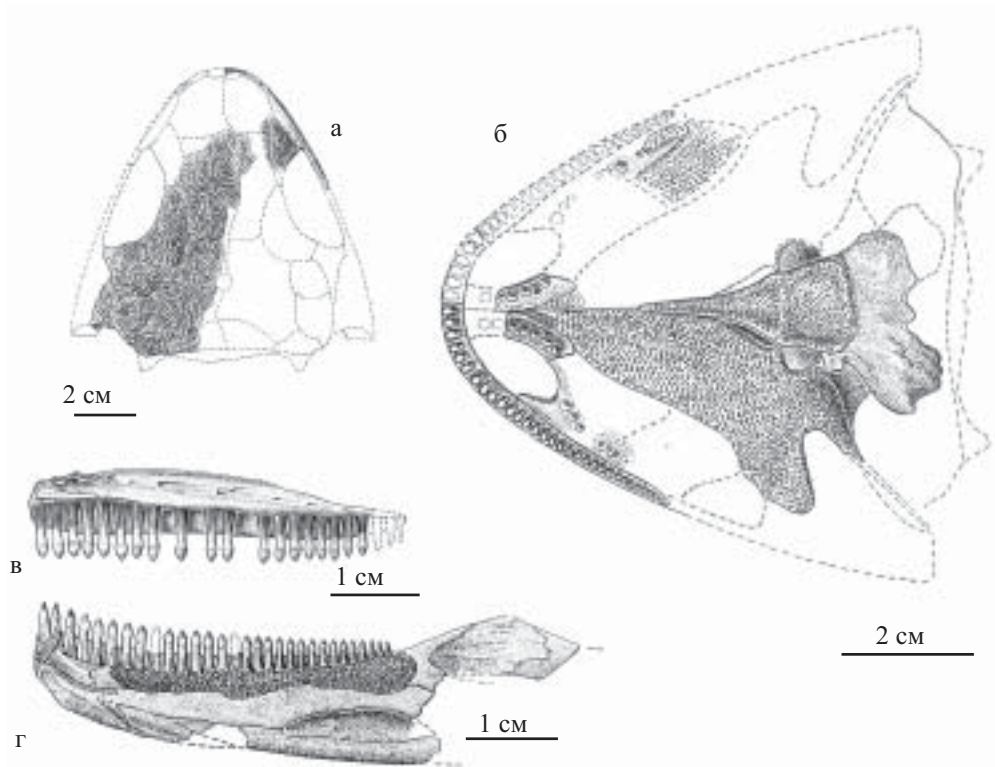


Рис. 2. *Biarmica tchudinovi* Ivachnenko, 1987; верхняя пермь, нижнеказанский подъярус; Россия, местонахождение Вышка; реконструкции по голотипу ПИН, № 1581/1: а — крыша черепа сверху, б — небный комплекс снизу, в — правое maxillare лингвально, г — правая ветвь нижней челюсти лингвально.

лен только тремя зубами в передней части небной кости, ориентированными, однако, вдоль границы с максиллой, и крупным зубом в передней части *ectopterygoideum*. В остальном он составлен небольшими зубами, которые, тем не менее, заметно превышают по размерам «шагрень» на крыловидных костях. Латеральное и медиальное поля мелких зубов у биармики смыкаются на *ectopterygoideum* (рис. 2, б).

Наибольшим своеобразием характеризуется зубная система *Leptoropha talonophora* (рис. 3; табл. I, фиг. 2–4; верхнеказанский подъярус, местонахождение Шихово-Чирки), у которой при базальных отделах коронок максимально утолщены и образуют позади резко наклоненных вершинок заметный уступ (табл. I, фиг. 3, рис. 3). Количество дополнительных зубцов возрастает до трех-четырех на каждой из сторон коронки; размеры самих зубцов увеличены, что придает зубам лепторофы известное сходство с таковыми парейазавров, некогда послужившее причиной отнесения ее остатков к рипеозавридам (Чудинов, 1955, 1957). Складчатые и сильно удлиненные основания резко сжаты с боков (особенно в прикоронарной области) и иногда покрыты снаружи тонкой корочкой костной ткани, возможно, являющейся аналогом цемента.

Медиальный фланг зубной площадки в челюстных костях ориентирован таким образом, что между ним и альвеолярным краем образуется глубокий желоб, в который погружены основания зубов (промежутки между ними при этом часто заполнены рыхлой

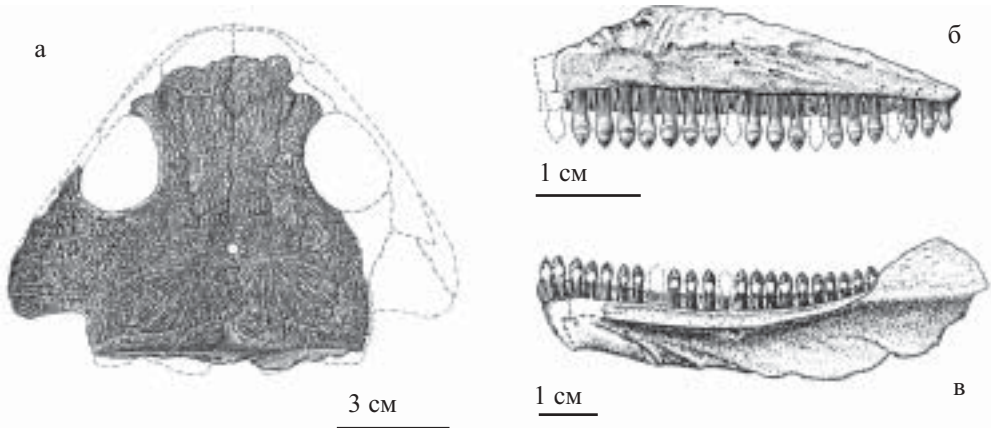


Рис. 3. *Leptoropha thalonophora* (Tchudinov, 1955); верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Россия, местонахождение Шихово-Чирки; а — крыша черепа сверху (голотип ПИН, № 161/72), б — правое maxillare лингвально (реконструкция по голотипу ПИН, № 161/72), в — правое dentale лингвально (реконструкция по экз. ПИН, № 161/68).

спонгиозой). Видимо, этим обстоятельством вызвано некоторое изменение характера замещения зубов у лепторофы: имеющая большие размеры сменная коронка, закладываемая в узком промежутке между медиальным краем зубной площадки и основанием зуба, после начала резорбции последнего формируется уже внутри его пульпарной полости (экз. ПИН, № 161/106).

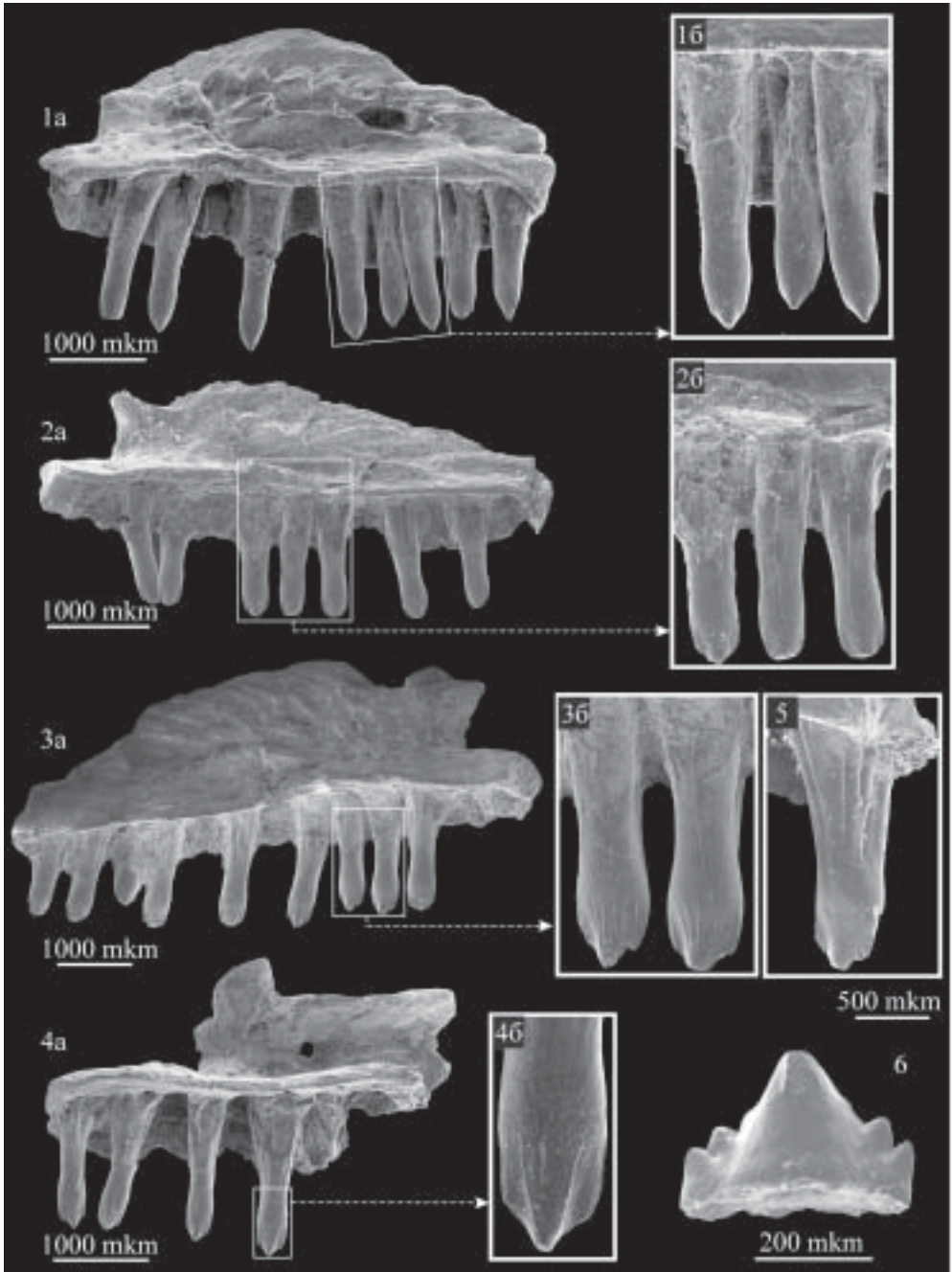
Количество маргинальных зубов у лепторофы по сравнению с биармикой сокращается до 19 в верхнечелюстной кости и 22 в нижней челюсти (рис. 3, б, в). Небо сохранилось фрагментарно, однако устанавливается присутствие крупных палатинальных зубов позади хоаны (табл. I, фиг. 4), причем различия в их форме указывают на значительную протяженность постхоанного ряда.

В онтогенезе позднеатарского котлассида *Microphon exiguus* (табл. I, фиг. 6–12; верхнетатарский подъярус; северодвинский горизонт) в строении зубной системы наблюдается ряд последовательных изменений, отражающих ее эволюционные преобразования в ряду предковых форм.

У наименее крупных известных экземпляров (длина черепа до 25 мм) коронки верхнечелюстных зубов сохраняют монокуспидное строение, хотя часто уже снабжены одним небольшим боковым выступом на обращенном вперед краю режущей кромки (табл. I, фиг. 6б). Утолщенность при базальных отделах коронок не выражена, основания имеют округлые сечения.

В последующих генерациях прослеживается появление и добавление боковых зубцов, число которых у взрослых экземпляров возрастает до трех-четырех и более с обеих сторон от центральной вершинки (табл. I, фиг. 9). Сами зубцы, однако, сохраняют небольшие размеры и обычно сливаются в зазубренные гребешки, получившие более сильное развитие у премаксиллярных зубов (табл. I, фиг. 10). При базальных отделах коронок утолщаются, происходит продольное удлинение оснований, усиление их складчатости. Количество зубов в челюстях возрастает, но незначительно по сравнению с ювенильными особями: до 15–18 в верхнечелюстной кости (табл. I, фиг. 7) и максимально до 26 в нижней челюсти (табл. I, фиг. 8а, 8б). Изначально хорошо выраженные и немногочисленные

ТАБЛИЦА II



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ II

Microphon gracilis Bulanov, 2003; онтогенетическая модификация челюстных зубов на ранних стадиях развития; местонахождение Бабинцево; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

Фиг. 1. Экз. ПИН, № 4617/195, правое maxillare личинки лингвально: 1a — общий вид, 16 — седьмой-девятый максиллярные зубы.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 4617/142, правое maxillare ювенильной особи лингвально: 2a — общий вид, 2б — шестой-восьмой максиллярные зубы.

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 4617/111, левое maxillare ювенильной особи лингвально: 3a — общий вид, 3б — четвертый и пятый максиллярные зубы.

Фиг. 4. Экз. ПИН, № 4617/194, левое praemaxillare ювенильной особи лингвально: 4a — общий вид, 4б — коронка третьего предчелюстного зуба.

Фиг. 5. Экз. ПИН, № 4617/175, первый максиллярный зуб.

Фиг. 6. Экз. ПИН, № 4617/180, сменная закладка нижнечелюстного зуба лингвально.

гребешки на лингвальной стороне коронок преобразуются в тонкую струйчатость. Ее появление вызвано необходимостью укрепления эмалевого покрытия от стирания (табл. I, фиг. 11), обусловленного присутствием в рационе склерированных объектов (аналогичными гребешками, например, покрыты давящие зубы современного *Ophisaurus*), и часто наблюдаемого уже у ювенильных особей (табл. I, фиг. 6в). В дефинитивном состоянии у *M. exiguus* ряды крупных палатинальных зубов полностью сформированы; в частности, постхоанный ряд непрерывно протягивался вдоль границы с максиллой до переднего края аддукторной полости (табл. I, фиг. 12). Коронки составляющих его зубов имеют коническую форму без выраженной режущей кромки и покрыты той же характерной струйчатостью, что и маргинальные зубы.

Во многом аналогично протекает модификация зубной системы в онтогенезе *Microphon gracilis* (рис. 4, табл. II; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт, местонахождение Бабинцево). При длине черепа 15–20 мм (рис. 4; табл. II, фиг. 1) в maxillare содержится 10–11 зубов, снабженных монокуспидными коронками. На сошниках на этой стадии обнаруживается только три крупных зуба, распределенных вдоль края хоаны (рис. 4, б). Пара подобных зубов, возможно, присутствовала на palatinum, но оформленного постхоанного ряда нет: на его месте, как и у *Utegenia*, развито продольное поле очень крупной «шагрени».

При увеличении длины черепа до 30–35 мм количество зубов в верхнечелюстной кости *M. gracilis* возрастает до 13, их основания продольно вытягиваются, складчатость усиливается, проксимальные отделы коронок заметно утолщаются (табл. II, фиг. 1, 3, 5). Количество зубов в предчелюстной кости уже на этой стадии может достигать восьми (табл. II, фиг. 4). На режущей кромке появляются хорошо выраженные (гораздо сильнее, чем у *M. exiguus*) дополнительные зубцы — от одного до трех с каждой стороны от высокой центральной вершинки (табл. II, фиг. 5, 6), которая обычно несет следы механического износа. Остатки взрослых особей этого вида пока не найдены.

Среди котлассиид единственной формой, сохраняющей в дефинитивном состоянии монокуспидные коронки маргинальных зубов, является *Kotlassia prima* (рис. 5, табл. I, фиг. 5; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт, местонахождения Соколки и Гороховец), некоторые особенности строения зубной системы которой вследствие плохой сохранности имеющихся материалов не вполне очевидны. В отличие от остальных котлассиид, этот род характеризуется полным отсутствием дополнительных зубцов на режущей кромке (имеющей характер острой окантовки) и гребешков на лингвальной стороне коронок (табл. I, фиг. 5). Котлассия обладает полностью сформированным постхоанным рядом не менее чем из 16 зубов, протягивающимся от хоаны до переднего края аддукторной полости (рис. 5, в); данные о медиохоанном ряде отсутствуют, но сомневаться в его наличии нет оснований. По аналогии с челюстными, крупные палатинальные зубы обладают продольно удлиненными основаниями, сечения которых изменяются на округлые при движении назад. Общее количество зубов в нижней челюсти взрослого



Рис. 4. *Microphon gracilis* Bulanov, 2003; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус; Россия, местонахождение Бабинцево; череп личинки; реконструкция по голотипу ПИН, № 4617/110: а — сверху, б — снизу.

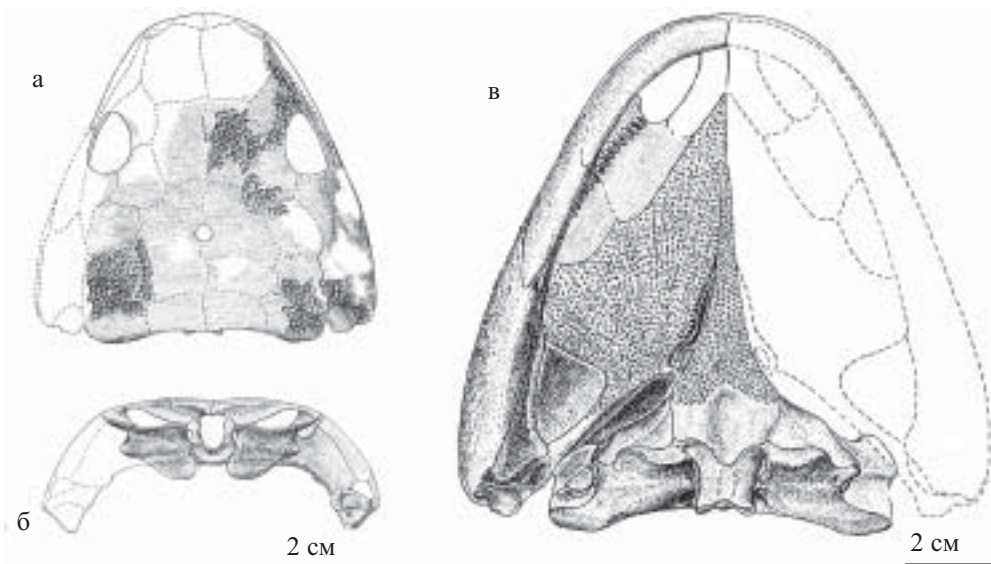


Рис. 5. *Kotlassia prima* Amalitzky, 1921; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус; Россия, местонахождение Соколки; реконструкция черепа по голотипу ПИН, № 2005/74: а — сверху, б — сзади, в — снизу.

животного, судя по материалам из местонахождения Гороховец (экз. ПИН, № 4818/615), должно было достигать 35–40, что хорошо согласуется с состоянием коррелятивно зависимых признаков, в частности, простым строением коронок. Наблюдаемое упрощение зубов с большой вероятностью является вторичным преобразованием, обусловленным возвратом к активному хищничеству; наличие постхоанного ряда, наравне с другими особенностями краниальной морфологии, указывает на родство котлассии с остальными представителями семейства (Bulanov, 2003).

По аналогии с *Microphon* можно уверенно заключить, что и казанские котлассииды (*Leptorophinae*) имели усложненный морфогенез зубной системы в процессе индивидуального развития. Состояние небного озубления у *Viarmica* и данные по онтогенезу видов рода *Microphon* указывают на первоочередность формирования в эволюции семейства медиохоанного ряда, что хорошо согласуется с приоритетной специализацией премаксиллярных зубов в рассматриваемой группе. К сожалению, материал пока не позволяет установить наличие и характер стертости зубов на сошниках у котлассид: не исключено, что отчасти назначение медиохоанного ряда заключалось в защите хоаны от попадания в нее пищевых частиц при переходе от хищничества к растительноядности (см. ниже), во многом обеспеченной стригущими движениями премаксиллярных зубов. Функциональная нагрузка постхоанного ряда более очевидна: наряду с зубами верхней и нижней челюстей они входили в состав комплексного аппарата, позволяющего в зависимости от трофической специализации, срезать (*Leptoropha*) или раздавливать (*Microphon*) пищевые объекты.

Сеймуриоидеи сохраняют слабо модифицированное по сравнению с *Utegeniidae* состояние зубной системы. У всех них за исключением *Seymouria baylorensis* дефинитивно в верхнечелюстной кости насчитывается около 30, а в зубной — около 40 зубов. Для некоторых раннепермских родов (*Ariekanerpeton*, *Seymouria*) свойственна хорошо выраженная размерная гетеродонтия в передних отделах челюстей, аналогичная наблюдаемой у *Utegenia*. На небе крупные зубы в количестве двух-трех присутствуют только на сошнике и небной кости. «Шагрень» на парасфеноиде развита лишь в районе базиптеригоидного сочленения и отсутствует на роstralной части кости; в пределах птеригондов зубные поля не распространяются на квадратные ветви. Два последних признака являются диагностическими и отличают группу от альтернативного надсемейства.

За исключением этой особенности, зубная система *Ariekanerpeton* (рис. 6; нижняя пермь, местонахождение Сарытайпан) почти идентична таковой утегениид. Количество челюстных зубов велико, их основания имеют округлые сечения на всем протяжении зубных рядов. На небе два-три крупных зуба расположены в типичном положении медиальнее и позади хоаны. Сходно и наличие в максилле и премаксилле увеличенных зубов, что является одним из немногочисленных отличий ариеканерпетона от близкого европейского рода *Discosauriscus* (Klembara, 1997).

Аналогично ариеканерпетону устроена зубная система *Seymouria sanjuanensis* (Vaughn, 1966; Laurin, 1995). *S. baylorensis*, напротив, характеризуется сокращенным количеством зубов в челюстях (в maxillare 16–21 вместо 24–30 у *S. sanjuanensis*), среди которых некоторые клыкоподобно увеличены («canin region»).

Зазубренное (трикуспидальное) строение коронок в надсемействе отмечено только у ювенильных особей *Karpinskiosaurus ultimus* (рис. 7, в, д; 8, а) и является личиночным приспособлением данного вида (Буланов, 2002; Bulanov, 2003). В процессе метаморфоза, проходившего, вероятно, при длине черепа 20–25 мм, происходила замена зубов на одновёршинковые, сопровождавшаяся дальнейшим увеличением их числа до нормативного для сеймуриоидов (в верхнечелюстной кости до 30 вместо 22 у ларвальных особей; рис. 7, б, г; 8, б). У раннепермских карпинскиозаврид (*Discosauriscinae*) зубы сохраняют

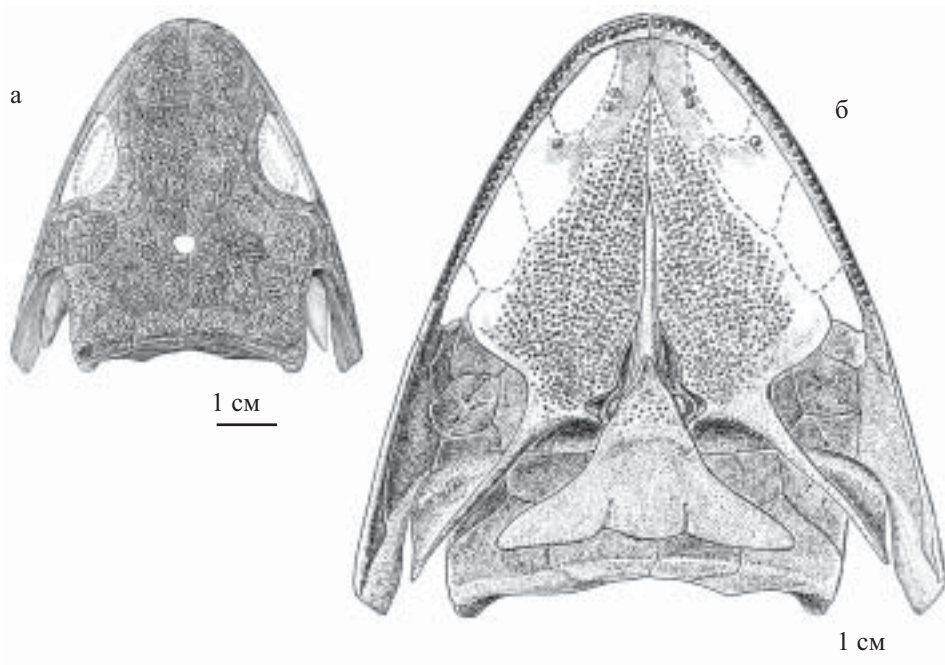


Рис. 6. *Ariekeanerpeton sigalovi* (Tatarinov, 1968); нижняя пермь; Таджикистан, местонахождение Сарытайпан; реконструкция черепа по экз. ПИН, № 2079/600, 133, 332, 638, 830: а — сверху, б — снизу.

монокуспидное строение на всем протяжении онтогенетического цикла (Ивахненко, 1981, 1987; Klembara, 1995, 1997; Bulanov, 2003). Основания челюстных зубов позднепермских карпинскиозавров (*Karpinskiosaurinae*) продольно удлиняются, образуя широкие контрфорсы (рис. 8, б), но при этом остаются тонкостенными. Видимо, этим объясняется изменение характера складчатости челюстных зубов, а именно — закладка борозд по центру широких сторон основания и почти полное смыкание складок противоположных сторон внутри полости пульпы (рис. 8, в).

Упрощенное строение челюстных зубов сеймуриоидов несколько затрудняет использование зубной системы для диагностики группы. Так, виды рода *Karpinskiosaurus* достаточно уверенно отличаются в дефинитивном состоянии степенью изгиба вершинки внутрь ротовой полости (у *K. secundus* они крючковидно загнуты: рис. 8, г). Требуется, однако, отметить, что этот признак несколько варьирует по простиранию зубного ряда (задние маргинальные зубы *K. secundus*, к примеру, имеют слабый наклон вершинок), а возможно и в процессе онтогенеза.

Обзор строения зубной системы сеймуриаморф показывает, что она представляет собой единый многокомпонентный пластичный механизм. Связь процессов, отвечающих за формирование, с одной стороны, челюстного, а с другой — небного озубления у сеймуриаморф (в первую очередь котлассиид), очевидна. Она проявляется в возникновении многих сходных кондиций у маргинальных и крупных палатинальных зубов. Так, небные зубы обладают той же степенью утолщенности коронок, что и ближайшие к ним зубы верхней челюсти, аналогичным характером распределения и формой гребешков на лингвальной стороне (или их отсутствием в случае, если таковые не развиты). Как и в челюстях, в постхоанном ряду размеры зубов постепенно уменьшаются по направле-

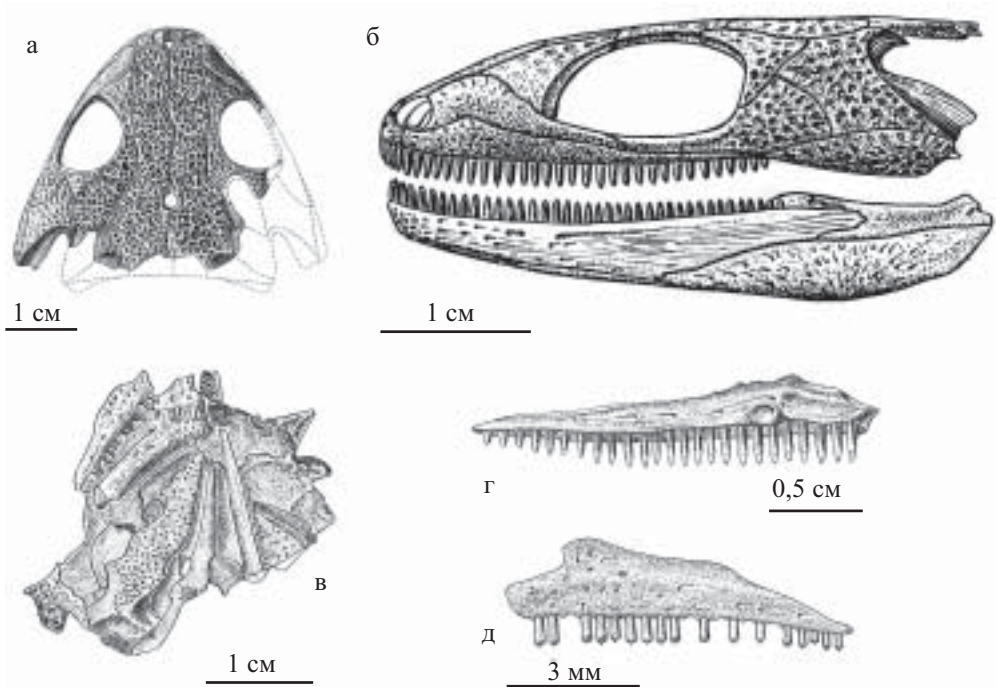


Рис. 7. *Karpinskiosaurus ultimus* (Tchudinov et Vjushkov, 1956); верхняя пермь, верхнетатарский подъярус; Россия, местонахождение Бабинцево; а, б — реконструкция черепа по экз. ПИН, № 4617/158: а — сверху, б — сбоку; в — череп личинки снизу (экз. СГУ, №104В/2031); г — левое maxillare лингвально (реконструкция по экз. СГУ, № 104 В/2011 и 2013), д — левое maxillare личинки лабиально (по экз. СГУ, № 2033).

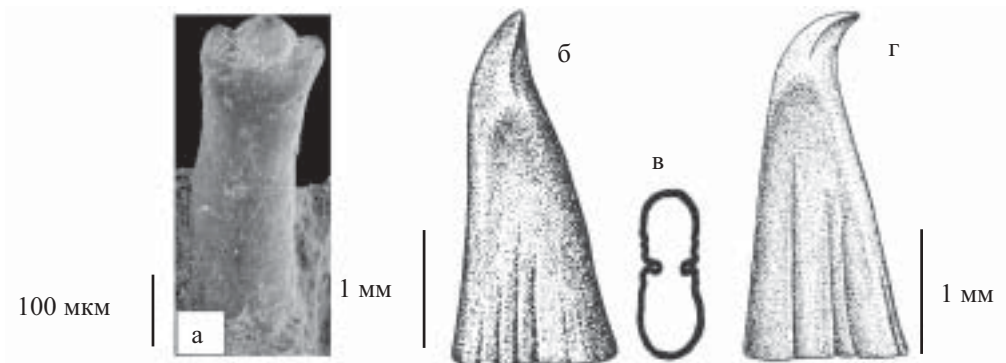


Рис. 8. Челюстные зубы карпинскиозаврин; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус; Россия: а–в — *Karpinskiosaurus ultimus* (Tchudinov et Vjushkov, 1956), местонахождение Бабинцево: а — нижнечелюстной личинки, лингвально (по экз. СГУ, № 104В/2033); б — максиллярный постметаморфозной особи сбоку (по экз. СГУ, № 104В/2015); в — то же, форма сечения основания на уровне крепления к кости; г — *Karpinskiosaurus secundus* (Amalitzky, 1921), местонахождение Адамовка: максиллярный сбоку (по экз. СГУ, № 104В/322).

нию назад, а иногда и изменяют аналогичным образом форму сечения оснований с удлиненно-овальной на округлую (*Kotlassia*).

Сложный морфогенез зубной системы котлассид сложился на базе личиночных адаптаций. Это подтверждается существенным расхождением в строении челюстного озубления у различных видов рода *Microphon* уже на ранних стадиях развития, что обусловлено приспособлением к несколько различным трофическим факторам. Высокую потенцию к реорганизации зубной системы на ларвальной стадии у сеймуриаморф демонстрируют, в частности, ее онтогенетические преобразования у *Karpinskiosaurus ultimus*.

Ярко выраженный адаптивный характер зубной системы у сеймуриаморф следует учитывать при филогенетических построениях, поскольку многие наблюдаемые признаки могут приобретаться независимо в ходе освоения сходных трофических ниш или являться результатом рекапитуляций.

Экология

Анализ строения зубной системы сеймуриаморф позволяет, опираясь на современные аналоги, выявить трофические связи группы и показать ее место в консументальной структуре сообществ позднего палеозоя. Нестандартность зубной системы в целом, заключающаяся в своеобразии челюстного и небного озубления, ее многокомпонентность и онтогенетическая вариабельность исключают подбор прямых эквивалентов среди рецентной фауны, в том числе и ныне существующих амфибий. Для реконструкции использовались прежде всего данные по ящерицам, широкий спектр трофических предпочтений которых существенно упрощает задачу и позволяет проследить определенное морфологическое сходство если не на уровне челюстного аппарата как единой функциональной структуры, то по его отдельным составляющим.

Результаты, полученные при таком сопоставлении, учитывая специфику обеих групп, имеют лишь качественный характер; установление же конкретных трофических связей требует анализа всего палеоценоза, что в силу избирательного характера захоронения далеко не всегда является решаемой задачей.

Строение зубной системы наиболее примитивных раннепермских сеймуриаморф указывает на наличие у них, как и у всех известных антракозавроморф, характеризующихся сходным состоянием челюстного и небного озубления, хищного образа жизни. Отсутствие в совместной встречаемости с *Utegenia shpinari* и *Ariekanerpeton sigalovi* остатков какой-либо другой фауны говорит в пользу питания этих форм мягкотелыми или хитинизированными беспозвоночными, что хорошо согласуется с сравнительно небольшими размерами самих животных. Насекомые входят в состав ориктоценозов моравских местонахождений с *Discosauriscus austriacus* (Kochov), где приурочены к слоям с наибольшей концентрацией тетрапод. На тех же уровнях отмечено присутствие костных ганоидов, близких к *Paramblypterus* (Klembara, Meszaros, 1992), однако в целом они распространены по разрезу более широко и по размеру сопоставимы с самими дискозаврисками, что исключает их из списка основных кормовых объектов. Рыбья молодь, несомненно, могла служить дополнительным элементом питания крупным экземплярам *Discosauriscus* (для которых предполагается в том числе и каннибализм; Klembara, Meszaros, 1992), однако ее наличие в составе рациона личинок маловероятно. В целом же зубная система моравских форм из-за отсутствия ярко выраженной размерной дифференцировки верхнечелюстных зубов выглядит менее специализированной по сравнению с *Ariekanerpeton*, для которого ихтиофагия исключена в силу тафономических данных — полного отсутствия рыбных остатков в типовом местонахождении.

Преимущественно инвертебратофагами были и позднепермские карпинскиозавриды. Строение челюстных зубов *Karpinskiosaurus ultimus* указывает на отсутствие возможности эффективного захвата относительно крупной добычи; основу питания этой формы составляли водные беспозвоночные. Внешне зубы постметаморфозных особей *K. ultimus*, имеющие слегка уплощенные монокуспидные коронки и широкие контрфорсы в виде трансверзально удлиненных оснований, напоминают таковые некоторых современных гекконов (например, *Gekko*, *Coleonyx*), являющихся преимущественно насекомоядной группой ящериц. Как и карпинскиозавры, *Gekkonidae*, особенно мелкие формы, характеризуются изодонтной зубной системой, большим количеством зубов в челюстях (у *Coleonyx variegatus* до 40 в maxillare и 46 в dentale, но для большинства видов несколько меньше) и быстрой скоростью их замещения, на что указывает присутствие многочисленных сменных закладок (Воробьева, Чугунова, 1995).

Крючковидная форма челюстных зубов *Karpinskiosaurus secundus* свидетельствует о необходимости фиксации подвижной добычи: вполне вероятно, что одним из обычных (но не облигатных) объектов питания, в отличие от *K. ultimus*, могла выступать мелкая рыба (остатки палеонисков отмечены в совместной встречаемости во всех местонахождениях: Соколки, Блюменталь 3, Гороховец). В целом же слабая специализация этого вида подразумевает значительно более широкий спектр потенциальной добычи. Формой коронок и гомодонтным состоянием зубной системы *K. secundus* напоминает современного *Cryptobranchus*, кормовой рацион которого при сходных размерах составляют преимущественно речные беспозвоночные, а также рыба и даже мелкие водные амфибии.

Зубная система *Seymouria sanjuanensis* почти идентична таковой ариеканерпетона: основу рациона этого вида, особенно на ранних стадиях развития, составляли беспозвоночные. Гипертрофия верхнечелюстных зубов в ростральном отделе черепа у *Seymouria baylorensis*, несомненно, является адаптацией к охоте на относительно крупную добычу — рыбу или небольших наземных позвоночных. Второй вариант представляется более вероятным, поскольку в плане челюстного озубления прослеживается аналогия этой формы с токозавридом *Macroleter poezicus* мезенского фаунистического комплекса Восточной Европы, основной объект питания которого очевиден — молодь примитивного проколофона *Nyctiphruetus acudens* (ихтиолиты в местонахождениях мезенской группы полностью отсутствуют).

Разнообразие в строении зубной системы котласиид указывает на широкий спектр потреблявшихся кормов. Наличие симметрично зазубренных коронок у лепторофин является адаптацией к фитофагии: эта особенность строения свойственна челюстным зубам большинства растительноядных ящериц, основная часть которых принадлежит семейству Iguanidae. Присутствие дополнительных зубцов у лацертилий — явление весьма распространенное и отмечено у многих насекомоядных форм, в рацион которых растительные объекты входят лишь изредка. Строение их зубов, однако, отличается от зубов большинства облигатных фитофагов узостью коронок и хорошо выраженной их асимметрией, проявляющейся в наличии дополнительных зубцов лишь спереди от основной вершинки, а в противном случае — различной степенью развития зубцов на разных сторонах режущей кромки (*Lacerta strigata*, *L. pratocola*, *Eremias arguta*, *E. grammica* и др.). Примечательно, что даже в этом случае у некоторых лацертид растительные остатки в содержимом желудка встречаются регулярно, а у последнего вида их доля может составлять до 15 % (Воробьева, Чугунова, 1995). Имеются данные и об облигатной растительноядности некоторых представителей семейства, в частности *Gallotia simonyi*, но трикуспидальные коронки у этой формы расширены и имеют симметричное строение (Воробьева, Чугунова, 1995), как и у растительноядных Iguanidae.

Несомненно, в основании выработки поликуспидного зуба специализированных ящериц фитофагов лежит коронка продвинутого «насекомоядного» типа с одной — двумя (преимущественно крупными) дополнительными вершинками, назначение которых заключается во вспомогательном взламывании хитинизированных покровов. Реализованная конструкция, с другой стороны, оказалась вполне подходящей для захвата и срезания растительных кормов. Это подтверждается универсальностью зубов подобного типа: так, трикуспидальные коронки используются как облигатно насекомоядными (*Syclura macleayi*, *Basileiscus*), так и преимущественно растительноядными ящерицами (*Leiocephalus*, *Gallotia simonyi*, *Amblyrhynchus cristatus*) (Воробьева, Чугунова, 1995). Приобретение поликуспидных зубов, несомненно, протекало независимо в разных семействах лацертилий, но лишь среди игуанид можно наблюдать дальнейшую специализацию — формирование широких плоских коронок с большим количеством дополнительных зубцов (Queiros, 1987). Необходимо отметить также, что принципиально сходное строение челюстных зубов возникает в эволюции самых различных групп и наблюдается у животных, для которых трудно предполагать хищный образ жизни (например, Pareiasauridae, многие Pelycosauria, Ornithischia и др.: Ивахненко, 1987; Reisz, Sues, 2000; Weishampel, Jianu, 2000).

Отдельно отметим, что факультативное использование ящерицами кормов животного происхождения не может являться препятствием для выработки основной адаптивной нормы, определяемой приоритетным объектом питания. Гетеродонтность зубной системы, хорошо выраженная у всех лацертилий, подразумевает дифференцировку зубов по выполняемой функции и возможность потребления различных пищевых объектов. Таким образом, полный состав рациона определяется состоянием зубной системы в целом, а за потребление конкретного ресурса отвечает группа надлежащим образом специализированных зубов. Это делает корректным проведение аналогий между рецентными и ископаемыми (в том числе и не родственными) формами.

Среди котлассид наиболее ярко выраженными адаптациями к фитофагии в строении зубной системы обладает *Leptoropha*, челюстные зубы которой имеют симметричные расширенные коронки, снабженные плоскими апикальными отделами и крупными дополнительными зубцами. Сильный наклон вершинок внутрь ротовой полости (табл. I, фиг. 3) связан с захватом растительной массы и фактически исключает эффективное использование зубов для других целей (например, раздавливания). Полное отсутствие следов стирания у функционирующих зубов указывает на очень мягкий характер кормового объекта, представлявшего собой, по-видимому, одну из групп водорослей, совместно с которыми иногда захватывались всевозможные беспозвоночные, служившие необходимым источником животных протеинов. Очевидно, этой причиной объясняется формирование в эволюции котлассид дополнительного — постхоанного — ряда зубов, позволившего более рационально использовать этот тип ресурса. Однако у лепторофы передние зубы постхоанного ряда, снабженные уплощенными лопатковидными коронками с отчетливым режущим краем и отсутствием следов механического износа (табл. I, фиг. 4), выполняли преимущественно функцию срезания.

Viarmica представляет начальный этап специализации в указанном направлении. Строение зубов говорит о преобладании в рационе кормов растительного происхождения. Хотя доля животных компонентов питания по сравнению с *Leptoropha* была, по-видимому, относительно велика, отсутствие сформированного постхоанного ряда палатинальных зубов препятствовало эффективному питанию такими объектами как беспозвоночные с достаточно жесткими наружными покровами.

Прослеженные преобразования зубной системы в онтогенезе видов рода *Microphon* свидетельствуют о трофической переориентации в процессе индивидуального развития.

Личинки *M. exiguus* вели хищный образ жизни: на это указывает строение челюстных зубов, имеющих, как и *Utengiidae*, простую коническую форму или чаще снабженных плечевидными выступами на режущей кромке, в последующих генерациях преобразующихся в боковые зубцы. На этой стадии коронка выглядит ассиметричной вследствие более сильного развития той части кромки, которая направлена вперед, а также благодаря большим размерам размещенного на ней зубца (табл. I, фиг. 6б; табл. II, фиг. 1б; 3б). Подобный план строения соответствует таковому лацертид-энтомофагов (Воробьева, Чугунова, 1995); его приобретение котлассидами вызвано необходимостью повышения эффективности челюстного аппарата на ранних онтогенетических стадиях, когда наблюдается дефицит количества маргинальных зубов (у котлассид, характеризующихся в силу неотении замедленной скоростью добавления зубов в челюстях, это представлялось особенно актуальным). Наличие подобной стадии свидетельствует, что формирование зубной системы специализированного фитофага среди сеймуриаморф произошло, как и у ящериц, в результате модификации зубной системы «хищного» типа.

Гетеродонтия, хорошо выраженная у взрослых особей *M. exiguus*, предоставляла возможность осваивать широкий спектр кормовых объектов. Так, премаксиллярные зубы, обладающие более высоким и широкими коронками с мелко зазубренной режущей кромкой (табл. I, фиг. 10), использовались преимущественно для захвата и срезания водной растительности. Зубы в верхнечелюстной кости, их антагонисты в dentale, характеризующиеся слабым развитием дополнительных зубцов, а также крупные палатинальные зубы постхоанного ряда, снабженные коническими вершинками, составляли единый функциональный аппарат, позволявший эффективно удерживать и разламывать такие объекты, как насекомые с прочными наружными покровами, конхостраки, тонкорачиные моллюски и т.п. Это подтверждается часто наблюдаемым стиранием коронок, имеющим место как у ювенильных (табл. I, фиг. 6а, 6в), так и у взрослых (табл. I, фиг. 11) особей, у которых оно выражается в притуплении центральной вершинки, нивелировке дополнительных зубцов и износе гребешков на лингвальной стороне. Преобразование последних в тонкую струйчатость у *M. exiguus* является частной адаптацией, увеличивавшей толщину эмалевого покрытия и препятствующей процессу механической деструкции. Уклон у *M. exiguus* на поздних стадиях в сторону склерофагии особенно очевиден при рассмотрении челюстей крупных особей из типового местонахождения (Донгуз 6; dentale ПИН, № 3585/26; Буланов, 2000, табл. X, фиг. 7), зубы которых вследствие стирания приобрели плоские округлые окончания и сформировали аппарат давящего типа. Примечательно, что интенсивное стирание челюстных зубов наблюдается на челюстях *M. exiguus* лишь из некоторых местонахождений (Донгуз 6, Наволоки), в то время как в других разрезах это является скорее исключением (Потеряха 1, 2), а в некоторых деструкция коронок либо отсутствует, либо выражена крайне незначительно (Устье Стрельны). Из этого следует, что состав рациона отдельных популяций *M. exiguus* во многом определялся трофическими факторами конкретных экотопов, а также мог варьировать у различных особей в зависимости от персональных предпочтений.

Данные о строении челюстного аппарата *M. gracilis* на поздних стадиях в настоящее время отсутствуют. Челюстные зубы ювенильных особей отличаются от зубов одноразмерных экземпляров *M. exiguus* более утолщенными при базальных отделах коронок, сильнее развитыми боковыми зубцами, почти не уплощенной и более высоко приподнятой центральной вершинкой (табл. II, фиг. 5, 6). Последняя у большинства сформированных зубов притуплена (иногда весьма существенно) в результате стирания (табл. II,

фиг. 2а, 2б, 3б) — ее участие в раздавливании жестких объектов не вызывает сомнения. В типовом местонахождении совместно с остатками *M. gracilis* встречено большое количество конхострак, которые с большой долей вероятности и служили одним из основных пищевых компонентов. В процессе питания наверняка были задействованы и крупные палатинальные зубы, однако данные об их строении и распределении на небе у рассматриваемого вида пока не полны. В этой связи необходимо напомнить о наличии у *M. gracilis* очень крупных зубов на костях короноидной серии, которые, топографически являясь антагонистами зубов постхоанного ряда, вполне могли способствовать фиксации пищевого объекта.

Второй существенной составляющей рациона *M. gracilis* уже на ранних стадиях вполне могла выступать водная растительность, на что указывает хорошее развитие боковых зубцов, выраженных значительно лучше, чем у одноразмерных особей *M. exiguus*.

Зубная система *Kotlassia prima* в силу вторичного упрощения приближена к исходному морфотипу. Это вызвано возвратом к хищничеству, причем крупные размеры не исключают принадлежности животного к группе факультативных ихтиофагов. Косвенным указанием на такую возможность является частая встречаемость фрагментарных остатков котлассии в местонахождении Гороховец (отдельные зубы, позвонки, фрагменты челюстей) совместно с многочисленными рыбными остатками. Неполнота имеющегося материала и отсутствие данных о динамике формирования челюстного и небного озубления в ходе онтогенеза у этой формы оставляют место для сомнений относительно приведенной интерпретации.

Для оценки роли сеймуриаморф в сообществах наземных позвоночных представляется целесообразным охарактеризовать состав ориктокомплексов основных местонахождений с их остатками. Применительно к тетраподам Восточной Европы в общем виде подобное исследование было проведено М.Ф. Ивахненко (2001). Коллекции из верхнепермских местонахождений, хранящиеся в Палеонтологическом институте, отличаются различной представительностью сборов, сохранностью и изученностью материала. По понятным причинам, они могут отражать лишь качественное соотношение между таксонами в реконструируемых сообществах, однако для решения поставленной задачи это является вполне достаточным.

Нижнепермские местонахождения сеймуриаморф Центральной Европы и Азии за редким исключением примечательны отсутствием в них остатков других позвоночных. Это отражает весьма специфичные условия обитания в мелководных бассейнах озерного типа, не имевших активной гидродинамики и подчиненных сезонным колебаниям. Очевидно лишь, что массовые захоронения сеймуриаморф образовывались не в ходе постепенного формирования ориктоценоза, а в результате резкого изменения состояния внешней среды, вызывавшего массовую, геологически одномоментную, гибель животных. С большой долей вероятности можно предполагать, что основным фактором являлось эпизодическое возникновение стагнатных обстановок и проявления аноксии, имевшей фатальные последствия для жабернодышащей фауны. Причиной этого могло служить гниение растительных остатков, встреченных во всех местонахождениях; для местонахождения Курты, в частности, реконструируются условия замора (Кузнецов, Ивахненко, 1981). Прояснение этого вопроса требует пристального изучения отложений и распределения органических остатков в конкретных разрезах.

В моравских местонахождениях остатки *Discosauriscus* приурочены преимущественно к тонким битуминозным прослоям, что является прямым указанием на условия кислородной недостаточности. Против предположения об аллохтонном захоронении дискозаврисков вне области их существования в результате посмертной транспортировки

(Klembara, Meszaros, 1992) говорит полнота и высокая концентрация скелетного материала, а также тонкоритмичное строение вмещающих пород, указывающее на отсутствие активной гидродинамики, способной обеспечить необходимый перенос (при котором, к тому же, кости должны были бы захораниваться в более грубых или косослоистых фациях).

Редкость личинок в местонахождениях этого типа связана с несомненно имевшим место размежеванием у сеймуриаморф экотопов ювенильных и взрослых особей, как это наблюдается у многих современных земноводных и рыб. В позднем палеозое это было особенно актуальным, учитывая господство в пресноводных водоемах того времени крупных водных амфибий — батрахоморф и антракозавроморф.

В местонахождениях Бабинцево и Донгуз 6 ювенильным особям котласиид сопутствуют молодые же хронизоавры и карпинскиозавры; крупные экземпляры в орикто-комплексах либо отсутствуют, либо представлены единичными находками. Остатки в большей или меньшей степени лацерированы (особенно в местонахождении Донгуз 6, где целыми черепами представлен очень небольшой процент от общего количества захороненных особей: Твердохлебова, 1969); их концентрация не превышает, или несопоставимо мала (Бабинцево, Воздвиженка, Мутовино) по сравнению с нижнепермскими местонахождениями сеймуриаморф. Другим отличием можно считать многокомпонентность тетраподной фауны в указанных разрезах: структура водного блока здесь остается той же, что и в верхнепермских местонахождениях «зрелого» типа, где остатки молодых экземпляров встречаются лишь спорадически.

Иным является также характер вмещающих пород, редко образующих тонко-ритмичное переслаивание, и разрезов в целом, зачастую имеющих структуру линзовых врезов, указывающих на более активный режим седиментации в районе формирования тафоценоза. Совокупность литологических и тафономических данных заставляет предполагать образование верхнетатарских местонахождений с ювенильной фауной в пределах сезонно заливаемой поймы (точнее — в приближенных к основным руслам протоках стариц) или на стадии отмирания крупных водотоков.

В позднепермских сообществах Восточной Европы котласииды являются одной из типичных составляющих водного блока наземных позвоночных (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000). В казанских разрезах лепторофины встречены в ассоциации с лабиринтодонтами. На присутствие совместно с *Biarmica* батрахоморфов указывалось Н.М. Шомысовым (определение А.П. Гартман-Вейнберг; Шомысов, 1954). Лепторофе в типовом местонахождении (Шихово-Чирки) сопутствуют многочисленные остатки архегозавриды *Platyoposaurus watsoni* и мелозавриды *Melosaurus platyrhinus* (голошермински фаунистический субкомплекс, казанский ярус).

В местонахождениях ильинского фаунистического субкомплекса наземных позвоночных (татарский ярус, верхняя часть северодвинского горизонта; местонахождения Потеряха 1, 2; Наволоки, Кочевала 1, Микулино, Мутовино, Донгуз-6, Бабинцево, Устье Стрельны и др.) котласииды составляют значительную часть от общего числа находок и всегда встречаются в ассоциации с хронизоухидами. Иногда значимой компонентой выступают неотеничные батрахоморфы — *Dvinosauridae*, что при фетализованном облике самих котласиид выглядит вполне логичным.

Рыбоядные хронизоухиды в большинстве верхнетатарских местонахождений занимают явно доминирующее положение (Голубев, 2000). Преобладание котласиид в некоторых разрезах (Наволоки) вероятнее всего является результатом небольшой выборки, искажающей истинное соотношение остатков в захоронении. Доля остальных таксонов в указанных местонахождениях очень незначительна: акцессории представлены горгонопиями, парейзавридами, дицинодонтами, галеопидами и бурнетидами (Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2001).

Местонахождения соколковского фаунистического субкомплекса по относительному количеству остатков гидробионтов могут существенно различаться. Так, в реперном местонахождении (Соколки) амфибийная фауна в количественном отношении занимает явно подчиненное положение. Обратной выглядит картина при анализе ориктокомплекса местонахождения Гороховец: при наличии тех же таксонов здесь резко преобладает водные позвоночные, в том числе и сеймуриаморфы, представленные здесь по меньшей мере тремя формами — *Karpinskiosaurus secundus*, *Kotlassia prima* и ранее неизвестным котлассиидом, формой зубов приближающегося к *Leptoropha* (Сенников и др., 2003).

Анализ ориктокомплексов местонахождений и трофической специализации котлассиид позволяет определить роль последних в структуре позднепермских водных сообществ тетрапод Восточной Европы. Она заключалась в освоении экологической ниши водных альгофагов и инвертебратофагов, что позволило избежать прямого конкурентного давления со стороны хищных тетрапод (батрахоморф и антракозавроморф) и было реализовано во многом благодаря сложности и эволюционной пластичности челюстного аппарата. Последнее преимущественно и определяет таксономическое разнообразие сеймуриаморфных парарептилий. На первых порах при отсутствии достаточных данных это может затруднять стратиграфические сопоставления (богатство форм в значительной степени будет отражать не столько различия в возрасте, сколько являться следствием экологической дифференцировки), но при этом иметь большое значение при реконструкции пермских биоценозов.

В отличие от котлассиид, карпинскиозавриды редко представлены в верхнепермских разрезах массовым материалом, но также входят в состав водного блока, где доминирующим элементом являются ихтиофаги. Облигатная альгофагия для этой группы, характеризующейся ранним прохождением метаморфоза, была доступна только на ларвальной стадии, когда у животных функционировало жаберное дыхание (Bulanov, 2003). Наличие трикуспидной формы коронок челюстных зубов у личинок *Karpinskiosaurus ultimus* указывает на реализацию такой возможности, что вовсе не является обязательным для остальных карпинскиозаврид (Буланов, 2002; Bulanov, 2003). Роль этой группы в водных сообществах, видимо, не была значительной, что может быть вызвано дефицитом экологических ниш для слабо специализированного хищника, основным ресурс которого — беспозвоночные — был востребован в частности многочисленными и разнообразно адаптированными актиноптеригиями.

Последние, несомненно, составляли среди позвоночной аквафауны поздней перми основной пласт инвертебратофагов и реализовали в указанное время сразу несколько экобиоморф, начиная с хищников разного размерного класса и заканчивая специализированными склерофагами (Esin, 1997). Повышенного внимания заслуживает обособление среди палеонисков в ранней казани особого эволюционного направления, связанного с адаптацией к альгофагии. В настоящее время эти формы объединены в семейство Eurynotoiidae, которое является эндемичным для Восточной Европы и связано происхождением именно с этим регионом (Миних, Миних, 1990).

Существенно, что в строении челюстного аппарата эуринотоидиид, несмотря на сильно различные базовые кондиции в строении черепа, формируется тот же синдром признаков, что и у адаптированных к фитофагии котлассиид. Число маргинальных зубов резко сокращено по сравнению с хищными формами. Основания самих зубов трансверсально удлинены по отношению к челюстям и имеют удлинненно-овальную форму сечений. Коронки плоские и снабжены несколькими зубцами, количество которых варьирует от двух (*Kichkassia*) до семи-восьми (*Isadia*). При этом, как и у котлассиид, число вершинок на зубах нижней челюсти меньше, чем у верхнечелюстных, а обращенная роstralь-

но кромка зуба содержит либо большее количество зубцов, либо зубцы более крупных размеров (Миних, Миних, 1990).

Эволюционное преобразование формы коронок маргинальных зубов в этой группе палеонисков начиная с раннеказанского времени удивительно напоминает описанное выше для котлассид: поликуспидные коронки с одной-двумя парами дополнительных зубцов и отчетливо выраженной центральной вершинкой в процессе эволюции сменяются зубами с большим количеством дополнительных зубцов сходного размера (Esin, 1997).

Первое появление палеонисциформных актиноптеригий с зубной системой рассматриваемого типа совпадает с появлением в разрезах аналогичным образом адаптированных котлассид, т.е. в нижнеказанском подъярусе (Esin, 1997). Роль этой группы в составе ихтиокомплексов долгое время оставалась незначительной, однако на границе нижне- и верхнетатарского подъярусов происходит резкое увеличение среди рыб числа альгофагов и их доля в ихтиофауне может составлять до 45% (Esin, 1997). В этой связи примечательно, что позднетатарские котлассиды имеют полифункциональную зубную систему с очевидным уклоном в сторону склерофагии (*Microphon*). Представляется весьма вероятным, что во многом это было стимулировано взрывообразным увеличением таксонов альгофагов-палеонисциформ на указанной границе. В конечном счете это могло повлечь за собой полное вымирание котлассидной линии развития сеймуриаморф (конец северодвинского времени), которое, таким образом, имеет под собой только внутриценотические причины.

В заключение следует отметить, что перечисленные данные о трофической коэволюции рыб и водных тетрапод в позднепермских сообществах еще очень не полны, требуют дальнейших исследований сразу в нескольких направлениях и могут рассматриваться только как предварительные. Анализ конкурентных и трофических связей между двумя группами в настоящее время является одной из основных задач при решении вопросов, связанных с анализом биоразнообразия позднепалеозойских позвоночных.

Работа выполнена в рамках проектов «Происхождение и эволюция биосферы» (подпрограмма 2, направления 5 и 6), РФФИ (грант № 02-05-64931), НШ-1840.2003.4 (научная школа акад. Л.П. Татарина) и при поддержке Фонда содействия отечественной науке.

Литература

- Буланов В.В. 1999. Сеймуриаморфы поздней перми Восточной Европы. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М.: ПИН. 19 с.
- Буланов В.В. 2002. *Karpinskiosaurus ultimus* (Seymouriamorpha, Parareptilia) из верхней перми Европейской части России // Палеонтол. журн. № 1. С. 77–84.
- Воробьева Э.И., Чугунова Т.Ю. 1995. Зубная система ящеров: таксономическое и экологическое разнообразие. М.: Наука. 152 с.
- Голубев В.К. 2000. Пермские и триасовые хронизухии и биостратиграфия верхнетатарский отложений Европейской России по тетраподам // Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 276. М.: Наука. 174 с.
- Ивахненко М. Ф. Дискозавриски из перми Таджикистана // Палеонтол. журн. 1981. № 1. С. 114–128.
- Ивахненко М.Ф. 1987. Пермские парарептилии СССР // Тр. Палеонтол. ин-та. Т.223. М.: Наука. 160 с.
- Ивахненко М.Ф. 2001. Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: Пермский областной краеведческий музей. 200 с.

- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. 1997. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы // Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 268. М.: ГЕОС. 216 с.
- Кузнецов В.В., Ивахненко М.Ф. 1981. Дискозаврисциды из верхнего палеозоя Южного Казахстана // Палеонтол. журн. № 3. С. 102–110.
- Миних М.Г., Миних А.В. 1990. Ревизия некоторых палеонисков и новые рыбы из верхней перми Восточно-Европейской платформы и возможности использования их в стратиграфии // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов: СГУ. С. 84–104.
- Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др. 2003. Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. № 4. С. 80–88.
- Твердохлебова Г.И. 1969. Об условиях захоронения батрахозавров в местонахождении Донгуз VI // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов: СГУ. Вып. 6. С. 70–76.
- Чудинов П.К. 1955. Котилозавры Шихово-Чирковского местонахождения // Докл. АН СССР. Т. 103. № 3. С. 913–916.
- Чудинов П.К. 1957. Котилозавры из верхнепермских красноцветных отложений Приуралья: Котилозавры и батрахозавры верхней перми СССР // Тр. Палеонтол. ин-та; Т. 68. М.: Изд-во АН СССР. С. 19–88.
- Шомысов Н.М. 1954. К геолого-петрографической характеристике нового местонахождения фауны пермских наземных позвоночных «Вышки» гор. Молотова // Ученые зап. Горьковского Государственного ун-та. Вып. 25. С. 267–273.
- Bulanov V.V. 2003. Evolution and systematics of seymouriamorph Parareptiles // Paleontol. Jour. Suppl. No. 1. 105 p.
- Esin D.N. 1997. Peculiarities of trophic orientation changes in paleoniscoid assemblages from the Upper Permian of the European part of Russia // Modern Geology. Vol. 21. P. 185–195.
- Klembara J. 1995. The external gills and ornamentation of skull roof bones of the Lower Permian tetrapod *Discosauriscus* (Kuhn, 1933) with remarks to its ontogeny // Palaontol. Z. Bd. 69. S. 265–281.
- Klembara J. 1997. The cranial anatomy of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic) // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Vol. 352. P. 257–302.
- Klembara J., Meszaros S. 1992. New finds of *Discosauriscus austriacus* (Makowsky, 1876) from the Lower Permian of Boskovice Furrow (Czecho-Slovakia) // Geol. Carpathica. Vol. 43. No. 5. P. 305–312.
- Laurin M. 1995. Comparative cranial anatomy of *Seymouria sanjuanensis* (Tetrapoda: Batrachosauria) from the Lower Permian of Utah and New Mexico // PaleoBios. Vol. 16. No. 4. P. 1–8.
- Vaughn P.P. 1966. *Seymouria* from the Lower Permian of southeastern Utah, and possible sexual dimorphism in that genus // J. Paleontol. Vol. 40. No. 3. P. 603–612.
- Queiros K. 1987. Phylogenetic systematics of iguanine lizards // Zoology. Vol. 118. 203 p.
- Reis R.R., Sues H.D. 2000. Herbivory in late Paleozoic and Triassic terrestrial vertebrates // Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates: perspectives from the fossil record / Sues H.D. (ed.). Cambridge. P. 1–41.
- Weishampel D.B., Jianu C.M. 2000. Plant eaters and ghost lineages: dinosaurian herbivory revisited // Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates: perspectives from the fossil record / Sues H.D. (ed.). Cambridge. P. 123–143.

УДК 569.73: 415 (551.77)

Историческое развитие парнопалых (Artiodactyla) Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозое

И.А. Вислобокова

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: ivisl@paleo.ru

Проанализирована эволюция сообществ парнопалых в кайнозое и выделены основные этапы в интервале от 56 до 0,4 млн. лет назад. Рост разнообразия парнопалых тесно связан с эволюцией и диверсификацией растительного покрова и изменениями климата и ландшафтов. Основные рубежи преобразования сообществ в палеогене синхронны крупнейшим биосферным событиям, а плиоцен-плейстоценовые изменения отражают крупные колебания климата в северном полушарии.

Ключевые слова: парнопалые, эволюция, основные этапы, биоразнообразие, кайнозой, Северная Евразия.

Отряд парнопалых (Artiodactyla) — одно из магистральных направлений эволюции плацентарных млекопитающих (Eutheria). Возникнув в мезозое, он доминирует среди крупных млекопитающих планеты наряду с приматами и хищными. Это динамично развивавшаяся группа млекопитающих хорошо представлена в ископаемом состоянии и уникальна для изучения закономерностей макроэволюции и изменения биоразнообразия. История парнопалых тесно связана с эволюцией биосферы и эволюцией растительного покрова Земли и разворачивалась на фоне изменений очертаний материков, состава атмосферы и ее циркуляции, климата и ландшафтов. Хорошие индикаторы последних, эти в основном растительностные млекопитающие с успехом используются при реконструкции природной среды прошлых эпох и в биостратиграфии. Большое разнообразие и хорошая изученность парнопалых позволяют использовать их для познания истории наземных биоценозов кайнозоя и особенностей формирования современных биомов.

В статье анализируются сукцессии комплексов парнопалых, существовавших в Северной Евразии (на территории России, Молдавии, Украины, Грузии, Казахстана, Киргизии, Таджикистана, Монголии и Северного Китая) от эоцена до середины среднего плейстоцена (56–0,4 млн. лет назад).

Данные по парнопалым этой территории интересны в связи с тем, что здесь фиксируются важные этапы и события их исторического развития и становления многих групп, в частности, формирование бореальных и субарктических форм, некоторых современных родов и видов. Кроме того, фауны этой территории были связующим звеном между

фаунами Европы, Северной Америки, Южной Азии и Африки. Здесь проходили важные фаунистические обмены и пролегли многие миграционные пути.

Значительный вклад в изучение парнопалых внесли А.А. Борисяк, М.В. Павлова Л.И. Алексеева, В.С. Байгушева, М.И. Бурчак-Абрамович, А.К. Векуа, Н.К. Верещагин, А.Я. Година, Е.Л. Дмитриева, Е.Л. Короткевич, А.Н. Лунгу, П.А. Тлеубердина, Б.А. Трофимов, К.К. Флеров и Я.И. Хавесон.

Полученные автором данные по морфологии, эволюции и биоразнообразию палеогеновых, неогеновых и раннеплейстоценовых парнопалых Северной Евразии существенно уточнили и дополнили имевшиеся сведения и позволили пересмотреть многие ключевые вопросы, касающиеся исторического развития парнопалых и их сообществ.

В статье прослеживаются основные моменты исторического развития и возрастания средообразующей роли Artiodactyla в кайнозое Северной Евразии, выделяются основные рубежи и анализируются основные этапы эволюции их сообществ, изменения их биоразнообразия от абиотических и биотических факторов. Последовательные этапы охарактеризованы определенными ассоциациями таксонов и данными по появлению и распространению ряда таксонов.

Исследования проводились в рамках отечественных программ и международных проектов. Историческое развитие парнопалых в олигоцене Азии существенно уточнились в ходе работ по проекту ЮНЕСКО № 326 «Переход от олигоцена к миоцену в Северном полушарии» и в рамках советско-монгольского сотрудничества и австрийско-монгольского проекта (FWF: P-10505-GEO). Изучение неогеновых и плейстоценовых фаун велось по программе Европейского научного фонда «Обстановка и динамика экосистем неогена Евразии» (EEDEN), в рамках международного проекта «Неоген Старого Света» (NOW), австрийского проекта «Изменения миоценовых экосистем Восточных Альп по позвоночным» (FWF P 15724), международного проекта по сравнительному изучению фаун Европы. Благодаря электронным базам данных, созданным совместно с зарубежными коллегами, проанализированы основные рубежи и события в истории фаун неогена и плейстоцена.

Представленная автором модель эволюции сообществ парнопалых основана на изучении богатейшей коллекции Палеонтологического института РАН, а также материалов крупнейших музеев мира: Американского музея естественной истории, Национального музея естественной истории в Париже, музеев естественной истории в Лондоне, Пекине, университетов Беркли, Канзаса, Лиона, Монпелье и др.

На разных этапах моей научной жизни меня поддерживали такие корифеи палеогеографии, как В.И. Громов, К.К. Флеров, Э. Эйнци, Г.-В. Кальке и Р. Тедфорд, к которым я всегда испытываю глубокую признательность. Особую благодарность за постоянную поддержку я хочу выразить А.Ю. Розанову, замечательному человеку и выдающемуся ученому, которому я посвящаю эту работу.

Статья выполнена по программе Президиума РАН 11 «Научные основы сохранения биоразнообразия России» (проект «Эволюция и средообразующая функция биоразнообразия»), при поддержке РФФИ (проект 05-04-48493б) и Президента России (НШ-6228.2006.4).

Основные направления эволюции Artiodactyla

Структура отряда. Отряд Artiodactyla объединяет три подотряда: верблюдов (Tylopoda), нежвачных, или свинообразных (Suiformes) и жвачных (Ruminantia). В кайнозое Северной Евразии к Suiformes принадлежали шесть семейств ряда архаичных надсемейств (Diacodexidae, Helohyidae, Dichobunidae, Raoellidae, Antracotheriidae,

Entelodontidae) и два семейства надсемейства Suoidea: бегемоты (Hippopotamidae) и свиньи (Suidae). Ruminantia представлены десятью семействами двух инфраотрядов: низшие жвачные, или трагулины (Tragulina) и высшие жвачные (Pecora). В составе трагулин выделяются два инфраотряда: Traguloidea и Hypertraguloidea. Tragulina представлены четырьмя семействами: Archaeomerycidae, Praetragulidae, Gelocidae и Lophiomerycidae, а высшие жвачные пятью: кабарги (Moschidae), палеомерициды (Palaeomerycidae), жирафы (Giraffidae), олени (Cervidae) и полорогие (Bovidae). В современной фауне Евразии доминируют два последних семейства и присутствуют Suidae и Tragulidae. В современной фауне мира к парнопалым принадлежит около 90 родов и 150 видов, из них жвачным — около 76 родов и 130 видов. Среди крупных млекопитающих по числу видов парнопалые уступают только приматам и хищникам.

Подотряд мозолоногих (Tylopoda), которому иногда придают ранг самостоятельного отряда, представлен семейством верблюдов (Camelidae). Верблюды (род *Paracamelus*) вселяются в Северную Евразию из Америки только в конце позднего миоцена. Архаичные группы мозолоногих (амфимерициды и кайнотерии), характерные для олигоцена Западной Европы, на рассматриваемой территории не встречены.

Экологическое значение. Эволюция Artiodactyla связана с освоением растительных ресурсов планеты. Основная масса ископаемых и современных Artiodactyla — растительноядные, лишь Suoidea объединяют группы всеядных. Наряду с другими животными, Artiodactyla активно участвуют в поддержании гомеостаза биосферы, в высвобождении CO_2 из растений и поддержании оптимального для жизни соотношения O_2/CO_2 в атмосфере, а также круговороте биогенных веществ.

Чрезвычайно высока их роль в поддержании гомеостаза на уровне биоценозов, биомов и местообитаний. Будучи первичными консументами, они играют активную роль в пищевых цепях, обеспечивая перенос энергии от растений к хищникам и человеку. Парнопалые демонстрируют широкий спектр экологических адаптаций. Эта группа относится к пермеантам, пищевые ресурсы которых охватывают разные типы и ярусы растительности. Миграции и видовое разнообразие обеспечивают равномерное использование всего спектра растительности. Наиболее высоко специализированные растительноядные — высшие жвачные (Pecora) обладают сложным четырехкамерным желудком, хорошо приспособленным для переваривания растительного материала.

Увеличение разнообразия Artiodactyla во времени направлено на поддержание гомеостаза биосферы и устойчивости биоценозов.

Происхождение. По всей видимости, появление парнопалых связано с крупнейшей биосферной перестройкой в конце мела (рис. 1). Современные палеонтологические, цитогенетические и молекулярные данные свидетельствуют об очень древнем происхождении отряда Artiodactyla и его раннем разветвлении на основные стволы (Todd, 1975; Prothero et al., 1988; Shimamura et al., 1997; Vislobokova, 1998; Vislobokova, Trofimov, 2002), о которых предполагал еще В.О. Ковалевский (Kowalevsky, 1873-1874, 1875). Согласно калибровке молекулярных часов адаптивная радиация древнейших эутериев, приведшая к появлению отрядов, произошла более 100 млн. лет назад (Shimamura et al., 1997).

Если принять во внимание продолжительность существования последней триады Ruminantia (Cervidae, Giraffidae и Bovidae), которая составляет 34 млн. лет, и предположить, что продолжительность двух предыдущих была примерно такой же, то даже без учета возможного ускорения темпов эволюции, получится дата, близкая к цифре, вычисленной по молекулярным данным. Продолжительность первой триады —

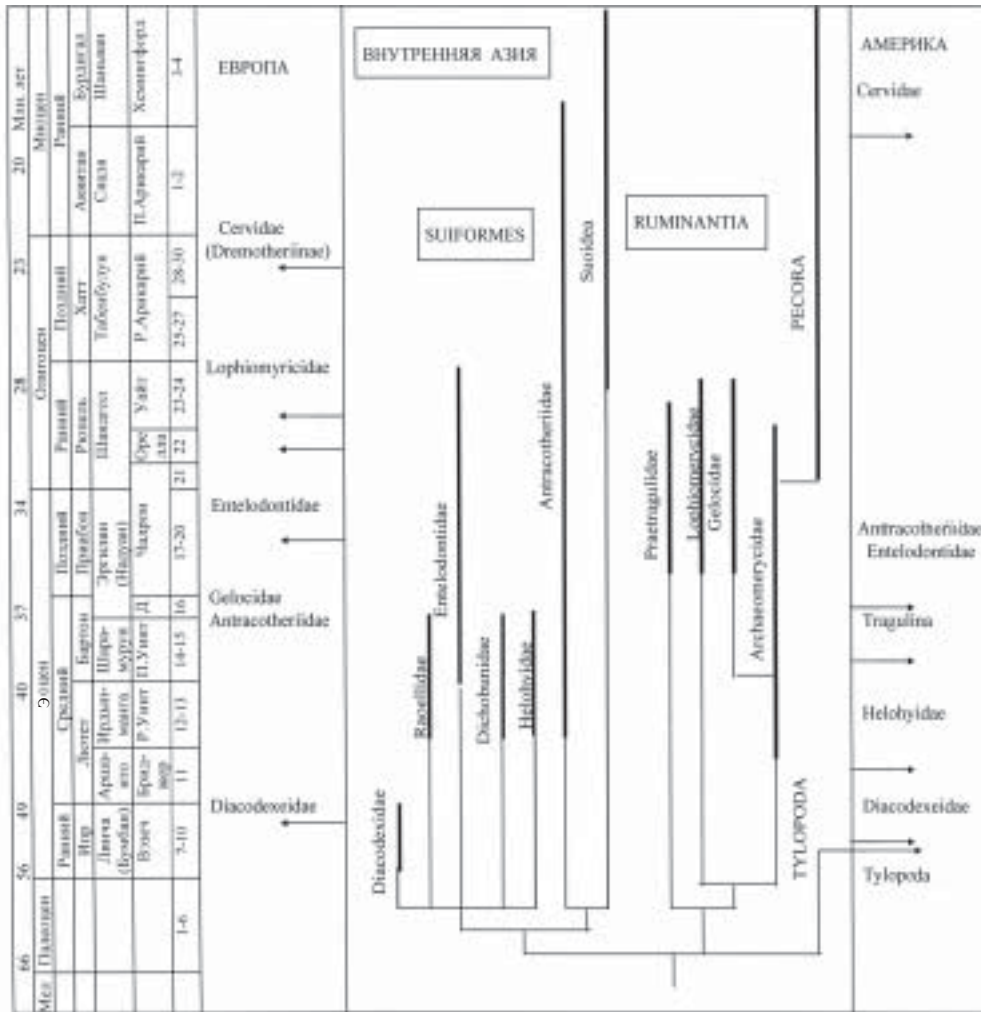


Рис. 1. Схема эволюции Artiodactyla в кайнозое Внутренней Азии. Стрелки показывают направление прохорезов.

предполагаемое время существования базальных групп Tylopoda – Suiformes – Ruminantia, а второй — интервал от радиации базальных трагулин на Archaeomerycidae – Lophomyricidae – Tragulidae до появления Pecora.

К сожалению, самый ранний этап эволюции парноналых, связанный с первичной радиацией и появлением базальных групп подотрядов Tylopoda, Suiformes и Ruminantia, в ископаемой летописи пока не представлен. Хотя благоприятная экологическая обстановка, способствовавшая адаптивной радиации мелких травоядных млекопитающих, существовала уже в палеоцене, древнейшие парноналые известны лишь с эоцена. Судя по очень мелким размерам некоторых эоценовых и олигоценовых парноналых (*Chorlakkia*, *Hypisodus*), которые были не крупнее кроликов, базальная группа парноналых принадлежала к очень мелкому размерному классу. По строению зубной системы эти животные, по-видимому, мало отличались от древнейших представителей других отрядов, в частности, приматов и арктоционид, но в отличие от них обладали близким к

двублоковому астрагалом. Двублоковый астрагал — основа энергетически выгодного типа голеностопного сустава парнопалых. Быстрота передвижения была важна при поиске пищи и помогала быстро скрыться от опасности. Вероятно, остатки доэоценовых парнопалых или не распознаны среди остатков других древнейших эутериев, или выпали из геологической летописи, так как были редки.

Новые данные по сравнительной морфологии древнейших копытных и парнопалых подтверждают предположение о позднемиоценовом возрасте отряда Artiodactyla. Парнопалые занимают более низкое эволюционное положение по сравнению с древнейшими копытными рода *Protungulatum* из Северной Америки (Protero et al., 1988; Vislobokova, Trofimov, 2002). Позднемиоценовый возраст этих животных косвенно служит маркером верхнего рубежа появления Artiodactyla.

Пока нельзя точно указать место происхождения Artiodactyla. Но, несомненно, оно находилось где-то во внутренних районах Азиатско-Американского континента. В позднем мелу Азия была огромным материком, соединенным с Северной Америкой на северо-востоке и отделенным от Европы, Африки и Индостана. Там существовали разнообразнейшие ландшафты и были подходящие для появления парнопалых биотопы. Первые парнопалые могли появиться во внутренних районах с относительно сухим климатом и плотными грунтами.

Азиатское происхождение Artiodactyla подтверждают такие факты, как находки там самых примитивных древнейших представителей Suiformes и Ruminantia, приуроченность к нему исторического развития магистральных направлений в развитии этого отряда и их сохранение в современной фауне, основное направление прохорезов в эоцене из Азии в Америку и Европу. Парнопалые Америки представляют собой, по меткому выражению К. Джанис и её соавторов (Janis et al., 1998), смесь эндемиков и иммигрантов из Старого Света. Очень большой эндемизм характерен и для парнопалых эоцена Европы. В раннем эоцене это был архипелаг, на котором в изоляции обитали многие эндемичные группы архаичных парнопалых.

Вполне вероятно, что в мелу очень маленькие парнопалые, размером не крупнее крысы, жили в «тени динозавров» (подобных тарбозавру или тираннозавру) и занимали особую экологическую нишу, не имеющую аналогов в современной фауне. Их остатки, по всей видимости, следует искать в местонахождениях этих гигантов, сосуществовавших в Америке с *Protungulatum*.

Возможно, в позднем мелу какие-то барьеры (биотические или абиотические) не позволили парнопалым распространиться в Америку. По-видимому, подходящие для них биотопы в то время были заняты другими архаичными группами копытных (например, *Protungulatum*).

Основные направления эволюции. Эволюция Artiodactyla и их сообществ направляется и лимитируется изменениями факторов окружающей среды. Она осуществляется на фоне климатических колебаний и постепенного понижения температуры Земли (рис. 2). Изменения сообществ парнопалых подчинены определенному ритму в развитии биосферы и хорошо увязываются с крупными глобальными похолоданиями Земли, фиксирующимися по изменениям палеотемператур в морских бассейнах, развитию полярных шапок и оледенений, изменениям уровня Мирового океана и данным смежных дисциплин. Эволюция парнопалых была теснейшим образом связана с эволюцией растительного покрова планеты, а их распространение зависело и от изменений циркуляции воздушных масс в атмосфере, количества осадков, содержания углерода в растениях.

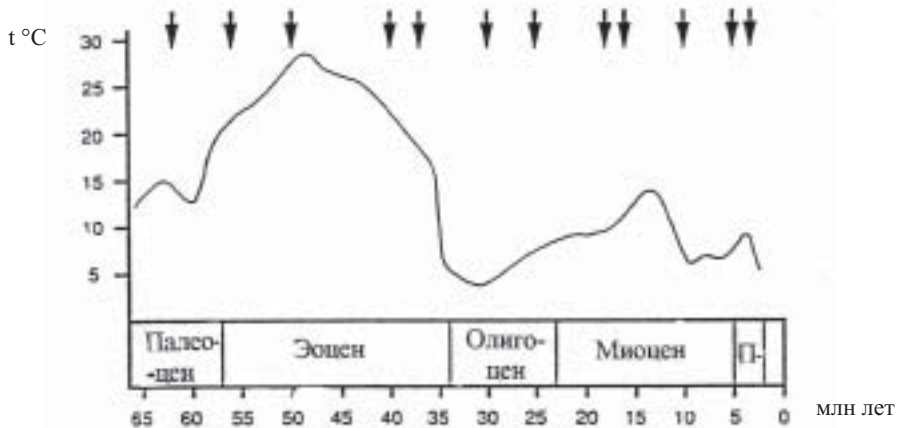


Рис. 2. Изменение температуры в области Северного моря (Janis, 1993). Стрелки показывают основные понижения уровня моря.

Изменения сообществ парнопалых происходят не только за счет эволюционных процессов, но и за счет миграций. Фаунистические обмены между континентами усиливаются при появлении и расширении межконтинентальных мостов, обычных при значительных понижениях уровня Мирового океана в холодные фазы. В эоцене и олигоцене азиатско-американские обмены фаун примерно совпадали с началом эвстатических циклов (Haq et al., 1988; Woodburne, Swisher, 1995).

Древнейшие представители всех трех подотрядов Artiodactyla известны по полным и почти полным скелетам. Это служит хорошей основой для познания особенностей их адаптацииогенеза.

Начальные стадии эволюции парнопалых и их дисперсия, по-видимому, были тесно связаны с экспансией покрытосеменных растений. Основные направления адаптацииогенеза этой группы определяются приспособлением к питанию растительной пищей, совершенствовани- ем локомоции, дифференциацией по местообитаниям и повышением экономичности бега. Эти адаптации достигли максимального развития у высших жвачных (Rocora).

В течение кайнозоя все большая дифференциация растительного покрова, климата и ландшафтов сопровождается повышением уровня и расширением спектра адаптаций парнопалых, усложнением их сообществ и зоогеографической дифференциацией.

Рост разнообразия парнопалых и постепенное увеличение их размеров вызывают аналогичные изменения в сообществах хищных. Зависимость между изменением разнообразия парнопалых и хищных хорошо выражена в неогене (рис. 3).

В эволюции Artiodactyla прослеживаются многочисленные параллелизмы, затрудняющие реконструкцию исторического развития этого отряда. Лучше изучено развитие подотряда Ruminantia. Эта группа обладала эффективной стратегией выживания (жвачностью), которая обеспечила значительное преимущество перед другими копытными, в том числе перед Suiformes. Развитие особой пищеварительной системы, жвачности, разделение моментов сбора и пережевывания пищи и энергетически выгодное упрощение скелета определили эволюционный успех Ruminantia. Историческое развитие Ruminantia более канализировано и лучше структурировано, чем у Suiformes. В нем четко выделяются узловые моменты адаптацииогенеза. Для древних Suiformes характерно большое число инадаптивных направлений, и этапы их истории пока прослеживаются хуже.

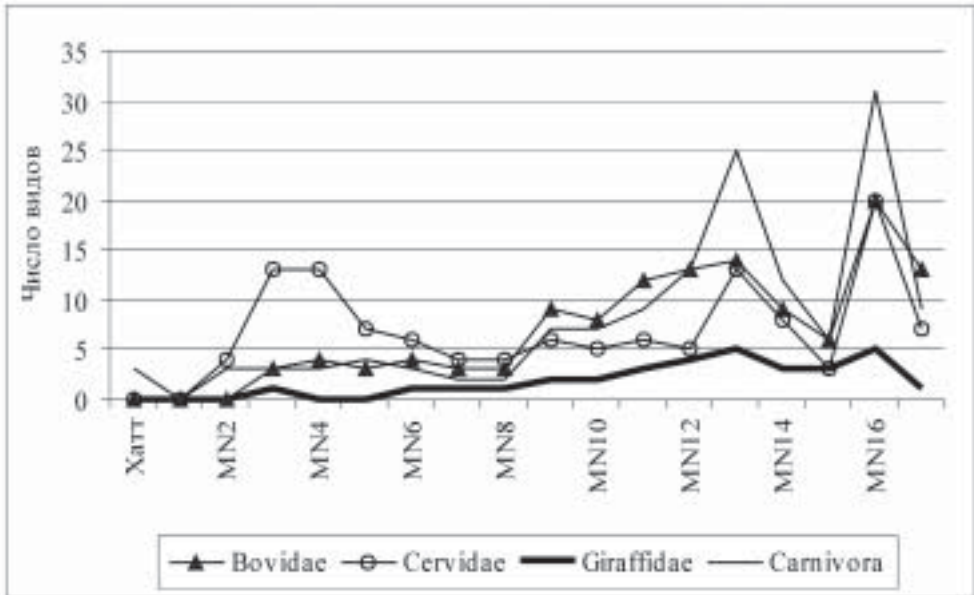


Рис. 3. Изменение биоразнообразия жвачных и хищных в неогене Северной Азии.

Ранне- и среднеэоценовые парнопалые, как правило, смешенноядные. Они употребляют и растительную, и животную пищу (семена, фрукты, листья растений, насекомых). Корни сохранения элементов насекомоядности, по-видимому, уходят в меловой период. Самые древние из парнопалых уже обладают начальными адаптациями к повышению скорости бега.

В среднеэоценовом местонахождении Ула-Усу во Внутренней Монголии найдено более десятка скелетов *Achaeomeryx obtatus* Matthew et Granger, 1925, часть из которых была в сочлененном виде и посмертном положении. Прекрасная сохранность материала дала важные сведения для изучения адаптациогенеза Ruminantia и Artiodactyla.

Сравнительно-морфологическое изучение древнейших представителей подотрядов Ruminantia и Suiformes, опровергает устоявшиеся представления о происхождении жвачных от свинообразных (Vislobokova, Trofimov, 2002). Сходство между древнейшими представителями этих подотрядов унаследовано от общих предков и частично приобретено в ходе параллельных адаптаций к сходным условиям среды. Археомерикс, наряду с руминантными и локомоторными преадаптациями, сохранял большое число признаков генерализованного эутериевого типа и начальные адаптации, ведущие к современным Tragulidae, Moschidae и Pecora.

Дивергенция базальной группы инфраотряда Tragulina на Traguloidea и Hypertraguloidea и основные адаптивные радиации Traguloidea происходили в Азии, где они существуют поныне (*Tragulus*). Эволюция гипертрагулоидей протекала, главным образом, в Северной Америке, куда они пришли из Азии и где обитали до раннего миоцена.

Глубокое расхождение ветвей Traguloidea и Hypertraguloidea подтверждается разницей в строении базикрания и направлениях специализации (Vislobokova, 1998, 2001). Эволюционное развитие археомерицид связано с постепенным переходом к питанию растительной пищей и более эффективными начальными адаптациями к бегу. *Achaeomeryx* представлял особый биологический тип, переходный от насекомоядности к

растительноядности и от примитивного рикошетирующего прыжка к бегу. Дорсовентральный изгиб базиподия, слившиеся magnum и trapezoidum, начальные стадии формирования os malleolus и другие прогрессивные признаки этого архетипа переданы Leptomerycidae, Bachitheriidae, Gelocidae и Pесora. Более стремительные экологические адаптации гипертрагулоидей оказались менее экономичны.

На раннем этапе Suiformes разделились на два направления: одно из них, как и у Ruminantia, связано с адаптациями к питанию растительной пищей и смешанноядности, а другое (Suoidea) — с развитием всеядности. К первому относилось большинство групп архаичных нежвачных (Diacodexidae, Dichobunidae, Antracotheriidae, Raoellidae, Entelodontidae и др.), а ко второму — семейства Suidae и Hippopotamidae. Нежвачные демонстрируют самые разные сочетания адаптаций к растительноядности и повышению скорости бега. В развитии отдельных признаков моляров, а иногда и конечностей, они уходят дальше от предковых эутерий, чем древнейшие Ruminantia. Но их адаптационез оказывается недостаточно эффективным, чтобы преодолеть биосферный кризис позднего палеогена.

Основные этапы и рубежи Палеоген

Дозоценовый этап (100–56 млн. лет) ископаемыми парнопалыми не представлен. К этому времени, очевидно, приурочены появление и разделение отряда на три основных ствола (Suiformes, Ruminantia и Tylopoda), развитие первичных адаптаций к растительноядности и парнопалости и ранние стадии формирования двублокового астрагала. Не исключено, что к этому же этапу принадлежат радиации базальных групп Suiformes, Ruminantia (Tragulina) и Tylopoda, в частности, дивергенция Tragulina на Traguloidea и Hypertraguloidea.

В палеоцене (66–56 млн. лет назад) климат после позднемиоценового кризиса был относительно стабильным и теплым. В отсутствие резких катаклизмов древнейшие Artiodactyla могли эволюировать сравнительно медленно. В позднем палеоцене существовали фаунистические связи между Европой и Америкой и, возможно, Азией (Woodburne, Swisher, 1995) и не исключено, что именно к этому времени относятся их первые экспансии в северном полушарии.

Эоцен – олигоцен (56–23 млн. лет). В эволюции сообществ парнопалых Внутренней Азии прослеживаются три основных этапа и два основных рубежа. Основные преобразования сообществ примерно синхронны крупнейшим биосферным событиям. Палеогеновые события хорошо коррелируются с событиями в Америке (Tedford et al., 1987; Berggren, Prothero, 1992; Stucky, 1992) и Европе (Legendre, Hartenberger, 1992; Vianey-Liaud et al., 1993; Blondel, 1996).

1. Эоцен (56–34 млн. лет). В эоцене Внутренней Азии идет становление ряда ключевых древних групп парнопалых. Оно связано с перестройкой наземных экосистем на фоне постепенного усиления континентальности климата, вызванного глобальным похолоданием в начале среднего эоцена. Происходит ступенчатое увеличение изотопа кислорода $\delta^{18}\text{O}$ примерно на 1‰ на рубежах раннего и среднего, среднего и верхнего эоцена, эоцена и олигоцена (Berggren, Prothero, 1992).

1.1. Ранний эоцен (56–49 млн. лет). К этому времени, очевидно, относятся радиация Traguloidea и появление триады семейств Archaeomerycidae, Lophiomerycidae и Tragulidae, радиация гипотетической базальной группы подотряда Suiformes, расширение спектра

растительных адаптаций, появление ряда групп нежвачных и начало становления всеядности у Suoidea.

В северном полушарии ранний и средний эоцен — время адаптивных радиаций нежвачных и древнейших жвачных парнопалых. Их значительное разнообразие отмечено в Китае, Монголии, Казахстане, Пакистане, Индии, Юго-Восточной Азии (Таиланд, Бирма) и Турции (Matthew, Granger, 1925b; Pilgrim, 1928; Dehm, Oettingen-Spielberg, 1958; Габуния, 1973a; Coombs, Coombs, 1977a,b; Thewissen et al., 1983; Wang, 1992; Holroyd, Ciochon, 1995; Averianov, Erfurt, 1986; Вислобокова, 2004а, б и др.). Повышению разнообразия способствуют климатический оптимум в середине раннего эоцена и теплый климат среднего эоцена, рост разнообразия растений и диверсификация биотопов. Парнопалые становятся доминирующей группой среди крупных млекопитающих вместе с непарнопальными. Основная часть ранне- и среднеэоценовых парнопалых принадлежит Suiformes.

Древнейший представитель Suiformes в Азии — род *Diacodexis* (*D. pakistanensis*) найден в нижнем эоцене Пакистана в местонахождении Барбора-Банда (Thewissen et al., 1983; Leinders et al., 1999). Предполагают, что парнопалые вселились на северо-запад Индостана около 55 млн. лет назад после его соединения с Азией (Leinders et al., 1999). Возможно, в это же время они пришли в Америку по Берингийской суше, которая в среднем эоцене была затоплена. В раннем эоцене (MP7) парнопалые проникли в Европу и позже в Африку.

Раннеэоценовые Diacodexidae Внутренней Азии довольно разнообразны. *Aksyiria oligostus* описана из обайлинской свиты Зайсанской котловины (Габуния, 1973б). В Киргизии в Андраке установлены *Diacodexis* sp. и *Eolantianus russelli* Averianov, 1996 (Averianov, 1996; Averianov, Godinot, 1998).

1.2. Средний эоцен (49–39 млн. лет назад). В среднем эоцене подотряд Suiformes представлен четырьмя семействами (Helohyidae, Dichobunidae, Raoellidae и Antracotheriidae), а Tragulina — двумя (Archaeomerycidae и Lophiomerycidae).

В Монголии в местонахождении Хайчин-Ула II (MP12) найдены представители семейств Helohyidae (*Gobiohyus reshetovi* и *G. pressidens*), Dichobunidae (*Chorlakkia valerii*) и Raoellidae (*Haqueina haichinensis*) (Вислобокова, 2004а, б). Своеобразное сочетание примитивных и прогрессивных признаков у *Haqueina* свидетельствует о раннем ответвлении Raoellidae от ствола Suiformes. По строению премоляров и моляров Raoellidae похожи на древнейших жвачных. Ассоциация из Хайчин-Ула II близка по составу к известным из Китая и Пакистана (Gingerich et al., 1979; Holroyd, Ciochon, 1995).

Древнейшие Ruminantia в Азии относятся к семейству Archaeomerycidae (Вислобокова, Трофимов, 2000). Род *Archaeomeryx* известен из среднего эоцена (ирдынмангия и шарамуруния, MP12-15) Китая и Монголии и верхнего эоцена Казахстана (Matthew, Granger, 1925a; Tong et al., 1995; Gabounia, 1977; Вислобокова, 1990).

1.3. Поздний эоцен (39–34 млн. лет). На границе среднего и позднего эоцена глобальное похолодание, связанное с оледенением Антарктиды, приводит к вымиранию многих архаичных групп Suiformes. Климат Внутренней Азии становится прохладней и суше, и часть теплолюбивых и влаголюбивых видов животных мигрирует на окраины материка: на юг Азии и на запад — в Европу и Африку.

В позднем эоцене на юге Азии обитали Tayassuidae (*Egachoerus jaegeri*, Таиланд) и Tragulidae (*Krabimeryx*, Бирма), а во внутренних районах — Gelocidae (*Gobiomeryx*) и гипертрагулоидеи семейства Praetragulidae (Ducrocq, 1992, 1994; Vislobokova, 2001). В Африку приходят антракотерииды.

Гипертрагулоидеи в Евразии пока известны только из верхнего эоцена — нижнего олигоцена Монголии (Эргилин Дзо, Хоер-Дзан, Татал-Гол) (Vislobokova, 1998; Vislobokova, Daxner-Höck, 2002). Присутствие Hypertragulidae gen. et sp. в среднем эоцене

Хайчин-Ула II (Бадамгарав, Решетов, 1985) не подтверждено (Вислобокова, 2004б). Однако то, что расхождение *Traguloidea* и *Hypertraguloidea* могло произойти не позже среднего эоцена (Vislobokova, 1998, 2001; Vislobokova, Dmitrieva, 2000), делает их находки в отложениях этого возраста вполне вероятными. В позднеэоценовое время (MP14/15) первые гипертрагулоиды (семейство *Praetragulidae*) и потомки археомерицид - лептомерициды (*Leptomerycidae*) приходят в Америку из Азии вместе с *Tylopoda* (Janis et al., 1998; Webb, 1998; Vislobokova, 1998).

На рубеже эоцена и олигоцена происходит переломная биосферная перестройка, связанная с крупнейшим оледенением Антарктиды: переход от теплой (зеленой) биосферы эоцена к более холодной, с более сильно выраженной сезонностью климата (Akhmetiev et al., 2005). Понижение уровня Мирового океана и расширение мостов между континентами способствуют фаунистическим обменам и вместе с ландшафтно-климатическими изменениями — значительным преобразованиям биоты.

Крупнейшая перестройка европейского фауны на рубеже эоцена и олигоцена (*Grande Coupure*) сопровождается вселением азиатских мигрантов. В Европу проникают антракотерииды (MP18), гелоциды (MP19 или 20), энтелодонты и *Suidae* (MP21), а также лофиомерициды (MP22) (Legendre, Hartenberger, 1992; Blondel, 1996). В это время *Ruminantia* могли пройти и в Африку, но их ископаемые остатки известны лишь с нижнего миоцена (Barry et al., 2005). *Antracotheriidae* и *Entelodontidae* проникают в Америку, но там они менее разнообразны, чем в Азии (Janis et al., 1998).

2. Олигоцен (34–23 млн. лет). Во Внутренней Азии в олигоцене климат становится прохладней и суше, а сезонные различия резче. В Казахстане и Центральной Азии распространяется листопадная мезофитная флора. Во Внутренней Азии формируется своеобразный саванноподобный комплекс — так называемая индрикотериевая фауна. Среди сообществ парнопалых этой фауны происходит важнейшее событие — появляются высшие жвачные (*Resona*), которые постепенно начинают замещать остальные группы парнопалых (Флеров, 1938; Trofimov, 1957, 1958; Вислобокова, 1983; Дмитриева, 2002). Растет разнообразие трагулоидей, в частности, семейства *Gelocidae*. По ряду экологических адаптаций олигоценовые гелоциды превосходят многие группы *Tragulina*, приближаясь к *Resona*.

Становление *Resona* связано с усилением континентальности и аридизации климата и изменением геоботанических условий. В начале олигоцена происходит радиация этой группы и появляются древнейшие представители (базальные группы) современных семейств оленей (*Cervidae*) и полорогих (*Bovidae*). Даже самые ранние *Bovidae* (*Palaeohypsodontus*) имеют гипсодонтные зубы с относительно сложным строением эмали (Vislobokova, Dmitrieva, 2000).

В олигоцене идет постепенное развитие базальных групп современных семейств *Cervidae*, *Giraffidae* и *Bovidae* и постепенное замещение ими *Suiformes*. К концу олигоцена вымирает большинство их эоценовых групп. Нарастает сходство европейских и азиатских фаун средних широт. Жвачные начинают доминировать над свинообразными. В это время, очевидно, закладываются все три основных направления специализации *Resona*: *Cervidae* и *Giraffidae* адаптируются к питанию преимущественно лиственной растительности разных ярусов лесов, а *Bovidae* — травами. Однако пока присутствие *Giraffidae* в олигоцене не установлено. По всей видимости, это были безрогие формы, мало отличавшиеся от древних *Cervidae* подсемейства *Dremotheriinae* и прогрессивных представителей *Gelocidae*. По своим адаптациям к базальным формам *Giraffoidea* наиболее близки гелоциды рода *Prodremotherium*. Но принадлежность этого рода к *Giraffoidea* не доказана. По размерам олигоценовые жвачные не превосходят

современную кабаргу. Возможно, древнейшие Giraffoidea (?Palaeomerycidae) присутствовали в фауне Бенары (Габуния, 1964).

В сообществах сохраняются две группы Suiformes: Entelodontidae и Antracotheriidae. Разнообразие энтелодонтид довольно велико: род *Ergilobia* описан из Эргиль-Обо (Монголия), а род *Entelodon* представлен двумя раннеолигоценовыми видами: *E. dirus* (Хульджин, Внутренняя Монголия) и *E. orientalis* (Хоер-Дзан, Монголия) и одним среднеолигоценовым *E. diconodon* (Челкар-Тениз, Казахстан) (Трофимов, 1952, 1958; Dashzeveg, 1965). Антракотерииды рода *Hemimeryx* известны из Челкар-Тениза (Борисьяк, 1923). Остатки энтелодонов и антракотериид, по данным Л.К. Габуния (Gaobunia, 1977), присутствуют и в верхнеаксырской свите Зайсанской котловины.

Этапы развития олигоценовых сообществ парнопалых и основные рубежи в их развитии хорошо прослеживаются в Монголии (Долина Озер), где имеются калий-аргоновые датировки базальтов (Девяткин, 1981; Вислобокова, 1996; Höck et al., 1999; Vislobokova, Daxner-Höck, 2002). Состав ассоциаций отражает ранние этапы становления семейств Cervidae и Bovidae, изменения разнообразия трагулин, фаунистические обмены и нарастающее сходство центральноазиатских и западноевропейских фаун после перестройки на рубеже эоцена и олигоцена.

2.1. Биозона А (>31,5 млн. лет) характеризуется появлением семейства Cervidae, его базального подсемейства Dremotheriinae (*Eumeryx* – *E. culminis*), и присутствием гелоцид (*Pseudogelocus*). *Eumeryx* известен только из Центральной Азии. Род *Pseudogelocus* был распространен и в Европе (MP 22) (Blondel, 1996; Sudre, Blondel, 1996).

2.2. В биозоне В (31,5–28 млн. лет) появляются более продвинутый вид *E. imbellis* и гелоцид *Paragelocus scotti* Schlosser, 1902. Последний типичен для раннего олигоцена (MP21-23) Западной Европы (Jehenne, 1985; Blondel, 1996). Появление *P. scotti* в Монголии связано с фаунистическим обменом на границе зон MP21/MP22, когда в Европу из Азии вселился *Lophiomeryx* (Vislobokova, 1997).

2.3. Начало биозоны С (~28 млн. лет) совпадает с границей раннего и позднего олигоцена. Характерно появление оленей, сходных с *Dremotherium guthi*, распространенным в зонах MP28-MP30 в Западной Европе, и последнее присутствие трагулин.

В конце позднего олигоцена в биозоне С1 прослеживается увеличение разнообразия Cervidae (*Amphitragulus*) и резкое увеличение разнообразия Bovidae (?*Gobiocerus*, ?*Palaeohypsodontus*, Bovidae gen. 2), отражающие усиление аридизации в регионе (Vislobokova, Daxner-Höck, 2002).

Неоген

Парнопалые неогена широко распространены на территории Северной Евразии, и этапы эволюции их сообществ изучены более детально.

3. Миоцен. В миоцене продолжается дальнейшая экспансия жвачных, происходят изменения на уровне семейств и подсемейств, быстро растет разнообразие разных семейств Ruminata, особенно Cervidae и Bovidae. Рост биоразнообразия высших жвачных отражает расширение спектра адаптаций в связи со значительной дифференциацией растительного покрова и увеличением доли травянистых растений, а затем и изменением химического состава последних. Идет приспособление Ruminata к различным типам местообитаний и разным ярусам растительности.

3.1. Ранний миоцен. В начале раннего миоцена появляются семейства кабарожьих (Moschidae), новые подсемейства оленей (Muntiacinae, Lagomerycinae и, возможно, Dromomericinae), жираф (Palaeotraginae), новые роды палеомерицид (*Orygotherium*),

присутствуют дремотериины (*Amphitragulus*) и антракотерииды (*Brahyodus*), появляются свиньи (Suidae).

Растет сходство комплексов парнопалых Внутренней Азии (Казахстан, юг Восточной Сибири, Монголия) и Европы после регрессии эпиконтинентальных морей и ее слияния с Азией. Формируется Европейско-Сибирская зоогеографическая подобласть.

Muntiacinae представлены мелкими дикроцеринами рода *Stephanocemas* (Беш-Тюбе), а Moschidae — крошечными *Micromeryx* (Наран-Булак, Тагай).

В Казахстане в сообщество парнопалых входили жирафы рода *Praepalaeotragus* (Актау) и свиньи родов *Palaeochoerus* (Джиланчик) и *Xenohyus* (Асказансор).

Наиболее представительное сообщество парнопалых этого возраста известно из тагайской фауны (о. Ольхон на оз. Байкал) (Vislobokova, 1994, 2004).

Для второй половины раннего миоцена Монголии (биозона D1 в Долине Озер и Хиргис-Нур I в Котловине Больших Озер) характерны первые Palaeomerycidae, увеличение разнообразия Cervidae и Palaeomerycidae и присутствие Dromomerycinae (Вислобокова, 1983; Vislobokova, Daxner-Höck, 2002).

Около 22 млн. лет назад дремотериины и дромомерицины мигрируют из Евразии в Северную Америку (Вислобокова, 1990), а гелоциды, трагулиды, лагомерицины, палеомерицины и жирафы — в Африку (Gentry, 1978, 1990). В Сиваликах трагулиды (*Dorcatherium*) появляются ранее 18 млн. лет назад вместе с жирафовыми и мелкими полорогими (?*Eotragus*); заметный рост разнообразия полорогих там отмечается в среднем миоцене (13,8 млн. лет назад) (*Kubanotragus*, *Protragocerus* и др.) (Barry, Flynn, 1990). К этому же времени приурочена вторая волна мигрантов в Африку.

3.2. Средний миоцен. Доминируют олени, становятся более разнообразными дикроцерины, которые сменяют дремотериин и дромомерицин. Сообщества парнопалых Монголии (Хиргис-Нур II, свита Ошин и др.) близки по составу к северокитайским, а Северного Кавказа (Беломечетская) — к западноевропейским и содержат эндемиков (Габуня, 1973б; Вислобокова, 1983, 1990).

3.3. Поздний миоцен. Парнопалые этого возраста известны из многих местонахождений Северного Причерноморья, Казахстана и Монголии. Для некоторых из них имеются палеомагнитные данные. Основные этапы истории сообществ парнопалых хорошо известны (Pavlow, 1913; Борисьяк, 1914; Дмитриева, 1977; Лунгу, 1984; Короткевич, 1988; Vislobokova et al., 2003). Происходит существенная перестройка, связанная с глобальными изменениями климата, понижением уровня океана и усилением притока мигрантов, дифференциацией ландшафтно-климатических условий.

Понижение температуры Земли около 10 млн. лет назад, разрастание ледникового щита в Антарктике, изменения циркуляции воздушных масс из-за поднятия Гималаев и Тибетского плато приводят к увеличению сезонных различий и большей сухости климата в средних широтах и широкому распространению гиппарионовой фауны. Около 7 млн. лет назад происходит смещение от C_3 содержащих трав к C_4 содержащим (Janis, 1993). В соответствии с изменением условий обитания, в составе гиппарионовой фауны растет число гипсодонтных травоядных (Fortelius et al., 2003).

Появляются новые подсемейства и трибы оленей, в том числе, характерные и для современной фауны Евразии: настоящие олени (Cervinae) и американские олени (Odocoileinae). Настоящие олени представлены родом *Cervavitus* базальной группы (Pliocervini), к которой в конце миоцена добавляются большерогие олени (Megacerini), а американские — косулями рода *Procapreolus* (Capreolini) и позже в Сибири оленями рода *Pavlodaria* (Odocoileini). Odocoileinae пришли из Америки, по-видимому, вместе с гиппарионами около 10 млн. лет назад. Усиливается поток мигрантов на стыке Европы,

Америки и Африки. В начале мэотиса появляются свиньи рода *Microstonyx* (Трофимов, 1954).

Появляются крупные мунтжаки (*Muntiacini*), и резко увеличивается разнообразие полорогих и жираф (*Pavlow*, 1913; Борисяк, 1915; Дмитриева, 1977; Година, 1979; Короткевич, 1988; Вислобокова, 1990). Часть антилоп — выходцы из Греко-Иранской фаунистической провинции — центра возникновения многих форм, приспособленных к обитанию в аридных условиях (Дмитриева, 1977; Gentry, 1990; Koufos, Kostopoulos, 1997). Современные представители *Antilopini*, *Tragelaphini* и *Alcelaphini* в Африке — потомки этих форм.

В валлезии и мэотисе значительно менялся состав гиппарионовой фауны. Она приобретала все более саванный облик, но только в конце позднего миоцена во время «мессинского кризиса», хорошо известного периода усиления похолодания и аридизации, стала более саванноподобной. Из Америки вселяются верблюды рода *Paracamelus* и распространяются до Испании.

4. Плиоцен-плейстоцен. Эволюция сообществ парнопалых проходит на фоне дальнейшего похолодания, развития ледникового щита Арктики и континентальных оледенений, возрастания амплитуды и ускорения ритма мелких климатических колебаний. В Северной Евразии становится характерным широтное распространение большинства видов. Крупные перестройки сообществ парнопалых начинаются при значительном тренде в сторону похолодания и предшествуют пикам максимальных похолоданий.

Изменения идут в основном на родовом и видовом уровнях, формируются плейстоценовые и современные роды и виды, постепенно исчезают миоценовые роды, увеличивается разнообразие и расширяются ареалы обитателей открытых пространств, теплолюбивые лесные формы начинают замещаться бореальными, северобореальными и субарктическими. Хорошо выражена зоогеографическая дифференциация. В Европейско-Сибирской подобласти преобладают формы общие с западноевропейскими и присутствуют роды, общие с североамериканскими и азиатскими, а в Средиземноморской подобласти, помимо средиземноморских видов, распространены азиатские формы и эндемики. В Центрально-Азиатской подобласти доминировали роды и виды, близкие к северокитайским.

Среди оленей на смену мунтжакинам и примитивным настоящим оленям трибы *Pliosegviini* приходят разнообразные настоящие и большерогие олени, лоси и косули, а затем и северные олени. Исчезают гиппопотамы и жирафы. Среди полорогих разнообразные крупные антилопы постепенно замещаются быками, а затем и овцебыками. В конце плиоцена исчезли олени подсемейства мунтжаков. Среди бычьих (*Bovinae*) характерных для миоцена бозеляфин (*Boselaphini*) сменяют разнообразные быки (*Bovini*), коровьи (*Alcelaphinae*, *Damalops*) и лесные (*Tragelaphini*) антилопы.

Значительные изменения в составах ассоциаций парнопалых прослеживаются на границах раннего и среднего плиоцена (~ 3,6 млн. лет назад), среднего и позднего плиоцена (~ 2,6 млн. лет), плиоцена и плейстоцена (1,8 млн. лет). Крупные преобразования фаун были в плейстоцене: на границе виллафранка и галерия (1,2 млн. лет) и на границе раннего и среднего плейстоцена (0,8 млн. лет).

Эти же рубежи выявляются и для фаун Европы, Китая и Америки (Azzaroli et al., 1988; Tedford et al., 1991; Gliozzi et al., 1997; Palombo et al., 2006). На юге Европы наиболее крупное преобразование фауны произошло в конце раннего плейстоцена (1,1–0,8 млн. лет назад (Palombo et al., 2006). Очевидно, влияние глобальных климатических событий на фауну Северного Причерноморья было более сильным, чем на фауны Средиземноморья.

Этапность развития плиоцен-плейстоценовых ассоциаций соответствует фаунистическим комплексам крупных млекопитающих. Интервал от начала плиоцена до середины среднего плейстоцена европейской части России, Молдавии и Украины включает семь последовательных фаунистических комплексов крупных млекопитающих. Из них первый комплекс выделен Е.Л. Короткевич (1988), второй и третий — Л.И. Алексеевой (1977, 1982), а четыре последних — В.И. Громовым (1948). Эти комплексы имеют аналоги в Сибири, Казахстане и Таджикистане.

В плиоценовых фаунах России, Молдавии, Украины, Грузии, Казахстана и Таджикистана присутствуют представители шести семейств: Camelidae, Hippopotamidae, Suidae, Giraffidae, Cervidae и Bovidae. В плейстоцене их число сокращается до четырех. На рубеже плиоцена и плейстоцена территорию покидают жирафы. Последние Hippopotamidae известны из нижнего плейстоцена Кавказа (Ахалкалаки) (Векуа, 1959).

Доминируют олени и полорогие. Их прогрессивная эволюция, постепенное вытеснение миоценовых родов и увеличение разнообразия «гразеров» осуществлялись на фоне понижения температуры, диверсификации лесных биотопов и расширения травянистых пространств (рис. 2, 3).

4.1. Ранний плиоцен. Кучурганский комплекс (MN14, 5,3–4,2 млн. лет). В Северном Причерноморье в условиях относительно влажного климата преобладают битатели лесов. Характерны разнообразные мунтжаины, принадлежавшие к миоценовым родам *Eostyloceros*, *Muntiacus* и *Paracervulus*; первое появление мунтжаин рода *Paracervulus*; и первое распространение настоящих оленей рода *Croizetoceros* и плиоцервин рода *Pliocervus*; последнее распространение рода *Eostyloceros* и бычьих трибы Boselaphini (род *Plioportax*), а также присутствие позднемиоценовой свиньи рода *Propotamochoerus* и мелких антилоп рода *Gazella* (Флеров, Шевырева, 1963; Короткевич, 1988; Вангенгейм и др., 1998; Vislobokova et al., 2001).

4.2. Конец раннего плиоцена. Молдавский комплекс (MN15, 4,2–3,6 млн. лет). Климат на юге Восточной Европы становится суше. Характерны первые настоящие олени рода *Cervus*, лоси рода *Pseudalces*, бычьи рода *Parabos* и, возможно, *Ioribos*, последнее распространение свиней рода *Propotamochoerus* и косуль рода *Procapreolus*, присутствие сиватерийн ?*Sivatherium* sp., бегемотов *Hippopotamus* sp., верблюдов *Paracamelus*, оленей *Croizetoceros* и мелких антилоп рода *Gazella* (Хоменко 1914, 1915; Хавесон, 1954; Короткевич, 1970; Алексеева, 1977; Габуня, 1986; Вангенгейм и др., 1998). Увеличивается число форм, приспособленных к обитанию в открытых ландшафтах (верблюды, жирафы). Западная граница ареала верблюдов смещается в Восточную Европу. Судя по обилию оленей и присутствию гиппопотамов, в регионе сохранялись и влажные биотопы.

4.3 Средний плиоцен. Глобальное похолодание около 3,6 млн. л.н. (точка G12: Shackleton, 1995) было небольшим, но интервал 3,6–3,3 млн. лет отличался заметным усилением вариабильности. Максимум этого похолодания сопровождался расширением открытых пространств (Suc et al., 1995), проникновением азиатских элементов в Европу и появлением первых бореальных элементов. Начинается формирование родов-доминантов современной фауны. Для этого времени характерны плиоценовый пик разнообразия cervid и бовид, появление ряда крупных обитателей открытых лесов (большерогих оленей рода *Orchonoceros* и сложнорогих оленей рода *Eucladoceros*, быков рода *Leptobos*) и травянистых пространств (антилопы), а также бореальных форм (косуль рода *Capreolus* и и баранов рода *Ovis*). В Забайкалье (Удунга) и Казахстан (Есекарткан) вселяются центральноазиатские роды и виды: олени (*Axis*) и антилопы (*Antilospira* и *Gazella sinensis*).

Кроме того, в скорцельском комплексе и его аналогах (MN16, 3,6–2,6 млн. лет) прослеживаются появление быков *Ioribos* и, возможно, *Leptobos* и *Bos*; буйволов *Eosyncerus*,

баранов *Ovis*, первое распространение *Oryx* и последнее распространение лосей *Pseudalces*, плиоцervин *Cervavitus*, жираф рода *Samotherium* и свиней *P. provincialis* и присутствие верблюдов *Paracamelus* и косуль *Procapreolus* (Векуа, 1972; Алексеева, 1977, 1982; Тлеубердина, 1982; Vislobokova et al., 1995).

4.4. Поздний плиоцен. В Северной и Центральной Евразии наиболее сильным было преобразование фауны млекопитающих на рубеже среднего и позднего плиоцена (MN16/17), около 2,6 млн. лет назад. В значительной мере оно было вызвано глобальным климатическим сдвигом, фиксируемым точкой 100 изотопно-кислородной кривой Шеклтона (Shackleton, 1995), когда содержание изотопа $\delta^{18}\text{O}$ впервые превысило 4‰ . Начиная с этого времени амплитуда похолоданий заметно увеличилась, хотя в интервале 2,5–1,2 млн. лет она оставалась меньшей, чем в более позднее время. С этим похолоданием связаны крупные изменения: развитие пермафроста на северо-востоке Евразии, сокращение лесов и расширение открытых пространств в Центральной Евразии и Средиземноморье, интенсификация фаунистических обменов. Начинается закладка новых адаптивных трендов на фоне усиления похолодания и аридизации.

В Центральной Евразии появляется большое число крупных парноногих, приспособленных к обитанию в саванноподобных ландшафтах. В хапровском комплексе (MN17, 2,6–2 млн. лет) и его восточных аналогах отмечают: первое появление лосей *Libralces* (филетическая линия *Libralces* – *Alces*), большерогих оленей рода *Sinomegaceros* и бычьих рода *Leptobos*, крупных винторогих антилоп *Gazellospira*, козлов *Capraoryx*, первое распространение свиней рода *Sus*, разнообразие сложнорогих оленей *Eucladoceros*; последнее распространение жираф *Palaeotragus* и *Sivatherium*, присутствие большерогих оленей рода *Arvernoceros* и верблюдов *Paracamelus* (Громов, 1948; Байгушева, 1971; Алексеева, 1977; Вислобокова, 1988; Титов, 1999; Vislobokova, 1996)

4.5. Конец плиоцена – начало раннего плейстоцена. Псекупский комплекс и его аналогии (2–1,2 млн. лет). В это время идет дальнейшее развитие бореальных линий современных родов. Характерны первые лоси рода *Alces*, бычьи рода *Bos* и овцебыки трибы *Ovibovini*, зубры *Bison (Eobison) suchovi*, т.е. линия *B. (Eobison) – B. (Bison)*, последнее распространение *Sus strozzi* и *Arvernoceros*, присутствие оленей *Eucladoceros*, *Pseudodama*, *Capreolus* и верблюдов *Paracamelus* (Громов, 1948; Верещагин, 1959; Алексеева, 1977; Флеров, 1979; Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980; Вангенгейм и др., 1990; Gabunia, Vequa, 1995; Фофонова, 2001). Прослеживается усиление восточных миграций. Ряд азиатских ранневиллафранкских элементов появляется в Европе.

Наиболее древние овцебыки на рассматриваемой территории найдены в верхнем плиоцене — нижнем плейстоцене Сибири и на Кавказе. *Ovibovini* gen. indet. известны из моховской свиты Бачатского карьера Кузнецкой котловины. Сопутствующая фауна коррелируется с псекупским комплексом и лежит в интервале 1,8–1,2 млн. лет (от Олдувея до Харамильо) (Фофонова, 2001, рис. 12). В Европе в предолдувейское время существовал род *Megalovis*. Первое распространение *Soergelia* отмечено в Дманиси (~1,8 млн. лет). Наиболее древние остатки рода *Praeovibos* происходят из раннего олера (1,4–0,8 млн. лет) Берингиды, где они сосуществовали с зоргелией (Шер, 1971; Вангенгейм, 1977; Sher, 1995, 1997).

4.6. Конец раннего плейстоцена. Таманский комплекс (1,2–0,8 млн. лет) и его аналогии. Характерны появление большерогих оленей *Praemegaceros* и *Megaloceros*, оленей из группы благородных *Cervus acoronatus*, косуль *Capreolus* cf. *suessenbornensis*, широколобых лосей *Alces latifrons*, короткорогих бизонов *B. (Bison)* cf. *schoetensacki*, свиней *Sus tamanensis*, первое распространение лесных антилоп *Tragelaphus* и *Pontoceros*, присутствие верблюдов *Paracamelus (P. kujalnensis)* и бегемотов *Hippopotamus georgicus*

(Ахалкалаки) (Громов, 1948; Верещагин, 1957; Векуа, 1959; Алексеева, 1977; Вангенгейм и др., 1991). В Таджикистане (Лухути, верхи Матуямы) отмечены первые *Camelus* cf. *knoblochi*, которые сосуществовали с большерогими оленями *Praemegaceros*.

Становление группы благородных оленей проходило в умеренных широтах Евразии. В Причерноморье выявляются последовательные стадии развития этой линии: *C. perrieri* (MN16-MN17) – *C. abessalomi* (MNQ18) – *C. acoronatus* (ранний – первая половина среднего плейстоцена) – *C. elaphus* (вторая половина среднего плейстоцена – ныне). В Европе *C. acoronatus* (= *Cervus* s. str.) вселяются около 1 млн. лет назад вместе с *Sus scrofa*, *Capreolus* и *Bos* (Agusti et al., 2001; Kahlke, 1997; Van der Made, 1999; Spassov, 2003). Первое распространение *Praemegaceros verticornis* (= *Megacerooides verticornis*), *Megaloceros*, *Bos* и *B. (Bison)* фиксируется в Италии в раннем галерии в фауне Колле Курти (Colle Curti) в основании эпизода Харамильо (Gliozzi et al., 1997; Azzaroli, 2001).

4.7. Средний плейстоцен. Крупная перестройка в составе сообществ млекопитающих на границе раннего и среднего плейстоцена (около 0,8 млн. лет, точка 22), связана с похолоданием, амплитуда которого заметно возросла. Содержание изотопа $\delta^{18}\text{O}$ впервые превысило 5‰, как при более поздних оледенениях (Shackleton, 1995). Усиливается зональность. Начинает формироваться субарктическая фауна.

Тираспольская фауна (0,8–0,4 млн. лет) юга Восточной Европы существовала в умеренно-прохладном климате в разнообразных ландшафтах, с доминированием лесостепей (Алексеева, 1977), а позднеолерская фауна северо-востока Азии — в довольно холодном климате, близком к современному.

В Берингийской провинции в ландшафтах тундрового и лесотундрового типа обитала фауна поздней стадии олерского комплекса (Шер, 1971; Вангенгейм, 1977; Sher, 1995, 1997). В ее составе впервые появляются северные олени рода *Rangifer*, которые сосуществуют с бизонами и широколобыми лосьями. Присутствие *Rangifer* отмечено также в низах среднего плейстоцена Кузнецкой котловины (Форонова, 2001). В Западной и Центральной Европе северные олени появились в Англии и Бистонии (Зюссенборн, нижние слои Штайнхайма, Франкенхаузен и др.), в Великобритании они были характерны для холодных стадий (эльстер, заалий) и покидали эту территорию во время интергляциалов (Lister, 1986).

Появление оленей *Cervus acoronatus*, *Praemegaceros verticornis*, *Praedama*, *Alces latifrons* и присутствие бизона *B. sch. lagenocornis* сближают тираспольскую фауну с фауной Зюссенборна (Германия), относимой к эльстеру (минделю) (Кальке, 1971). На границе раннего и среднего плейстоцена (раннего и среднего галерии) волна иммигрантов с востока отмечается на Апеннинском полуострове (Azzaroli et al., 1988; Sardella et al., 1988). Там появляются *Capreolus suessenbornensis*, *Cervus acoronatus*, *Praemegaceros verticornis*, *Megaloceros savini*, *Dama*, *Bos primigenius*, *Ovis ammon* и др. (Caloi et al., 1997; Gliozzi et al., 1997).

С середины среднего плейстоцена (сингильская фауна) в северных и средних широтах Евразии преобладают современные роды и подроды. Смещение границ их ареалов подчинено крупным климатическим колебаниям (чередованию стадиалов и интерстадиалов).

Динамика. В неогене доминировали Cervidae и Bovidae (рис. 4, 5). В русцинии в фауне преобладали олени, а в раннем и позднем виллафранке и галерии — полорогие. Среди оленей наиболее разнообразным было подсемейство Cervinae, а среди полорогих — подсемейство Bovinae.

Резкие изменения численности видов прослеживаются на рубежах русцинии и виллафранка (зон MN 15 и 16) и плиоцена и плейстоцена (в позднем виллафранке). Олени были наиболее разнообразны в MN16 и 17. К концу раннего плейстоцена (раннего

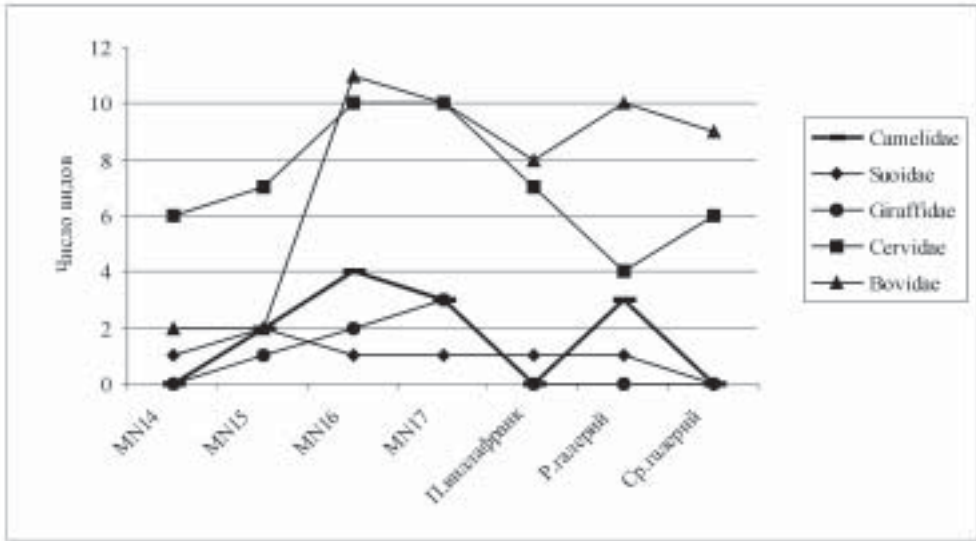


Рис. 4. Изменение биоразнообразия парноногих в плиоцен-плейстоцене Северной Евразии.

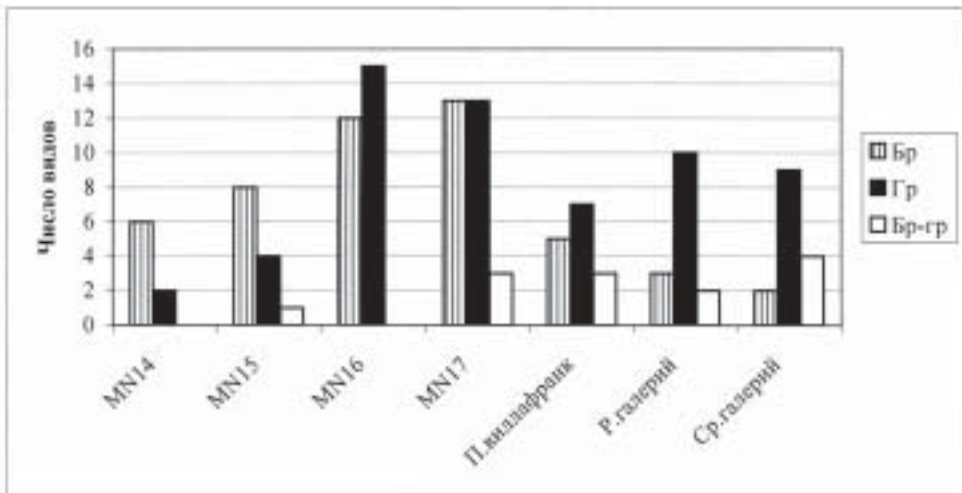


Рис. 5. Изменение пищевых адаптаций у парноногих в плиоцен-плейстоцене Северной Евразии (бр – браузеры, гр – гразеры, бр-гр – браузеры-гразеры).

галерия) их разнообразие уменьшается, а затем растет в начале среднего плейстоцена (среднем галерии), хотя остается ниже средне- и позднплиоценового (ранне- и средне-виллафранкского). Разнообразие полорогих резко увеличивается в MN 16. Второй пик их разнообразия приходится на ранний галерий. Пики разнообразия верблюдов приурочены к раннему виллафранку и раннему галерии. Жирафы были наиболее разнообразны в среднем виллафранке, но позже покидают территорию.

В русции в составе ассоциаций преобладали браузеры. Начиная с MN 16 число травоядных резко возрастает, и гразеры начинают преобладать над браузерами. Лишь в зоне MN17 количественные соотношения браузеров и гразеров примерно равны.

Литература

- Алексеева Л.И. 1977. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука. 214с.
- Алексеева Л.И. 1982. Восточноевропейские аналоги нижнего виллафранка // Стратиграфия и палеогеография антропогена. М.: Наука. С. 21–38.
- Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. 1985. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука. 104 с.
- Байгушева В.С. 1971. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье // Материалы по фауне антропогена. М.: Наука. С. 5–29.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К. 1980. Палеобиологическая история позднекайнозойских быков Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 92 с.
- Борисяк А.А. 1914–1915. Севастопольская фауна млекопитающих. Вып. 1–2 // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1914. Вып. 87. 154 с. 1915. Вып. 137. 47 с.
- Борисяк А.А. 1923. Об остатках Anthracotheriidae из индрикотериевых слоев // Изв. АН СССР. Сер. 6. Т. 17. № 1–18. С. 103–110.
- Вангенгейм Э.А. 1977. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Евразии (по млекопитающим). М.: Наука. 172 с.
- Вангенгейм Э.А., Векуа М.Л., Жегалло В.И. и др. 1991. Положение таманского фаунистического комплекса в стратиграфической и магнитохронологической шкалах // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода. № 60. С. 41–52.
- Вангенгейм Э.А., Вислобокова И.А., Сотникова М.В. 1998. Крупные млекопитающие русциния на территории бывшего СССР // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 6. № 4. С. 52–66.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. 1990. Магнито- и биостратиграфические исследования в страторегионе пескупского фаунистического комплекса млекопитающих // Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода. № 59. С. 81–93.
- Векуа А.К. 1959. О гиппопотамах из нижнеплейстоценовых отложений Грузии // Сообщ. АН ГрузССР. Т. 23. № 5. С. 561–566.
- Векуа А.К. 1972. Квабобская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука. 352 с.
- Верещагин Н.К. 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 22. С. 9–74.
- Верещагин Н.К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 703 с.
- Вислобокова И.А. 1983. Ископаемые олени Монголии. М.: Наука. 80 с.
- Вислобокова И.А. 1988. Семейство Cervidae // Биостратиграфия позднего плиоцена – раннего плейстоцена Таджикистана. М.: Наука. С. 72–98.
- Вислобокова И.А. 1990. Ископаемые олени Евразии. М.: Наука. 208 с.
- Вислобокова И.А. 1996. О возрасте фауны Шанд-Гол Монголии и эволюции фауны млекопитающих Центральной Азии в олигоцене // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 4. № 2. С. 55–64.
- Вислобокова И.А. 2004а. Парнопалые из среднего эоцена местонахождения Хайчин-Ула II, Монголия // Палеонтол. журн. № 1. С. 85–90.
- Вислобокова И.А. 2004б. Новый представитель семейства Raoellidae (Suiformes) из среднего эоцена местонахождения Хайчин-Ула II, Монголия // Палеонтол. журн. № 2. С. 102–107.
- Вислобокова И.А., Дмитриева Е.Л., Трофимов Б.А. 1996. Жвачные на рубеже палеогена и неогена в Моголии // Палеонтол. журн. № 1. С. 99–108.
- Вислобокова И.А., Трофимов Б.А. 2000. Семейство Archaeomerycidae (Tragulina): классификация и роль в эволюции Ruminantia // Палеонтол. журн. № 4 С. 92–99.
- Габуния Л.К. 1964. Бенарская фауна олигоценых позвоночных. Тбилиси: Мецниереба. 266 с.
- Габуния Л.К. 1973а. О присутствии диакодексин (Diacodexinae) в эоцене Азии // Сообщ. АН ГрузССР. Т. 71. № 3. С. 741–744.
- Габуния Л.К. 1973б. Беломечетская фауна ископаемых позвоночных. Тбилиси: Мецниереба. 138 с.
- Габуния Л.К. 1986. Наземные млекопитающие // Неогеновая система. М.: Недра. С. 310–327.
- Година А.Я. 1979. Историческое развитие жирафов. Род *Palaeotragus*. М.: Наука. 116 с.
- Громов В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии четвертично-

- го периода на территории СССР: (Млекопитающие, палеолит). М.: Изд-во АН СССР. 521 с.
- Девяткин Е.В. 1981. Кайнозой Внутренней Азии. М.: Наука. 196 с.
- Дмитриева Е.Л. 1977. Антилопы неогена Монголии. М.: Наука. 120 с.
- Дмитриева Е.Л. 2002. К вопросу о ранней эволюции полорогих // Палеонтол. журн. № 2. С. 86–88.
- Кальке Г.Д. 1971. Семейство Cervidae Gray, 1821 // Плейстоцен Тирасполя. Кишинев: Штиинца. С. 137–156.
- Короткевич Е.Л. 1970. Поздненеогеновые олени Северного Причерноморья. Киев: Наукова Думка. 196 с.
- Короткевич Е.Л. 1988. История формирования гиппарионовой фауны Восточной Европы. Киев: Наукова Думка. 162 с.
- Лунгу А.Н. 1984. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (копытные млекопитающие). Кишинев: Штинца. 159 с.
- Титов В.В. 1999. Фауна крупных млекопитающих северо-восточного Приазовья. Автореф. дисс... канд. наук. М.: ПИН РАН. 24с.
- Тлеубердина П.А. 1982. Поздненеогеновая фауна юго-востока Казахстана. Алма-Ата: Наука. 120 с.
- Трофимов Б.А. 1952. Новые энтелодонтиды из Монголии и Казахстана // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 41. С. 145–154.
- Трофимов Б.А. 1954. Ископаемые свиньи рода *Microstonyx* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 47. С. 61–99.
- Трофимов Б.А. 1958. О переноименовании энтелодона *Brachyodon* Trofimov, 1952 в *Ergilobia* nom. nov. // Материалы к «Основам палеонтологии». Вып. 2. С. 119.
- Флеров К.К. 1938. Об остатках копытных из Бет-Пак-Далы // Докл. АН СССР. Т. 21. № 1–8. С. 95–96.
- Флеров К.К. 1979. Систематика и эволюция // Зубр. М.: Наука. С. 9–127.
- Флеров К.К., Шевырева Н.С. 1963. *Pseudalces* – плиоценовый олень из Предкавказья // Палеонтол. журн. № 3. С. 130–133.
- Форонова И.В. 2001. Четвертичные млекопитающие юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 244 с.
- Хавесон Я.И. 1954. Третиичные верблюды восточного полушария (род *Paracamelus*) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 47. С. 100–162.
- Хоменко И.П. 1914. Открытие руссильонской фауны и другие результаты наблюдений в Ю. Бессарабии // Труды Бессараб. о-ва естеств. Т. 6. С. 11.
- Хоменко И.П. 1915. Руссильонский ярус в среднем плиоцене Бессарабии и его значение для познания возраста балтских песков и куяльницких отложений // Тр. Бессараб. о-ва естеств. Т. 6. С. 1–28.
- Шер А.В. 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука. 1971. 310 с.
- Agusti J., Cabrera L., Carces M. et al. 2001. A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art // Earth-Sci. Rev. Vol. 52. P. 247–260.
- Akhmetiev M.A., Lopatin A.V., Sytchevskaya E.K., Popov S.V. 2005. Biogeography of the Northern Peri-Tethys from the Late Eocene to the Early Miocene. Part 4. Late Oligocene -Early Miocene: Terrestrial biogeography, conclusions // Palaeontol. Journ. Suppl. Vol. 38. No. 5. S1–S54.
- Averianov A.O. 1996. Artiodactyla from the Early Eocene of Kyrgystan // Palaeovertebrata. Vol. 25. No. 2–4. P. 359–369.
- Averianov A.O., Erfurt J. 1996. Artiodactyla from the Early Eocene of southern Kazakhstan // Hall. Jb. Geowiss. Bd. 18. S. 171–178.
- Averianov A., Godinot M. 1998. A report on the Eocene Andarak mammal fauna of Kyrgystan // Bull. Carnegie Museum Natur. History. Vol. 34. P. 210–219.
- Azzaroli A. 2001. Middle and Late Villafranchian vertebrates from Tuscany and Umbria. A synopsis // Boll. Soc. Paleontol. Ital. Vol. 40. No. 3. P. 351–356.
- Azzaroli A, de Giullis C., Ficarelli G, Torre D. 1988. Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 66. P. 77–100.

- Barry J. C., Cote S., MacLachy L. et al. 2005. Oligocene and early Miocene ruminants (Mammalia, Artiodactyla) from Pakistan and Ungunda // *Palaeontologia Electronica*. No. 8. P. 1–29.
- Barry J. C., Flynn L. 1990. Key biostratigraphic events in the Siwalik sequence // *European Neogene mammal chronology*. N. Y.; L.: Plenum Press. P. 557–572.
- Berggren W.A., Prothero D.R. 1992. Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: an overview // *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press. P.1–28.
- Blondel C. 1996. Les ongulés à la limite Eocène/Oligocène et au cours de l'Oligocène en Europe occidentale: Analyses faunistiques, morphoanatomiques et biogéochimiques ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$). Implication sur le reconstitution des paléoenvironnements. Montpellier: Univ. Montpellier II. 119 p.
- Caloi L., Palombo M.R., Sardella R. 1997. Preliminary considerations on the relationships between large carnivores and herbivores in the Plio-Pleistocene mammal faunas of Italy // *Paleontol. Evol.* T. 30–31. P. 235–246.
- Coombs M.C., Coombs P.C. 1977a. Dentition of *Gobiohyus* and a reevaluation of the Helohyidae (Artiodactyla) // *J. Mammalogy*. Vol. 58. No. 3. P. 291–308.
- Coombs M.C., Coombs P.C. 1977b. The origin of anthracotheres // *N. Jb. Geol. Paläont. Mh. S.* 584–599.
- Dashzeveg D. 1965. *Entelodon orientalis* n. sp. from the Oligocene of the Gobi desert, Mongolia // *Acta Palaeontol. Pol.* Vol. 10. No. 2. P. 281–286.
- Dehm R., Oettingen-Spielberg T. 1958. Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 2. Die mitteleozänen Säugetiere von Ganda Kas bei Basal in Nordwest-Pakistan // *Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math-natur. Kl. Bd.* 91. S. 1–54.
- Ducrocq S. 1992. Étude biochronologie des bassins continentaux tertiaires du Sud-Est asiatique: contribution des faunes mammifères. Montpellier: Univ. Montpellier II. 245 p.
- Ducrocq S. 1994. An Eocene peccary from Thailand and the biogeographical origins of the artiodactyl family Tayassuidae // *Paleontology*. Vol. 37. Pt. 4. P. 765–779.
- Fortelius M., Eronen J., Liu L. et al. 2003. Continental-scale hypsodonty patterns, climatic paleobiogeography and dispersal of Eurasian Neogene large mammal herbivores // *Deinsea*. Vol. 10. P. 1–11.
- Gabounia L. 1977. Contribution à la connaissance des mammifères paléogènes du Bassin de Zaïssan (Kazakhstan Central) // *Geobios. Mem. spec. No. 1*. P. 2937.
- Gabunia L., Vekua A. 1995. A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus // *Nature*. Vol. 373. P. 509–512.
- Gentry A.W. 1990. Evolution and dispersal of African Bovidae // *Horns, pronghorns and antlers*. N.Y.: Springer. P. 195–227.
- Gentry A.W. 1978. Tragulidae and Camelidae // *Evolution of African mammals*. Cambridge: Harvard Univ. Press. P. 536–539.
- Gentry A.W., Hooker J.J. 1988. The phylogeny of the Artiodactyla // *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Vol. 2. Mammals. Oxford: Clarendon Press. P. 235–272.
- Gentry A.W., Rossner G.E., Heizmann P.J. 1999. Suborder Ruminantia. Land mammals of Europe. München: F. Pfeil. P. 225–258.
- Gingerich Ph.D., Russel D.E., Sigogneau-Russel D., Hartenberger J.-L. 1979. *Chorlakkia hassani*, a new Middle Eocene dichobunid (Mammalia, Artiodactyla) from the Kulduna Formation of Kohat (Pakistan) // *Contr. Mus. Paleontol. Univ. Michigan*. Vol. 25. No. 6. P. 117–124.
- Gliozzi E., Abbazzi L., Argenti P. et al. 1997. Biochronology of selected mammals, molluscs and ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the Art // *Rev. Ital. Paleontol. Stratigr.* T. 103. No. 3. P. 369–388.
- Haq B.U., Hardenbol J., Vail P.R. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change // *Soc. Econom. Paleontol. Mineral. Publ.* Vol. 42. P. 71–108.
- Holroyd P.A., Ciochon R.L. 1995. A new artiodactyl (Mammalia) from the Eocene Pondaung sandstones, Burma // *Ann. Carnegie Mus.* Vol. 64. No. 3. P. 177–183.
- Janis Ch. M. 1993. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetations and tectonic events // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 24. P. 467–500.
- Janis Ch. M., Effinger J.A., Harrison J.A. et al. 1998. Artiodactyla // *Evolution Tertiary mammals of North America*. Camb. Univ. Press. P. 337–357.

- Höck V., Daxner-Höck G., Schmid H.P. et al. 1999. Oligocene-Miocene sediments, fossils and basalts from the Valley of Lakes (Central Mongolia) – An integrated study. // Mitt. Österr. Geol. Ges. Bd. 90. P. 83–125.
- Jéhenne Y. 1985. Les ruminants primitifs du Paléogène et du Néogène inférieur de l’Ancien Monde: systématique, phylogénie, biostratigraphie. Poitiers: Univ. Poitiers. 288 p.
- Kahlke H.D. 1990. On the evolution, distribution and taxonomy of fossil elk/moose // Quartärpaläontologie. Bd. 8. S. 83–106
- Kahlke H.-D. 1997. Die Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld // Monogr. Romisch-Germanischen Zentralmus. Mainz. Bd. 40. No. 1. S. 181–275.
- Kahlke H.-D. 2001. Neufunde von Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld // Monogr. Romisch-Germanischen Zentralmus. Mainz. Bd. 40. No. 2. S. 461–482.
- Koufos G., Kostopoulos D. 1997. Biochronology and succession of the Pliocene-Pleistocene macro-mammalian localities of Greece // Act. Congres Biochrom’97. Mem. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier. Vol. 21. P. 619–634.
- Kowalevsky W.O. 1873–1874. Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere // Palaeontographica. Bd. 22. S. 131–346.
- Kowalevsky W.O. 1875. Osteologie of two fossil ungulate species from *Entelodon* and *Gelocus* Aymardi // Proceed. Soc. Natur. Anthropol. Ethnogr. Vol. 16. P. 1–59.
- Legendre S., Hartenberger J.-L. 1992. Evolution of mammalian faunas in Europe during the Eocene and Oligocene // Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 516–528.
- Leinders J.M., Arif M., De Bruijn H. et al. 1999. Tertiary continental deposits of northwestern Pakistan and remarks on the collision between the Indian and Asian plates // Deinsea. Vol. 7. P. 203–213.
- Lister A.M. 1986. New Results on deer from Swanscombe and the stratigraphical significance of deer in the Middle and Upper Pleistocene of Europe // J. Archaeol. Sci. Vol. 13. P. 319–338.
- Matthew W.D., Granger W. 1924. New insectivores and ruminants from the territory of Mongolia with remarks on the correlation // Am. Mus. Novitat. No. 105. P. 1–7.
- Matthew W.D., Granger W. 1925a. New mammals from the Irwin Manha Eocene of Mongolia // Amer. Mus. Novitat. No. 21. P. 1–10.
- Matthew W.D., Granger W. 1925b. New ungulates from the Ardyn Obo Formation of Mongolia, with faunal list and remarks on correlation // Mus. Novitat. No. 195. P. 1–12.
- Palombo M.R., Valii A.F.M., Kostopoulos D.S. et al. 2006, in press. Similarity relationships between the Pliocene to Middle Pleistocene large mammal faunas of Southern Europe from Spain to the Balkans and the North Pontic Region // Courier Forschungsinst. Senckenberg.
- Pavlov M. 1913. Mammifères tertiaires de la nouvelle Russie. Moscou: Soc. Kouchneroff et Cie. 72 p.
- Pilgrim G.E. 1928. The Artiodactyla of the Eocene of Burma // Palaeontol. indica. N. Ser. Vol. 13. P. 1–39.
- Prothero D. R., Manning E.M., Fischer M. 1988. The phylogeny of the ungulates // The phylogeny and classification of the tetrapods. Oxford: Clarendon Press. Vol. 2. P. 201–234.
- Radulesco C., Samson P. 1995. Review of the Villafranchian faunas of Romania // Quaternario. Vol. 8. P. 377–382.
- Sardella R., Caloi L., Di Stefano G. et al. 1998. Mammal faunal turnover in Italy from the Middle Pliocene to the Holocene // Mededel. Nederlands Inst. voor Toegepaste Geowetensch. No. 60. P. 499–511.
- Shackleton N. J. 1995. New data on the evolution of Pliocene climatic variability // Palaeoclimate and evolution with emphasis on human origin. Yale University Press. P. 242–248.
- Sher A. 1995. Beringida and the Holarctic distribution of ovibovines // Congr. Intern. Paleontol. Humana, Orce, Andalusia. P. 60.
- Sher A. 1997. A brief overview of the Late Cenozoic history of the Western Beringian lowlands // Terrestrial palaeoenvironmental studies in Beringia. Fairbanks: Univ. Alaska Mus. P. 3–6.
- Shimamura M., Yasue H., Ohshima K. et al. 1997. Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates // Nature. Vol. 388. P. 665–670.
- Spassov N. 2003. The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east to Europe // Rev. Paleobiol. Vol. 22. No. 1. P. 197–229.
- Stucky R.K. 1992. Mammalian faunas in North America of Bridgerian to Early Arikarean «ages» (Eocene

- and Oligocene) // Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 465–493
- Suc J.-P., Bertini A., Combourieu-Neboutet N. et al. 1995. Structure of the West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 Ma // Acta zool. Cracov. Vol. 38. No.1. P. 3–16.
- Sudre J., Blondel C. 1996. Sur la presence de petits gelocides (Artiodactyla) dans l'Oligocene inferieur du Quercy (France), considerations sur les genres *Pseudogelocus* Schlosser 1902, *Paragelocus* Schlosser 1902 and *Iberomeryx* Gabunia 1964 // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Mh. Bd. 3. S. 169–182.
- Tedford R.H., Skihher M.F., Fields R.W. et al. 1987. Faunal succession and biochronology of the Arikarieen through Hemphillian interval (Late Oligocene through earliest Pliocene epochs // Cenozoic mammals of North America: Geochronology and biostratigraphy. Berkely: University of California Press. P. 153–210.
- Tedford R.N., Flynn L.J., Qiu Z.-X. et al. 1991. Yushe basin, China: Paleomagnetically calibrated mammalian biostratigraphic standard for the Late Neogene of Eastern Asia // J. Vertebr. Palaeontol. Vol. 11. No. 4. P. 519–526.
- Thewissen J.G.M., Russel D.E., Gingerich P.D., Hussain S.T. 1983. A new dichobunid artiodactyl (Mammalia) from the Eocene of north-west Pakistan // Proceed. Kon. Ned. Akad. wetensch. B. Vol. 86. No. 3. P. 153–180.
- Thewissen J.G.M., Gingerich P.D., Russel D.E. 1987. Artiodactyla and Perissodactyla (Mammalia) from the Early-Middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan) // Contr. Mus. Paleontol. Univ. Michigan. Vol. 27. P. 247–274.
- Trofimov B. A. 1957. Nouvelles donnés sur les Ruminantia les plus anciens d'Asie // Cursillos y Conferencias Inst. «Lucas Mallada». No. 4. P. 137–141.
- Trofimov B. A. 1958. New Bovidae from Oligocene of Central Asia // Vertebr. PalAsiat. Vol. 2. No. 4. P. 243–247.
- Todd N.B. 1975. Chromosomal mechanisms in the evolution of artiodactyls // Paleobiol. Vol. 1. No. 2. P. 175–188.
- Tong Y., Zeng Sh., Qiu Zh. 1995. Cenozoic mammal ages of China // Vertebr. PalAsiat. Vol. 33. No. 4. P. 290–314.
- Van der Made J. 1999. Out of Africa: The dispersal of the earliest technical systems reconsidered // J. Anthropol. Archeol. Vol. 18. P. 119–136.
- Vianey-Liaud M., de Bonis L., Brunet V., Sudre J. 1993. Biochronologie mammalienne du Paléogène continental d'Europe occidentale // Paléovox. No. 2. P. 45–55.
- Vislobokova I. 1994. The Lower Miocene artiodactyls of Tagai bay, Olhon Island, Lake Baikal (Russia) // Palaeovertebrata. Vol. 23. No. 1–4. P. 177–197.
- Vislobokova I. 1996. The Pliocene Podpusk-Lebyazh'e mammalian faunas and assemblage, Western Siberia // Palaeontogr. Ital. Vol. 83. No. 1–5. P. 1–23.
- Vislobokova I. Eocene-Early Miocene ruminants in Asia // Mem. Trav. E.P.H.E. Inst. Montpellier. 1997. T. 21. P. 215–223.
- Vislobokova I. 1998. A new representative of the Hypertraguloidea (Tragulina, Ruminantia) from the Khoer-Dzan locality in Mongolia, with remarks on the relationships of the Hypertragulidae // Amer. Mus. Novitat. No. 3225. P. 1–24.
- Vislobokova I.A. 2001. Evolution and classification of Tragulina (Ruminantia, Artiodactyla) // Paleonol. Journ. Vol. 35. Suppl. No. 2. P. 69–145.
- Vislobokova I.A. 2004. New species of *Orygotherium* (Palaeomerycidae, Ruminantia) from the Miocene of Eurasia // Ann. Naturhist. Mus. Wien. A. Bd. 106. P. 371–385.
- Vislobokova I.A. 2005. The importance of Late Miocene faunal exchanges between Eastern Mediterranean areas and Central Europe // Ann. Paleontol. Vol. 91. P. 241–255.
- Vislobokova I., Daxner-Höck G. 2002. Oligocene – Early Miocene Ruminants from the Valley of Lakes (Central Mongolia) // Ann. Naturhist. Mus. Wien A. Bd. 103. S. 213–235.
- Vislobokova I.A., Dmitrieva E.L. 2000. Changes in enamel ultrastructure at the early stages of ruminant evolution // Paleontol. Journ. Vol. 34. Suppl. No.2. P. 242–249.
- Vislobokova I., Dmitrieva E., Kalmykov N. 1995. Artiodactyls from the Late Pliocene of Udunga, Western Trans-Baikal, Russia // J. Vertebr. Paleontol. Vol. 15. No. 1. P. 146–159.

- Vislobokova I., Sotnikova M., Dodonov A. 2001. Late Miocene-Pliocene mammalian faunas of Russia and neighbouring countries // *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* Vol. 40. No. 2. P. 307–313.
- Vislobokova I., Sotnikova M., Dodonov A. 2003. Bio-events and diversity of the Late Miocene – Pliocene mammal faunas of Russia and adjacent areas // *Deinsea*. Vol. 10. P. 563–574.
- Vislobokova I. A., Trofimov B.A. 2002. *Archaeomeryx* (Archaeomerycidae, Ruminantia): Morphology, Ecology, and Role in the Evolution of the Artiodactyla // *Paleontol. Journ.* Vol. 35. Suppl. No. 5. P. 429–523.
- Wang B. 1992. The Chinese Oligocene: a preliminary review of mammalian localities and local faunas // *Eocene and Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 530–547.
- Webb S. D. 1998. Hornless ruminants // *Evolution of Tertiary mammals of North America*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 463–476
- Woodburne M.O., Swisher C.C. 1995. Land mammal high-resolution geochronology, intercontinental overland dispersals, sea level, climate, and vicariance // *Geochronology, time scales and global stratigraphic correlations*. SEPM. No. 54. P. 335–364.

УДК 551.891(235.222)+903.3

Проблемы взаимоотношений первобытного человека и природной среды на примере Северо-Западного Алтая

А.К. Агаджанян ¹, А.П. Деревянко ², М.В. Шуньков ²

¹ Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: aagadj@paleo.ru

² Институт археологии и этнографии СО РАН, Новосибирск

E-mail: shunkov@archaeology.nsc.ru

Рассмотрены взаимоотношения древнего человека и природной среды на материалах Северо-Западного Алтая. Показано, что в долине р. Ануй на протяжении позднего плейстоцена происходило снижение теплообеспеченности и увеличение континентальности климата. Этот процесс осложнялся чередованием относительно сухих и более влажных климатических фаз. Структура сообществ характеризовалась мозаичностью, которая была обусловлена особенностями климата, различиями в экспозиции склонов, ориентацией хребтов и речных долин. Установлено наличие прочных связей между природной обстановкой позднего плейстоцена, структурой животного населения, состоянием популяций и хозяйственным укладом древнего человека.

Ключевые слова: Горный Алтай, палеолит, фауна млекопитающих.

Взаимоотношения палеолитического человека и природных ресурсов конкретных сообществ — одна из актуальных проблем изучения древнейшей истории. Без ее решения невозможно подойти к пониманию места и роли человека в экологической системе природных комплексов плейстоцена и раннего голоцена, к оценке его хозяйственной деятельности, физических и духовных возможностей. Это особенно важно в настоящее время, когда пресс человека на природу усиливается, когда под угрозой уничтожения оказываются не только отдельные виды ресурсов, но и сама структура биосферы в целом. Сегодня необходимо определить направления и тенденции развития животных и растительных сообществ, а также выявить изменения, которые обусловлены хозяйственной деятельностью человека. Историческая наука и палеогеография вполне убедительно показывают, что современный конфликт между человеком и природой не является первым и единственным в истории Земли. Крупные региональные экологические кризисы возникали еще 2 тыс. л.н. и значительно раньше. Необходимо их выявление, детальное изучение и сопоставление с динамикой развития природных комплексов. Это позволит создать прогностические модели поведения природных комплексов в настоящее время и в долгосрочной перспективе, определить факторы и параметры негативного воздействия человеческой деятельности на биологические ресурсы и, следовательно, быть готовыми к их нейтрализации.

В этих исследованиях важным является избавление от сложившихся стереотипов. Последние антропологические находки в Центральной и Восточной Африке (Brunet et al., 2002; Asfaw et al., 2002), в Испании (Aguirre, Carbonell, 2001; Rodriguez et al., 2001), на Кавказе (Gabunia et al., 2000), в Западном Тянь-Шане (Krivoshapkin et al., 2004), на Алтае (Shpakova, 2001); данные нового изучения старых материалов по ориопитеку из миоценовых отложений в Италии и др. вынуждают пересмотреть существующие взгляды на происхождение и раннюю историю человека. Как показал морфофункциональный анализ скелета *Oreopithecus bambolii* из позднего миоцена Тосканы, примат был прямоходящий, его передние конечности обладали способностью захвата (Майстер, 1999 Alba et al., 2001; Köhler, Moyá Solá, 1997; Moyá Solá et al., 1999). Недавно выявленные останки *Ardipithecus ramidus* в Эфиопии (White et al., 1994), останки *Orrorin tugenensis* в Кении (Senut et al., 2001) и останки *Sahelanthropus tchadensis* в Центральной Африке (Wood, 2002), возраст которых составляет 6–4 млн. лет, позволяют предположить, что прямохождение возникло параллельно в нескольких эволюционных линиях гоминид и значительно раньше, чем полагали до сих пор. Останки гоминидов из Дманиси (Rightmire et al., 2006), датируемые 1,7–1,8 млн. лет, свидетельствуют о более раннем, чем считалось традиционно, расселении архантропов из африканской прародины. Эти и ряд других антропологических открытий свидетельствуют в пользу мультирегиональной модели становления и развития человека.

Результаты археологических раскопок на стоянках Убейдия и Гешер Бено Яков на Ближнем Востоке (Bar-Yosef, Goren-Inbar, 1993; Goren-Inbar et al., 2002), Фуэнтенуэва и Барранко Леон в Западной Европе (Gibert et al., 1998), Дманиси и Дарвагчай на Кавказе (Lumley et al., 2005; Derevianko, 2006), Карама и Денисова пещера на Алтае (Деревянко и др., 2003; Деревянко и др., 2005; Derevianko, Shunkov, 2005) также склоняют исследователей в пользу гипотезы мультирегионального развития первобытных культур и популяций древнего человека. Кроме того, они вносят значительные коррективы в представления о технических возможностях, эстетических требованиях и интеллектуальном уровне палеолитического человека.

Открытия, сделанные в последние годы, являются результатом реализации долговременной программы изучения проблем антропогенеза и истории становления человека как важнейшего и неотъемлемого компонента биосферы. Ключевым положением этой программы является комплексный подход к решению поставленных задач (Деревянко и др., 2005). В антропологических исследованиях, например, активно используются не только традиционные, морфологические, но и генетические, биохимические, молекулярные методы. Для реконструкции среды обитания и хозяйственной деятельности древнего человека широко привлекаются геоморфологический, палинологический, фаунистический и другие методы. Выразительным примером такого подхода является изучение многослойных палеолитических комплексов на северо-западе Алтая, в долине р. Ануй (Деревянко и др., 2003), совокупная стратиграфическая колонка которых включает отложения нижнего, среднего и верхнего плейстоцена и отражает развитие культуры первобытного человека и окружающей природной среды от ранней до заключительной стадии палеолита.

Исследования выполнены в рамках программ Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования», «Адаптация народов и культур к изменениям природной среды, социальным и техногенным трансформациям» и проекта РФФИ № 05-04-48493а.

Район исследований расположен в западной части Алтая и приурочен к среднему и верхнему течению Ануя. Его рельефы представляет собой горные хребты, рассеченные глубокими долинами с перепадами высот от 500 до 2300 м. В растительности хорошо

выражена высотная зональность. Основная часть склонов занята горно-таежными лесами. По долинам рек преобладают лугово-степные ассоциации. На высотах более 1800 м распространены сообщества горных тундр.

Среди изученных палеолитических памятников представлены как пещерные (закрытого типа), так и покровно-делювиального (открытого) типа. К первым из них относятся пещеры Денисова, Каминная, Окладникова, ко вторым — Усть-Каракол, Ануй-2, Ануй-3 и др.

Отложения пещер, скальных ниш и гротов — один из наиболее изученных типов тафоценозов. Коллекторами костей в этом случае являются карстовые воронки, со дна которых остатки животных вместе с минеральными частицами переносятся водами на большую глубину и консервируются в известняках материнской породы. В образующихся кавернах и полостях известняка находят укрытие пищухи, мелкие хищники и птицы. Последние в помете и погадках приносят большое количество костей мелких позвоночных. Дальнейшее перемещение костных остатков вглубь носит характер постепенного проседания вместе с грунтом, заполняющим карстовую полость. Благодаря этому в карстовых местонахождениях палеонтологический материал очень хорошей сохранности и высоко концентрирован.

Изучение млекопитающих открытых стоянок древнего человека и исторических памятников более позднего периода в России проводится достаточно давно. Стали классическими работы И.Г. Пидопличко (Підоплічко, 1929; Пидопличко 1934, 1936, 1938, 1940), В.И. Громова (1932, 1937, 1948), И.М. Громова (Громов, 1953, 1957, 1961; Громов, Фоканов, 1980). К настоящему времени подобные исследования выполнены для многих крупных палеолитических стоянок. На равнинах Евразии большинство палеолитических памятников открытого типа связано с покровными отложениями, в горах юга Сибири, на Алтае — с делювиальными. Первые из них представлены преимущественно лессами и ископаемыми почвами. Для большинства мелких млекопитающих это первичный субстрат, на котором протекала основная часть их жизни. Горизонты ископаемых почв, как свидетельство тому, от плиоцена до голоцена прекрасно сохраняют следы ходов и нор землероев: кротов, сусликов, сурков, слепышей, слепушонок, песчанок, различных полевок и т.д. После гибели зверька на поверхности почвы или в норе его тушка подвергалась погребению и на месте претерпевала фоссилизацию. В силу этого в лессовых толщах и почвах костные остатки расположены очень дисперсно. Это единственный тип тафоценозов, который содержит кости млекопитающих в первичном захоронении. Костные остатки из нор отличаются очень хорошей сохранностью и комплектностью: в отдельных случаях удается собрать почти полностью скелет одного зверька. В горных условиях при переходе от выровненных элементов рельефа к склонам покровные отложения замещаются делювиальными. Склоновые и солифлюкционные отложения также часто содержат кости млекопитающих. При этом захоронения, как правило, бывают расположены в краевой зоне делювиальной толщи, там где она обогащена крупнозернистым песком и мелкой галькой. Сохранность костей очень хорошая, нередко можно найти целые нижние челюсти и даже фрагменты черепов. Однако концентрация материала обычно довольно низкая. В бассейне Ануя к подобным тафоценозам относятся палеолитические стоянки Усть-Каракол, Ануй-3 и др.

Одним из важнейших факторов концентрации материала на открытых памятниках, по-видимому, являлась хозяйственная деятельность человека. Привлеченные остатками добычи, костями, кусками шкур и рогами, у стоянок собирались мелкие грызуны, куньи, насекомоядные. Последних могла приманивать повышенная численность крупных насекомых-копрофагов и некрофагов. Под защитой человека поселялись суслики и пищухи, которые могли использовать земляной фундамент человеческого жилья для устройства

собственных нор. Другим фактором концентрации материала был сам человек. На всех палеолитических стоянках Десны, Днепра и в низовьях Дона отмечается повышенное количество костей сурка. Для более поздних поселений центральных районов Русской равнины характерно обилие бобра. Почти всегда на стоянках обнаруживаются кости зайцев. При этом кости сурка, например, со стоянки Каменная Балка на юге Русской равнины приурочены к кострищам и обожжены. Кости сурка с палеолитической стоянки Бетово на Десне имеют ясные следы расчленения скелета острым режущим орудием. Кости бобра с мезолитического поселения Языково в Тверской области и с Дьяковского городища в Коломенском (Москва) несут следы съемки шкурки, расчленения тушки и отделения мяса от костей. Несомненно, эти крупные виды грызунов были объектом целенаправленной охоты, дававшей достаточно мяса и хорошей мех. Широкое употребление сурка в пищу подтверждают и материалы из палеолитических стоянок Франции (Paton, 1987).

Памятники открытого типа имеют ясную литостратиграфическую позицию, их возраст легко устанавливается в череде палеогеографических событий плейстоцена. Но костный материал таких местонахождений достаточно редок и плохой сохранности. Осадки карстовых полостей, напротив, могут сопоставляться с палеогеографическими событиями изучаемой территории лишь опосредованно, но костный материал из этих местонахождений многочисленный и хорошей сохранности. Для решения задач палеолитоведения оптимальным является комплексное изучение открытых и закрытых стоянок. Именно такой подход был реализован при изучении памятников палеолита в бассейне Ануя на Алтае.

Сбор и определение остатков млекопитающих из отложений палеолитических памятников в бассейне Ануя проводятся с первых этапов их изучения (Оводов, Ивлева, 1986; Ивлева, 1990; Деревянко, Маркин, 1992; Жермонпре 1993; Васильев, Гребнев, 1994; Агаджанян, 1998, 1999; Агаджанян, Шуньков, 1999, 2001; Шуньков, Агаджанян, 2000, 2002, 2003, 2004). Изучение млекопитающих в бассейне Ануя ведется по нескольким направлениям: отлов и учет современной фауны для получения детальной картины состава, численности, биотопического распределения млекопитающих, прежде всего мелких; сбор и анализ погадок хищных птиц и современных осадков гротов и ниш для уточнения механизма формирования костеносных горизонтов пещер и других археологических объектов; изучение ископаемых остатков млекопитающих и других позвоночных из отложений палеолитических стоянок с целью реконструкции состава сообществ, природной среды и ее динамики в эпоху существования палеолитического человека.

Современное животное население долины Ануя

Исследования современной фауны позволяют дать картину высотной поясности и структуры населения мелких млекопитающих, их приуроченности к различным типам растительности. В бассейне Ануя хорошо выражены следующие биотопы: пойменно-луговые, лугово-степные, лиственнично-березовые леса, березово-сосновые леса, кедровые леса, мохово-кустарничковые субальпийские, горно-степные петрофильные, нивальные осоково-злаковые. Каждое из перечисленных растительных сообществ отличается только для него характерным населением мелких млекопитающих. Выделяются следующие типы населения мелких млекопитающих: 1) сообщество полевки экономки – красной полевки для пойменно-луговых биотопов, 2) сообщество полевой мыши – обыкновенной полевки для лугово-степных биотопов, 3) сообщество темной полевки – красной полевки для лиственнично-березовых лесов, 4) сообщество лесной мыши – красной по-

левки для березово-сосновых лесов, 5) сообщество красной полевки для кедровых лесов, 6) сообщество узкочерепной полевки – красной полевки для мохово-кустарничковых субальпийских ассоциаций, 7) сообщество скальной плоскочерепной полевки для петрофитных горно-степных биотопов, 8) сообщество узкочерепной полевки для осоково-злаковых растительных ассоциаций высокогорий. Каждое из названных сообществ отличается составом и численным соотношением видов мелких млекопитающих.

Полученные материалы дают представление о структуре населения мелких млекопитающих всех ландшафтных комплексов изученного района. В окрестностях Денисовой пещеры и на прилегающей территории доминируют рыжие полевки *Clethrionomys rutilus* Pallas. Они преобладают абсолютно, составляя 39% пойманных зверьков, и относительно, образуя основную часть населения мелких млекопитающих в большинстве биотопов. На влажных склонах, поросших лесом, и в кедрачах эти полевки составляют до 80% в отловах. Но даже на сухих склонах, лишенных леса, в приречных биотопах и на лугах относительное количество рыжих полевок достигает 20–30%. Второй по численности группой являются серые полевки рода *Microtus*, которые, правда, приурочены к биотопам низких и равнинных форм рельефа. Самой распространенной здесь является обыкновенная полевка *M. arvalis*, численность которой достигает 18,5%. В пойме обитает полевка-экономка *M. oeconomus* Pallas, составляя около 4% в учетах. На сухих склонах, поросших акацией и спиреей обычны мыши *Apodemus uralensis* Pallas и азиатская лесная мышь *A. peninsulae* Thomas, составляющие до 30-40% населения мелких млекопитающих.

В нижней части склонов с хорошо развитым почвенным покровом регулярно встречается азиатский крот *Asioscalops altaica* Nikolsky. Остальные виды мелких млекопитающих составляют в отловах менее 3%, что однако не отражает их реальной значимости в сообществах. Так бурундук *Eutamias sibiricus* Laxmann обычен на всех высотах от поймы Ануя до подвершинных хребтов. В долине Ануя и Каракола, на пологих склонах с разреженным травостоем обитает длиннохвостый суслик *Spermophilus undulatus* Pallas. Периодически на участках злакового разнотравья встречается даурский хомячок *Cricetulus barabensis* Pallas. В биотопах с густым разнотравьем, преимущественно в пойме и на пологих склонах, отмечены два вида мышовок: лесная *Sicista betulina* Pallas и алтайская *Sicista napaeva* Hollister. На высоких террасах и пологих склонах, вплоть до лугов под вершинами хребтов, обычен алтайский цокор *Myospalax myospalax* Laxmann.

Пищуха отсутствует в долине Ануя. Однако крупные популяции *Ochotona alpina* Pallas стабильно существуют в зоне каменистых россыпей Бащелакского хребта.

Изучение современной фауны летучих мышей бассейна Ануя было выполнено В.В. Росиной. В долине Ануя ею было установлено обитание следующих видов: *Plecotus auritus* Linnaeus, *Myotis brandti* Eversmann, *Myotis dasycneme* Boie, *Myotis daubentoni* Kuhl, *Vespertilio murinus* Linnaeus, *Eptesicus nilsoni* Keyserling, Blasius, *Murina leucogaster* Milne-Edwards (Росина, 2003). Таким образом, из 13 известных для современного Алтая видов Chiroptera, семь установлены для данной территории. Большинство перечисленных летучих мышей за пределами Алтая связано с хвойно-широколиственными лесами.

Бассейн Ануя в настоящее время представляет собой территорию, хорошо освоенную человеком. Вне хозяйственного использования находятся практически лишь гольцовые участки хребтов. Однако эксплуатация природных ресурсов не приводит к серьезным нарушениям биоценотической структуры региона. Днища долин и низкие террасовые уровни используются под посевы сельскохозяйственных культур. Животное население крупных млекопитающих представлено домашним скотом, преимущественно молочными породами коров. Склоны гор, занятые разнотравьем, эксплуатируются как пастбища, а в пологих их части — как сенокосные угодья. Основное население крупных

млекопитающих — выпасаемые овцы *Ovis ammon* L., лошади *Equus caballus* L. и коровы мясных пород *Bos*. Умеренная эксплуатация угодий обеспечивает сохранение пастбищ, растительный покров которых мало отличается от естественных лугов. Видимо, общий облик современной биоты открытых склонов близок к раннеголоценовому, когда основное население крупных млекопитающих составляли лошадь *Equus caballus* L., марал *Cervus elaphus* L., первобытный зубр *Bison priscus*, мелкие полорогие *Ovis* и *Capra*.

Своеобразно состояние таежного комплекса животных в бассейне Ануя. На данной территории одна из ведущих отраслей сельского хозяйства — пантовое мараловодство. Сотни квадратных километров таежных склонов находятся в ведении мараловодческих хозяйств. На этих площадях поддерживается строгий режим охраны животных. И хотя эти территории находятся формально в хозяйственном обороте, фактически их растительность и животное население близко естественным природным комплексам таежной зоны Алтая. Преобладает здесь, как и на протяжении всего позднего плейстоцена и голоцена, марал *Cervus elaphus sibiricus*. В настоящее время это самый крупный и самый массовый вид травоядных алтайской тайги от долины Чарыша на западе до Абакана на востоке. Второй, не менее обычный вид бассейна Ануя, — косуля *Capreolus pygargus*. Это характерный элемент таежной зоны Алтая. Третий представитель травоядных — кабарга *Moschus moschiferus*. Места ее обитания приурочены к скалам и каменным навесам. Следы и помет кабарги отмечены на вершине Каракол, над Денисовой пещерой, в районе Каминной пещеры и в других местах бассейна Ануя. Из диких полорогих в современной фауне бассейна Ануя встречается лишь сибирский козел *Capra sibirica*.

Из крупных хищников обычным в бассейне Ануя является волк *Canis lupus* L. Типичный представитель таежной фауны Алтая медведь *Ursus arctos* L. здесь достаточно редок. Повсеместно на облесенной территории обитает барсук *Meles meles* L. Из мелких куньих обычными являются соболь *Martes (Martes) zibellina* L. и куница *M. (Martes) martes* L. В поймах рек и на каменных россыпях живут горностай *Mustela erminea* L. и ласка *M. nivalis* L. Остепненные участки террас с поселениями сусликов занимает хорь *M. (Putorius) evermanni* Lesson. Обычным является колонок *M. (Kolonomys) sibiricus* Pallas.

Можно констатировать, что в долине Ануя в настоящее время преобладают млекопитающие таежного комплекса. В окрестностях Денисовой пещеры они занимают господствующее положение. Меньшее значение имеют луговые сообщества. Степные ассоциации в настоящее время отсутствуют в этом районе. Однако их отдельные представители вкраплены в агрокультурные и луговые сообщества.

Мелкие млекопитающие из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры

Количество определимых костных остатков из плейстоценовых отложений по сборам 1994 г. достигает 7000 экз., а по сборам 1995 г. — более 27 тыс. экз. Тафоценозы разных квадратов раскопа (разных годов сбора), практические, не отличаются друг от друга, что значительно повышает достоверность полученных результатов. Общий список таксонов мелких позвоночных, установленный для плейстоценовых отложений Денисовой пещеры, включает более 50 названий (табл. 1).

При некоторой однородности состава мелких млекопитающих, благодаря большому количеству материала, удастся выявить определенную динамику количественного соотношения отдельных таксонов. Анализ этих флюктуаций позволил проследить общие закономерности изменения биоты за время накопления плейстоценовых осадков в Денисовой пещере.

Таблица 1. Состав мелких млекопитающих из плейстоценовых отложений в Денисовой пещере (сектор 3 – предвходовая площадка, сектор 4 – центральный зал)

Название таксонов		сектор 3	сектор 4
Отряд Chiroptera	Рукокрылые	+	
<i>Myotis</i> aff. <i>blythi</i> Tomes	Остроухая ночница		+
<i>Myotis dasycneme</i> Boie	Прудовая ночница		+
<i>Myotis</i> aff. <i>brandti</i>	Ночница Брандта		+
<i>Myotis</i> cf. <i>daubentoni</i> Kuhli	Водяная ночница		+
<i>Murina leusogaster</i> Milne-Edwards	Сибирский (большой) трубокнос		+
<i>Plecotus auritus</i> Linnaeus	Бурый ушан		+
<i>Eptesicus</i> cf. <i>nilssoni</i> Keyserling, Blasius	Северный кожанок		+
Отряд Insectivora	Насекомоядные	+	+
<i>Erinaceus</i> sp.	Еж	-	+
<i>Sorex roboratus</i> Hollister	Сибирская горная бурозубка	+	+
<i>Sorex minutus</i> Zimmermann	Малая бурозубка	+	+
<i>Sorex araneus</i> Linnaeus	Обыкновенная бурозубка	+	+
<i>Neomys fodiens</i> Pennant	Кутора	-	+
<i>Asioscalops altaica</i> Nikolsky	Крот алтайский	+	+
Отряд Rodentia	Грызуны	+	+
<i>Sciurus vulgaris</i> Linnaeus	Белка обыкновенная	+	+
<i>Pteromys volans</i> Linnaeus	Летяга обыкновенная	-	+
<i>Eutamias sibiricus</i> Laxmann	Азиатский бурундук	-	+
<i>Spermophilus undulatus</i> Pallas	Длиннохвостый суслик	+	+
<i>Marmota</i> sp.	Сурок	+	+
<i>Castor</i> sp.	Бобр речной	-	+
<i>Apodemus (Alsomys)</i> sp.	Лесная мышь	+	+
<i>Cricetus cricetus</i> Linnaeus	Хомяк обыкновенный	-	+
<i>Cricetulus barabensis</i> Pallas	Барабинский хомячок	+	+
<i>Allocricetus eversmanni</i> Brandt	Хомячок Эверсмanna	+	+
<i>Sicista</i> sp.	Мышовка	-	+
<i>Allactaga</i> sp.	Земляной заяц	-	+
<i>Ellobius</i> sp.	Слепушонка	+	+
<i>Clethrionomys rutilus</i> Pallas	Красная полевка	+	+
<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sundevall	Красно-серая полевка	+	+
<i>Clethrionomys</i> sp.	Лесная полевка	+	+
<i>Alticola strelzovi</i> Kastschenko	Плоскочерепная полевка	+	+
<i>Alticola macrotis</i> Radde	Большеухая полевка	+	+
<i>Alticola</i> sp.	Скальные полевки	+	+
<i>Lagurus lagurus</i> Pallas	Степная пеструшка	+	+
<i>Lagurus</i> sp.	Степные пеструшки	+	+
<i>Dicrostonyx</i> sp.	Копытный лемминг	-	+
Lemmini	Настоящие лемминги	+	+
<i>Stenocranius gregalis</i> Pallas	Узкочерепная полевка	+	+
<i>Microtus oeconomus</i> Pallas	Полевка-экономка	+	+
<i>Microtus hyperboreus</i> Vinogradov	Северосибирская полевка	+	+
<i>Microtus agrestis</i> Linnaeus	Темная полевка	+	+
<i>Microtus arvalis</i> Pallas	Обыкновенная полевка	+	+
<i>Microtus</i> sp.	Серые полевки	+	+
<i>Arvicola</i> sp.	Водяная полевка	+	+
<i>Myospalax myospalax</i> Laxmann	Алтайский цокор	+	+
Arvicolidae gen.	Полевочки	+	+
Отряд Lagomorpha	Зайцеобразные	+	+
<i>Ochotona alpina</i> Pallas	Алтайская пищуха	+	+
<i>Ochotona pusilla</i> Pallas	Степная пищуха	+	+
<i>Ochotona</i> sp.	Пищухи	+	+
<i>Lepus</i> sp.	Заяц	+	+

Летучие мыши Chiroptera являются единственным компонентом тафоценоза, который резко меняет свою численность. В слое 22 их относительное количество колеблется от 14,5% до 63,8%. В слое 21 обилие летучих мышей снижается до 9,9%. Далее вверх по разрезу количество их варьирует в интервале 3–6,6% до слоя 17, а в верхней части разреза их численность составляет менее 3%.

Все летучие мыши из плейстоценовых отложений являются видами, которые используют пещеры в качестве убежища. Видимо, накопление их костных остатков происходило в результате естественной гибели зверьков из состава зимующих колоний. Небольшая часть материала имеет следы обработки желудочным соком и, следовательно, попала в состав тафоценоза из погадок хищных птиц.

Максимальное число определяемых остатков Chiroptera приходится на слой 22. В этом слое наблюдается максимальное видовое разнообразие летучих мышей. Здесь найдены остатки всех рукокрылых, определенных для данной пещеры (Росина, 2003). В отложениях горизонта 22.3 не найдена только *Myotis daubentoni*, остатки которой обнаружены в горизонте 22.1. Максимальное видовое разнообразие рукокрылых отмечено на уровне 6 горизонта 22.2. Здесь представлены пять видов летучих мышей; отсутствуют только остроухая ночница *M. blythi* и водяная ночница *M. daubentoni*. Наименьшее число видов отмечено на уровне 8 горизонта 22.2: *Plecotus* aff. *auritus* и *Eptesicus nilssoni*. На этот же уровень приходится минимальная абсолютная численность остатков Chiroptera. Наиболее многочисленны в слое 22 остатки ушана *P.* aff. *auritus* — около 60% от всего определенного материала по этому слою. *E. nilssoni* и *M. dasycneme* принадлежит по 12% останков. Костные остатки *Murina leucogaster* и *Myotis brandti* составляют 3,5%. На долю *M. blythi* и *M. daubentoni* приходится около 1% определенного по этому слою материала. На рубеже слоев 22 и 21 резко падает абсолютное количество и видовое разнообразие останков рукокрылых.

Большинство ископаемых летучих мышей из Денисовой пещеры в своей экологии связано с широколиственными или хвойно-широколиственными лесами (Росина, 2003). Например ночница Брандта населяет смешанные и широколиственные леса, по поймам проникает в тайгу и степь. Она распространена от Англии и востока Испании через Урал и Южную Сибирь до Кореи и Японии. Сибирский трубконос — обитатель смешанных хвойно-широколиственных и широколиственных (преимущественно горных) лесов от Алтая до Гималаев, Юго-Восточного Китая и Дальнего Востока. Северный кожанок распространен в лесной части Северной Евразии: от Франции, Швейцарии и Кавказа до Гималаев, Тибета, Монголии и Дальнего Востока. На севере его ареал совпадает с границей лесной зоны. Водяная ночница является обитателем речных пойм лесной и лесостепной зон Европы, Южной Сибири; ее ареал простирается до Китая и Японии. Лишь остроухая ночница заселяет не только лесные, но и аридные ландшафты от Средиземноморья через Кавказ до Центральной Азии.

Еж *Erinaceus* sp. отмечен только в плейстоценовых отложениях горизонта 14.2.

Землеройки *Sorex* sp. обычны в плейстоценовых отложениях пещеры, но ни в одном слое их количество не превышает 3%. Небольшое увеличение численности этих насекомых отмечено на уровнях 10, 8, 6 горизонта 22.2 и в слое 12. Подавляющая часть остатков землероек принадлежит *Sorex araneus*. Изредка встречается мелкая *S. minutus*, еще реже — крупная *S. roboratus*. Увеличение видового разнообразия землероек отмечено в отложениях слоя 12.

Кутора *Neotomys* sp. редка. Ее единичные фрагменты найдены в горизонтах 14.2 и 12.3. Скорее всего, это связано с тем, что кутора обитает в пойменных, хорошо защищенных

биотопах.

Алтайский крот *Asioscalops* sp. найден практически во всех горизонтах плейстоценовой толщи. Максимальное число его остатков приходится на слой 20–5,2%.

Белка *Sciurus* sp. очень редкий вид в отложениях пещеры. Ее единичные находки отмечены на уровне 5 горизонта 22.1 и в осадках горизонта 11.3.

Летяга *Pteromys* sp. также редкий вид. Ее остатки обнаружены на уровнях 8, 6 и 5 слоя 22, а также в отложениях горизонтов 19.1, 14.2 и 11.1.

Бурундук *E. sibiricus* отмечен только на уровне 8 горизонта 22.2 и в отложениях слоя 21.

Длиннохвостый суслик *S. undulatus* обычен для всей толщи плейстоценовых отложений. Однако его относительная численность нигде не превышает 3%. Вероятно, это связано, прежде всего, с механизмом формирования тафоценоза: как объект охоты для птиц, гнездящихся в пещере, суслик был слишком велик.

Сурок *Marmota* sp. встречается с редкими перерывами почти по всему разрезу, за исключением нижней части слоя 22 (уровни 13–8).

Бобр *Castor* sp. известен только по сколам щечных зубов и эмали резцов, которые зарегистрированы в отложениях горизонтов 21.2 и 14.3.

Лесные мыши *Apodemus (Alsomys)* sp. определены по отдельным находкам в отложениях горизонтов 19.2. и 9.3

Хомяк обыкновенный *C. cricetus* отмечен единичными остатками на уровнях 5, 4, 1 горизонта 22.1 и в отложениях горизонтов 19.3, 19.1.

Барабинский хомячок *C. barabensis* встречается по всей толще плейстоценовых отложений, хотя его относительная численность нигде не превышает 2–2,5%. В целом в нижних слоях он встречается чаще, а количество его остатков здесь несколько выше, чем в верхней части разреза.

Хомячок Эверсмана *A. evermanni* также встречается почти во всех слоях разреза, но его количество не превышает 1,5–2%. Этот вид, в противоположность барабинскому хомячку, проявляет более устойчивую численность в верхней части разреза.

Мышовка *Sicista* sp. является относительно редким видом. Ее остатки найдены на уровне 7 горизонта 22.2, а также в отложениях горизонтов 21.1, 12.3, 12.1, 11.3 и 9.2. Численность мышовки колеблется в пределах 0,25–0,8%.

Тушканчик *Allactaga* sp. из группы земляных зайцев отмечен единичными зубами на уровнях 3 и 2 горизонта 22.1 и в отложениях горизонта 19.2.

Слепушонка *Ellobius* sp. спорадично встречается в средней и верхней частях разреза, начиная с уровня 1 горизонта 22.1.

Рыжие или лесные полевки *Clethrionomys* sp. составляют важнейший компонент тафоценозов пещеры. Их остатки присутствуют во всех горизонтах разреза. Относительная численность рыжих полевок колеблется от 2 до 11%. Если учесть результаты анализа современных погадок, то можно предположить, что роль этих полевок в плейстоценовых сообществах долины Ануя была еще выше. В ископаемом состоянии, в отличие от современности, рыжие полевки представлены двумя видами — *C. rutilus* и *C. rufocanus*.

Азиатские горные полевки *Alticola* sp. — одна из самых массовых групп мелких млекопитающих плейстоцена. В среднем их численность составляет 10–15% от общего количества мелких позвоночных, а в горизонтах 14.2 и 9.3 превышает 20%. В ископаемой фауне азиатские горные полевки представлены двумя видами — *A. strelzovi* и *A. macrotis*. В современной фауне бассейна Ануя присутствует только первый вид — плоскочерепная полевка.

Степная пеструшка *Lagurus* sp. — один из важных компонентов тафоценоза пещерных осадков. Этот вид встречается почти во всех горизонтах плейстоценовой толщи. Однако

заметную роль пеструшка начинает играть в слое 20. Здесь и выше по разрезу ее численность колеблется от 3 до 5%. В отложениях горизонта 9.2 количество пеструшки возрастает до 8,7%, а в горизонте 9.1 достигает 17,9%. Важно отметить, что подобная тенденция в динамике численности отмечена по сборам 1994–1997 гг. в разных частях раскопа. Сходство проявляется и в заметном падении численности в интервале горизонтов 13.4–12.3. Это сходство придает особую достоверность полученным результатам. В целом ископаемые пеструшки представлены видом *L. lagurus*. Специальные исследования показали, что плейстоценовые пеструшки морфологически отличаются от современных.

Серые лемминги трибы Lemmini представлены единичными находками по всей толще от уровня 10 горизонта 22.2 до горизонта 11.1. При этом только в отложениях слоя 20 количество их остатков достигает 3,2%. В остальных случаях оно не превышает 1%.

Узкочерепная полевка *S. gregalis* – один из массовых видов плейстоценовых отложений. В каждом слое количество M_1 узкочерепной полевки превышает количество M_1 любого другого вида полевок в 2–3 раза. В среднем количество ее останков колеблется от 7 до 10%; в отложениях горизонтов 13.4 и 13.1 оно превышает 14%, а в горизонте 12.2 — 15%. Относительная численность узкочерепной полевки возрастает вверх по разрезу до горизонта 12.2, а затем начинает снижаться.

Полевка-экономка *M. oeconomus* отмечена по всей плейстоценовой толще. Однако ее численность редко достигает 3%. Только в отложениях горизонта 14.3 количество этой полевки возрастает до 5,9%. Правда, в этом горизонте обнаружено небольшое количество костного материала и данный показатель может иметь случайный характер.

Северосибирская полевка *M. hyperboreus* — редкий представитель тафоценоза. Ее остатки встречаются спорадически, главным образом, в средней и верхней частях разреза.

Темная полевка *M. agrestis* — редко встречается в плейстоценовой толще. Ее отдельные зубы отмечены в слое 19, а также в горизонтах 14.2, 14.1, 13.4, 12.1 и 11.4. Темная полевка – эволюционно молодой вид. Его выделение из общего ствола серых полевок *Microtini* произошло в первой половине среднего плейстоцена. Современные морфологические черты этот вид приобрел во второй половине среднего плейстоцена.

Обыкновенная полевка *M. arvalis* тоже редка в плейстоценовых отложениях пещеры. Ее малочисленные остатки зафиксированы от слоя 21 до горизонта 11.2.

Водяная полевка *Arvicola* sp. — редкий вид в плейстоценовых осадках. Ее остатки встречаются почти по всему разрезу: от уровня 5 горизонта 22.1 до горизонта 9.3. Водяная полевка представлена эволюционно продвинутой формой, близкой современной *A. terrestris*.

Алтайский цокор *M. myospalax* — один из самых характерных элементов плейстоценовых тафоценозов. Его остатки встречаются практически на всех горизонтах. Их относительная численность колеблется от 5 до 7%, а в слое 20 достигает 13%. Остатки цокора являются важным палеоклиматическим показателем. Они свидетельствуют об относительной стабильности природной среды на протяжении всего периода накопления плейстоценовых осадков. Примечательно, что в двух колонках 1994 и 1995 гг. фиксируется одинаковое падение численности цокора в осадках горизонта 22.3, а также в слое 17 и нижней части слоя 14.

Пищуха *Ochotona* sp. — немногочисленный, но постоянно встречающийся компонент тафоценоза. Ее относительная численность, как правило, не достигает 3%. Однако на уровне 3 горизонта 22.1 она превышает 4,8%, а в слое 20 достигает 5,2%. В отложениях пещеры присутствуют два вида пищух: алтайская *O. alpina* и степная *O. pusilla*. Первый вид и сегодня обитает в бассейне Ануя. Горный Алтай — один из районов его возникновения и формирования в процессе эволюционного становления. Степная пищуха — типичный обитатель равнинных степных ландшафтов Евразии. Ее проникновение в

бассейн Ануя могло произойти только в специфических природных условиях, т.е. при увеличении доли степных сообществ. Останки двух видов пищухи подчеркивают своеобразие и пестроту плейстоценовых ландшафтов в окрестностях пещеры.

Заяц *Lepus* sp. редко встречается в костном материале. Разрозненные зубы этого животного отмечены в плейстоценовой толще от уровня 8 горизонта 22.2 до горизонта 9.3. При этом их относительное количество не превышает 1–1,5%. Судя по размеру фрагментов и целых зубов, основная их часть принадлежит зайцу-толаю.

Мелкие куны рода ласки *Mustela* sp. в небольшом количестве присутствуют почти по всему разрезу. В связи с фрагментарностью и малым количеством определимого материала вопрос о механизме их попадания в пещерные отложения пока остается открытым.

Все мелкие млекопитающие тафоценоза пещеры, по своей морфологии мало отличаются от аналогичных современных таксонов. Вместе с тем данное сообщество по структуре тафоценоза, количественному соотношению входящих в его состав видов, напротив, существенно отличается от современных сообществ мелких млекопитающих бассейна Ануя.

Мелкие млекопитающие из отложений стоянки Усть-Каракол

Тафоценоз стоянки Усть-Каракол принципиально отличается от ископаемых сообществ палеолитических памятников закрытого типа, таких как пещеры Денисова, Каминная, Окладникова и др. Весь костный материал стоянки Усть-Каракол происходит из залегающих в естественном положении ископаемых почв, лессов, пойменных и аллювиальных отложений. Он находится в первичном залегании. Большая часть костных остатков принадлежит видам, которые непосредственно жили на этой территории. Особенности структуры и текстуры слоев свидетельствуют о том, что включение костей позвоночных в толщу осадка происходило без серьезного вмешательства динамических или биогенных процессов. Таким образом, состав ориктоценоза каждого слоя с минимальными искажениями соответствуют составу исчезнувшего биоценоза времени накопления осадков. Это имеет и свои издержки. Поскольку при формировании танатоценозов Усть-Каракола не происходила концентрация материала с прилегающей территории, полученные результаты относятся только к данной конкретной площади и не могут быть экстраполированы на весь район долины Ануя. С другой стороны, количественные соотношения различных видов в составе тафоценозов каждого слоя отражают их реальное соотношение в составе исчезнувших биоценозов данной территории. Это придает особую ценность материалам открытой стоянки Усть-Каракол.

Общее количество проанализированных остатков — 1789 экз. Полный список таксонов мелких млекопитающих включает 36 названий (табл.2).

Распределение костных остатков мелких млекопитающих не равномерно по слоям.

Землеройки рода *Sorex* встречаются редко в осадках разреза. Их относительное обилие колеблется в интервале 3–7%. Наибольшее видовое разнообразие приходится на слой 10. Полностью они отсутствуют в верхних и самом нижнем слоях (1–7 и 19). Значительно более многочисленны остатки крота *Asioscalops*. Их обилие составляет в среднем 5–10%, достигая 26% в слое 11.1. Крот отсутствует в интервале слоев 7–9.1, 11.2–13 и 18.2–19.2.

Остатки древесных беличьих редки. Белка *Sciurus* найдена единично и только в двух слоях: 11.1 и 18.1. В одном случае найден бурундук *Eutamias*: слой 17.

Совершенно иной характер имеет относительное обилие наземных беличьих — суслика и сурка. Остатки суслика *S. undulatus* Pallas встречаются практически по всему разрезу. Их численность колеблется от 10 до 80% и более. Основные пики высокой чис-

Таблица 2. Состав мелких млекопитающих из плейстоценовых отложений стоянки Усть-Каракол

Название таксонов	
Отряд Insectivora	Насекомоядные
<i>Sorex roboratus</i> Hollister	Сибирская горная бурозубка
<i>Sorex minutus</i> Zimmermann	Малая бурозубка
<i>Sorex araneus</i> Linnaeus	Обыкновенная бурозубка
<i>Sorex sp.</i>	Бурозубки
<i>Asioscalops altaica</i> Nikol'sky	Крот алтайский
Отряд Rodentia	Грызуны
<i>Sciurus sp.</i>	Белка обыкновенная
<i>Pteromys sp.</i>	Летяга обыкновенная
<i>Eutamias sibiricus</i> Laxmann	Азиатский бурундук
<i>Spermophilus undulatus</i> Pallas	Длиннохвостый суслик
<i>Spermophilus sp.</i>	Суслик
<i>Marmota sp.</i>	Сурок
<i>Apodemus (Alsomys)</i>	Лесная мышь
<i>Cricetus cricetus</i> Linnaeus	Хомяк обыкновенный
<i>Cricetulus barabensis</i> Pallas	Барабинский хомячок
<i>Cricetulus sp.</i>	Хомячок
<i>Sicista sp.</i>	Мышовка
<i>Allactaga major</i> Kerr	Большой тушканчик (Земляной заяц)
<i>Ellobius sp.</i>	Слепушонка
<i>Clethrionomys rutilus</i> Pallas	Красная полевка
<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sundevall	Красно-серая полевка
<i>Clethrionomys sp.</i>	Лесные полевки
<i>Alticola strelzovi</i> Kastschenko	Плоскочерепная полевка
<i>Alticola macrotis</i> Radde	Большеухая полевка
<i>Alticola sp.</i>	Скальные полевки
<i>Lagurus sp.</i>	Степные пеструшки
<i>Lemmini</i>	Настоящие лемминги
<i>Stenocranius gregalis</i> Pallas	Узкочерепная полевка
<i>Microtus oeconomus</i> Pallas	Полевка-экономка
<i>Microtus hyperboreus</i> Vinogradov	Северосибирская полевка
<i>Microtus agrestis</i> Linnaeus	Темная полевка
<i>Microtus sp.</i>	Серые полевки
<i>Arvicola sp.</i>	Водяная полевка
<i>Myospalax myospalax</i> Laxmann	Алтайский цокор
<i>Arvicolidae gen.</i>	Полевочки
Отряд Lagomorpha	Зайцеобразные
<i>Ochotona sp.</i>	Пищуха

ленности приходится на слои 12, 13, 18, 19.1. Падение численности отмечается в слоях 11.1, 16, 18.2. Суслик отсутствует в слоях 1, 6–7, 9.2–9.3. В целом уровень численности в нижней части разреза значительно выше, чем в верхней.

Сурок *Marmota* представлен единично и очень фрагментарными остатками. Он найден в трех горизонтах: слои 5, 14 и 18.1.

Хомяк обыкновенный *C. cricetus* L. на Усть-Караколе, в противоположность Денисовой пещере, довольно обычен, но лишь в верхней половине разреза. Начиная со слоя 11.1 его остатки составляют 3–7%, в слое 5–11%.

Барабинский хомячок *C. barabensis* Pallas напротив достаточно редок. Его остатки отмечены в слоях 10 и 12. Это сухолюбивый вид, его отсутствие во влажных условиях поймы вполне объяснимо.

Представитель крупных тушканчиков — земляной заяц *A. major* Kerr. здесь достаточно обычен, в противоположность Денисовой пещере. Он отмечен в слоях: 11.1, 13, 14, 15, 16 и 17, причем в слое 16 его обилие достигает 8,3%.

Мышовка *Sicista* найдена в двух горизонтах: слои 9.2 и 14. Численность ее невелика. В первом случае — 4,7%, во втором — 0,6%.

Слепушонка *Ellobius* также достаточно редка. Однако она отмечена в четырех горизонтах: слои 2, 15, 16, 17. При этом лишь в слое 2 ее численность превышает 5%.

Рыжая полевка *Clethrionomys* часто встречается в отложениях стоянки, но численность ее редко достигает 5%. Наиболее обычна эта полевка в нижней части разреза: слои 14–18.2.

Азиатские скальные полевки рода *Alticola* редки в толще осадков стоянки. Единично они обнаружены в слоях 10 и 15, что резко контрастирует с материалами из Денисовой пещеры, где почти во всех горизонтах остатки скальной полевки являются ведущим компонентом тафоценоза. Это лишний раз доказывает, что *Alticola* не обитала в биотопах днища долины в окрестностях стоянки на протяжении всего позднего плейстоцена. Они не жили в непосредственной близости от пещеры. Концентрация их остатков в полости пещеры происходила только благодаря хищных птицам, которые охотились на них в более высоких ярусах рельефа.

Степная пеструшка *L. lagurus* найдена в пяти горизонтах преимущественно нижней половины разреза. Численность ее низка. Лишь в слое 15 она превышает 5%.

Лемминги трибы Lemmini довольно обычны, особенно в нижней части разреза. В трех горизонтах из шести их численность достигает заметного уровня: слой 16 — 5,5%, слой 18.1 — 5,8%, слой 18.2 — 8,1%, что предполагает высокий уровень увлажнения биотопов долины.

Узкочерепная полевка *S. gregalis* обычна в отложениях стоянки. В целом ее численность колеблется в интервале 3–5%. Однако в слоях 2, 6, 19.2 она дает резкие скачки, достигая в слое 6 уровня 70%.

Полевка-экономка *M. oeconomus* также обычна в отложениях стоянки. Заметного уровня ее численность достигает в слое 11 — более 12%.

Северосибирская полевка *M. hyperboreus* редка. Ее единичные останки найдены в четырех горизонтах средней и нижней части разреза: слои 10, 14, 17, 18.А.

Темная полевка *M. agrestis* — редкий вид в отложениях стоянки. Она обнаружена в слоях 4, 18.1 и 18.2.

Водяная полевка *Arvicola* sp. найдена в трех горизонтах. Причем в слое 2 и 9.2 ее численность превышает 5%, достигая в последнем случае 10,8%.

Алтайский цокор *M. myospalax* — один из самых многочисленных представителей тафоценоза стоянки. Он найден практически во всех горизонтах. Его численность, в противоположность суслику, резко нарастает в верхней части разреза. Снизу вверх до слоя 12 численность цокора колеблется в интервале 5–20%. Далее вверх по разрезу она не опускается ниже 15%, превышая 70% в слоях 11, 9, 6, 5, 4, 3.

Пищуха *Ochotona* sp. редка в материалах стоянки. Ее разрозненные останки отмечены в слоях 14, 17, 18, т.е. в нижней части разреза.

Мелкие куны рода *Mustela* найдены только в отложениях слоя 17.

Точнее не определимые остатки полевок и других мелких млекопитающих встречаются практически по всей толще разреза.

Главными компонентами сообщества мелких млекопитающих в период формирования плейстоценовой толщи являлись суслики и цокоры. В группу содоминантов входили землеройки, крот, рыжая и узкочерепная полевки, отчасти хомяк обыкновенный и по-

левка-экономка. К малочисленным видам принадлежали тушканчик, слепушонка, пеструшка рода *Lagurus*, лемминги трибы Lemmini, серые полевки *M. hyperboreus*, *M. agrestis*, водяная полевка *Arvicola* и пищуха. Группу очень редких видов образуют белка и бурундук, сурок и барабинский хомячок, мышовка и азиатская скальная полевка *Alticola*. По всем перечисленным параметрам ископаемая фауна Усть-Каракола существенно отличается от тафоценоза Денисовой пещеры, отражая особенности локальных биотопических условий. В противоположность пещере здесь полностью отсутствуют летучие мыши, крайне низка численность скальной полевки *Alticola* и почти нет хомячков.

Соотношение основных экологических групп мелких млекопитающих, их динамика во времени позволяют проследить общую тенденцию изменения состава фауны и природной среды позднего плейстоцена на участке долины Ануя в устье Каракола. В целом от слоя 19 до слоя 11 в составе сообщества преобладали суслики, а выше по разрезу — цокоры. Лесные виды (белка, бурундук, рыжие полевки) приурочены преимущественно к нижней части разреза (слои 18–11). Большая часть находок леммингов также приходится на этот интервал (слои 18–14). В составе тафоценоза верхней части разреза, начиная со слоя 11, важную роль играют хомяк обыкновенный и узкочерепная полевка, при полном доминировании цокора. Таким образом, заметная перестройка состава мелких млекопитающих на рубеже слоя 11 предполагает существенные изменения в этот период палеогеографической обстановки.

Сравнение данных полученных при изучении стоянки Усть-Каракол и Денисовой пещеры показывает, что в тафоценозах Усть-Каракола преобладают виды, обитающие непосредственно в долине Ануя и на низких высотах ее бортов. В тафоценозах Денисовой пещере помимо обитателей долины в большом количестве встречаются костные остатки видов, обитающих в верхней части склонов Ануйского каньона и, даже, в привершинной части хребтов. Таким образом эти результаты взаимно дополняют друг друга, позволяя реконструировать детали и общую картину динамики сообществ млекопитающих на протяжении плейстоцена и голоцена.

Фауна млекопитающих и активность первобытного человека

Палеонтологические материалы показывают, что изменения природной среды и климата в бассейне Ануя на протяжении плейстоцена носили направленный характер. В течение позднего плейстоцена снижалась теплообеспеченность и увеличивалась континентальность климата. Общая направленность процесса осложнялась периодическими флюктуациями, которые обуславливались чередованием относительно сухих и более влажных климатических фаз. Структура вертикальной поясности была сложнее современной. На протяжении всего среднего и позднего плейстоцена сохранялась мозаичность сообществ, которая детерминировалась особенностями климата, различиями в экспозиции склонов, ориентацией хребтов и речных долин.

Ядром биоценологических сообществ Северо-Западного Алтая были автохтонные хвойные леса. Интродукция степных и полупустынных видов млекопитающих шла с юга – из Казахстана и Монголии — через систему выровненных межгорных котловин, например, Чуйской и Канской степей. Элементы тундровых и бореальных сообществ частично проникали с Приобского плато, а частично опускались из гольцового пояса, который в эпохи межледниковий был для них рефугиумом. Даже небольшие изменения среднегодовых температуры и влажности приводили к усилению экспансии одного или нескольких зональных типов биоценозов и создавали общую неповторимую мозаику ландшафтных условий. Все это накладывало отпечаток на историю становления и развития палеолитического человека.

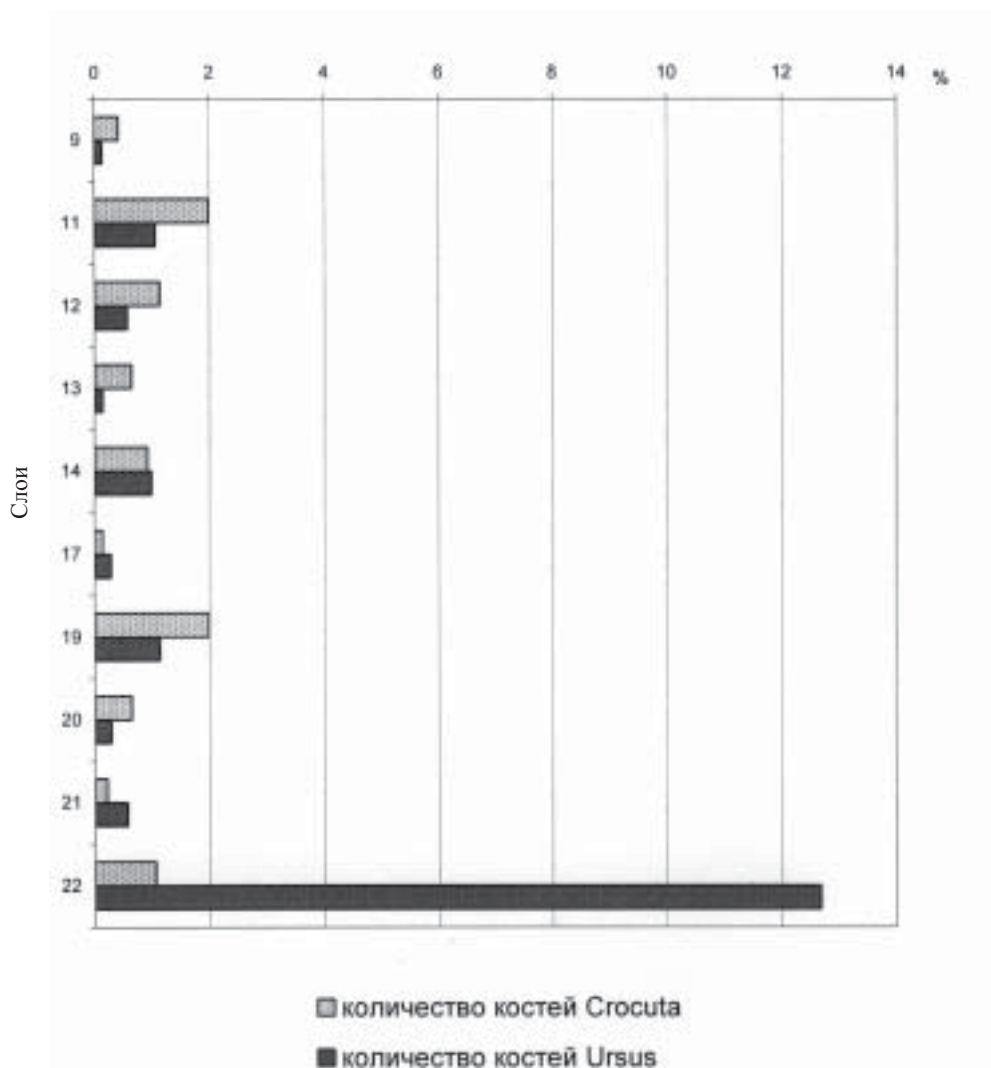


Рис. 1. Количественное соотношение костей медведя и гиены в плейстоценовых отложениях Денисовой пещеры.

На фоне плавных преобразований природного комплекса плейстоцена обращает на себя внимание резкое сокращение остатков летучих мышей в отложениях Денисовой пещеры на границе слоя 22 и вышележащей толщи. С этим рубежом связано снижение численности лесных и нарастание численности степных видов мелких млекопитающих. Существенные изменения отмечены и в составе крупных млекопитающих. Среди остатков хищников в слое 22 преобладают медведи, а выше по разрезу — пещерная гиена. Количество костей медведей снизу вверх снижается более чем в 11 раз. Иначе распределены остатки гиены. Их количество снизу вверх увеличивается почти в 2 раза (рис. 1). В верхней части плейстоценовых отложений увеличивается количество остатков копытных животных (рис. 2). Вместе с тем, выше слоя 22 заметно возрастает количество каменных артефактов (рис. 3), что отражает резкое увеличение активности палеолитического человека.

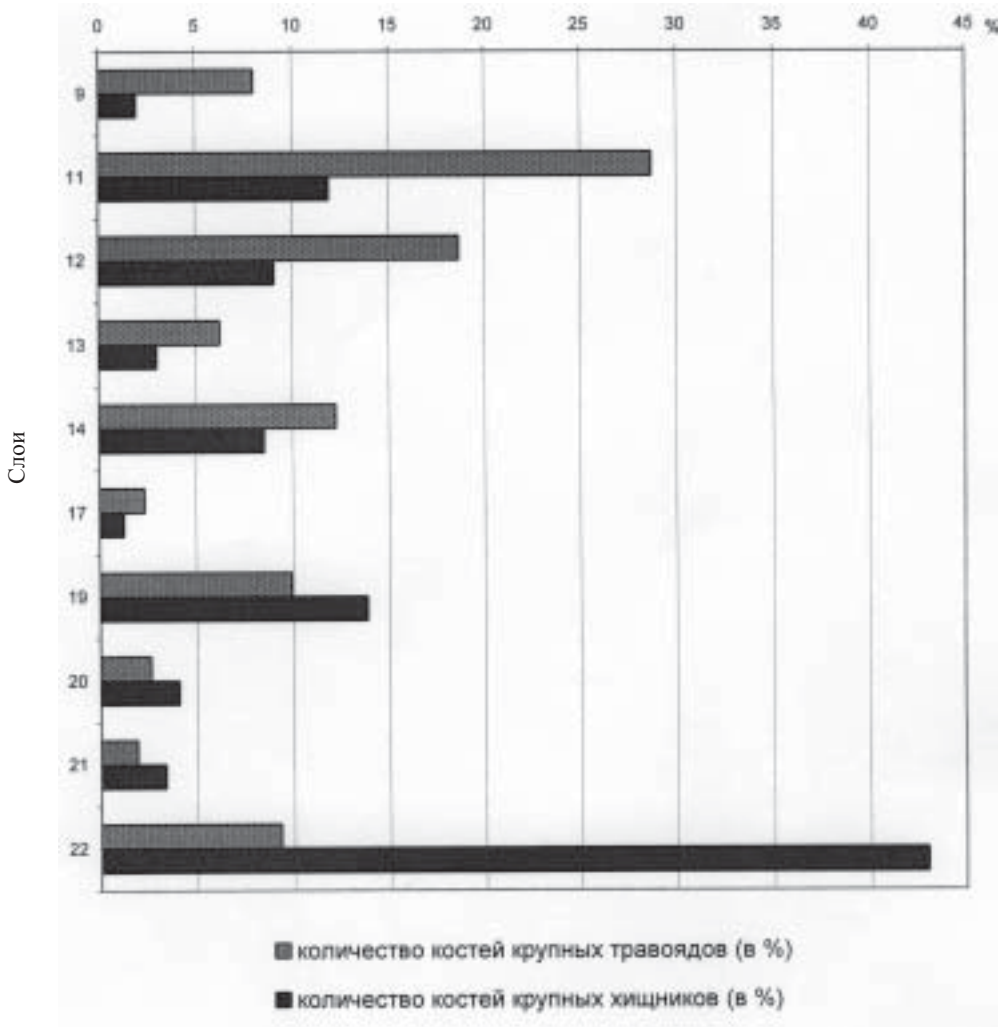


Рис. 2. Количественное соотношение костей крупных хищников и травоядных в плейстоценовых отложениях Денисовой пещеры.

Изучение фауны мелких млекопитающих из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры позволяет сделать вывод, что в эпоху накопления слоев 21 и 20 произошло изменение природной обстановки, выразившееся в расширении открытых биотопов и некоторой деградации лесной растительности. Это неизбежно должно было повлечь за собой увеличение площади и биомассы травянистых сообществ. Расширение площади и рост продуктивности пастбищ стали причиной увеличения численности и видового разнообразия копытных, что, в свою очередь, определило повышение плотности населения палеолитического человека. Большое количество артефактов указывает на долговременный характер посещения человеком полости пещеры. Возросший фактор беспокойства со стороны человека оказал негативное воздействие на колонию летучих мышей и привел к ее резкому сокращению.

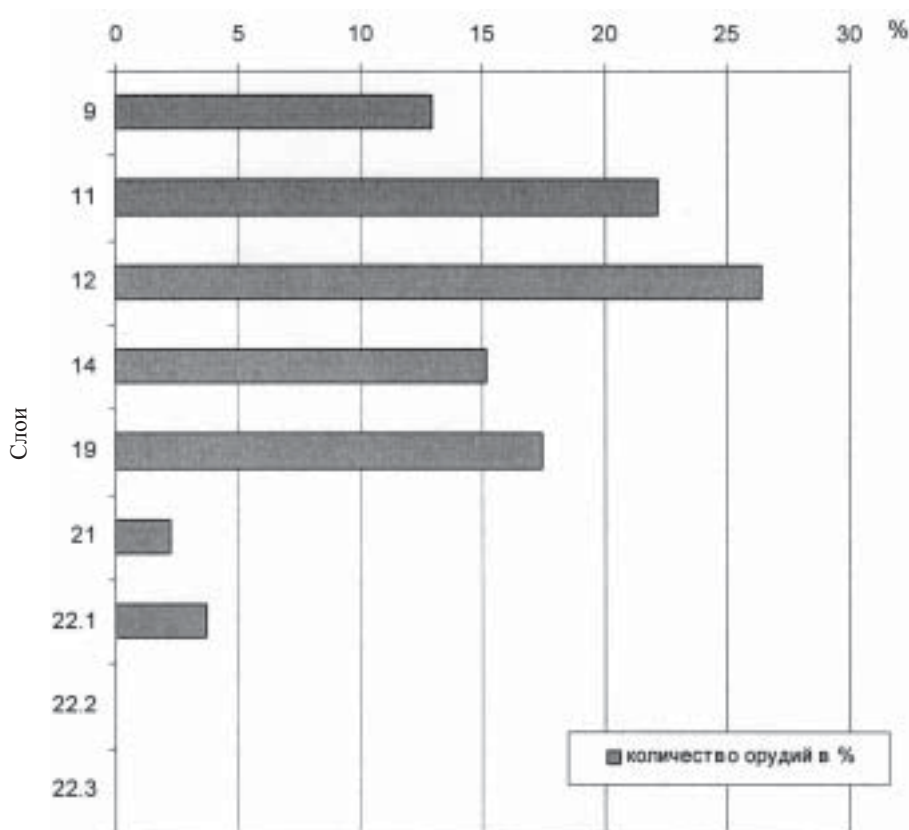


Рис. 3. Распределение орудий палеолитического человека по слоям Денисовой пещеры.

Увеличение площади пастбищ и плотности популяций копытных, как следует из анализа материалов Денисовой пещеры, вызвало рост численности гиены. Количественное соотношение костных остатков медведей и гиены также не является случайным. Среди останков медведей в слое 22 преобладают кости молодых животных. Это свидетельствует о том, что полость пещеры в зимнее время становилась для медведей убежищем; здесь они залегали в спячку, здесь рождались их детеныши. Совершенно очевидно, что пещера не могла функционировать одновременно и как берлога и как жилище человека. Поэтому логично предположить, что человек редко посещал пещеру в период накопления слоя 22; это подтверждается малочисленностью артефактов. В результате изменения природной обстановки, увеличения площадей луговых и степных биотопов, роста численности копытных, гиены и человека медведь был вытеснен из пещеры. Приведенные выше факты подтверждают такое заключение.

Сложнее ответить на вопрос: как делили пространство пещеры человек и гиена в периоды своей активности? Как известно, гиена нуждается в защищенном убежище для выведения потомства лишь в весенний и раннелетний сезоны. Человеку, вероятно, пещера, как укрытие, была необходима прежде всего в осенний и зимний периоды. Ее стены, особенно при разведении костра, надежно защищали от холода. Именно это и

оказывало губительное воздействие на колонию летучих мышей, обитавших под сводами пещеры на ранних этапах ее истории. Однако обитание в пещере имело для человека и свои недостатки. Денисова пещера расположена в узкой части Ануйского каньона, отсюда невозможен широкий обзор местности и упреждающие действия по отношению к перемещающимся стадам копытных. Поэтому с наступлением теплого сезона человек, скорее всего, выселялся на открытые временные стоянки типа Усть-Каракол, откуда открывается прекрасный обзор на долину Ануя, Каркола и прилегающие склоны гор. Это обеспечивало контроль обширного пространства и соответственно быструю и адекватную реакцию охотничьего коллектива на появление стада копытных.

Вероятно были и другие факторы, определявшие сезонное выселение человека из пещеры. Например, — увеличение количества эктопаразитов за долгий зимний период в шкурах подстилки и непосредственно на теле людей. Кроме того, в весенне-летний период температура воздуха внутри пещеры значительно ниже, чем вне ее. Замеры проведенные в июле–августе 2002 г. показали, что в галереях пещеры суточная температура держится в интервале 8–9 °С, в центральном зале — в интервале 12–14 °С. В эти же дни суточные колебания температуры воздуха в долине Ануя составляли 14–23 °С, дневная температура держалась на уровне 20–23 °С, иногда достигая 31 °С. Следовательно, для поддержания тепла в пещере в летний период необходимо прикладывать дополнительные усилия. Притом, что за осенне-зимний период большая часть сухих сучьев выбиралась в ближайших окрестностях пещеры. В этой ситуации перемещение ее обитателей на открытые летние стоянки становилось почти неизбежным. Таким образом, человек и гиена могли использовать пещеру в разные сезоны года.

Анализ костных остатков крупных млекопитающих из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры выявил еще одну закономерность. Согласно археологическим материалам, в период накопления слоя 22 присутствие человека в пещере и, следовательно, его влияние на формирование тафоценоза было минимальным. Кости копытных в это время в пещеру приносились только хищниками. Количественное соотношение костей хищников и копытных в этом слое соответствует их соотношению в естественных тафоценозах, сформированных без участия человека. Для слоя 22 оно равно 4,73 : 1. Такое соотношение костей хищника и жертвы должно было сохраняться на протяжении всего периода формирования тафоценозов пещеры. Однако вверх по разрезу отмечен неуклонный рост относительного и абсолютного количества костей травоядных животных, связанный с активизацией пребывания в пещере палеолитического человека.

Приведенная выше пропорция позволяет рассчитать для каждого слоя Денисовой пещеры долю костей, принесенных хищниками, и долю костей, принесенную человеком (рис. 4). Согласно этим расчетам, на протяжении позднего плейстоцена постоянно увеличивалось количество костей травоядных, приносимых в пещеру человеком, что, в свою очередь, отражает увеличение пресса человека на популяции копытных и природные ресурсы в целом.

Приведенные факты показывают наличие тонких связей между природной обстановкой позднего плейстоцена, структурой животных сообществ, состоянием популяций и хозяйственного уклада древнего человека. Они предполагают, что эти связи были не только прямыми, но и обратными. Активность палеолитического человека оказывала серьезное воздействие на природные ресурсы долины Ануя на протяжении последних 100 тыс. и более лет.

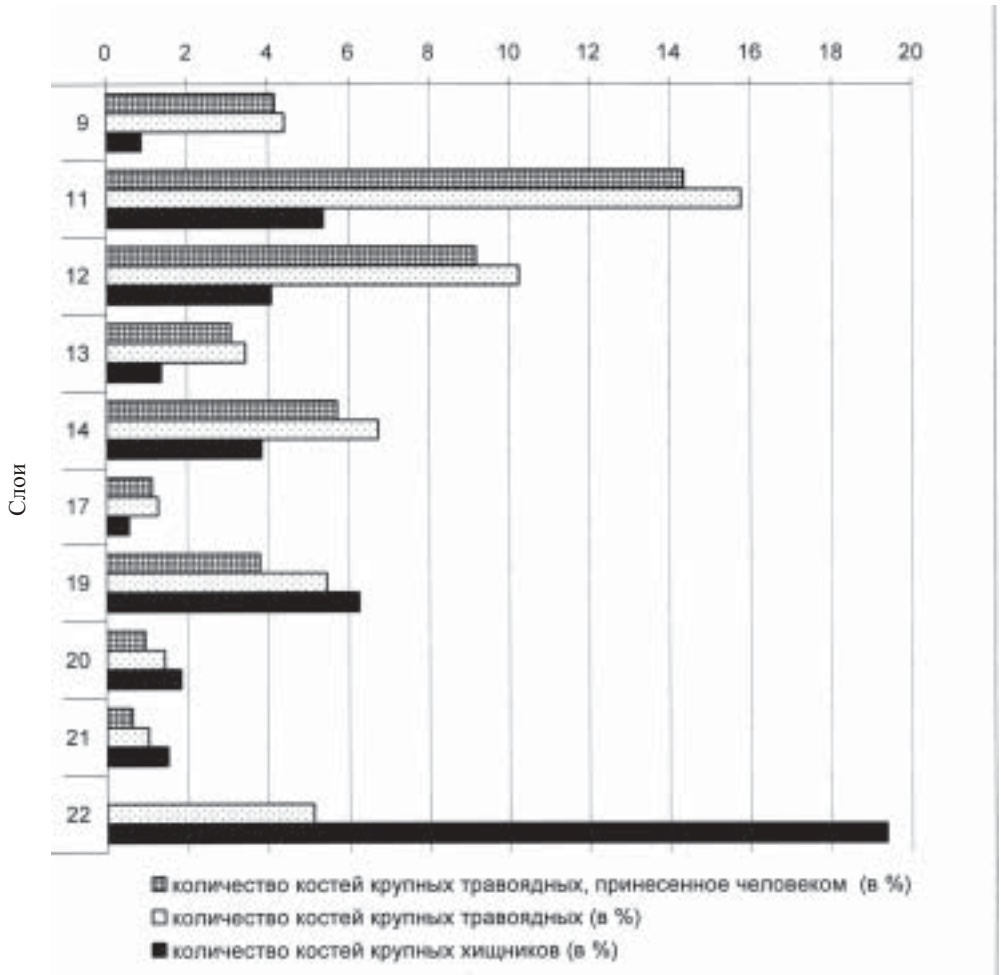


Рис. 4. Количественное соотношение костей хищников и травоядных в плейстоценовых отложениях Денисовой пещеры.

Литература

- Агаджанян А.К. 1998. Фауна мелких млекопитающих Денисовой пещеры // Палеоэкология плейстоцена и культуры каменного века Северной Азии и сопредельных территорий. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН. Т. 1. С. 34–41.
- Агаджанян А.К. 1999. Мелкие млекопитающие голоценовых отложений Денисовой пещеры // Проблемы археологии, этнографии и антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН. Т. 5. С. 226–231.
- Агаджанян А.К., Шуньков М.В. 1999. Остатки мелких млекопитающих из отложений палеолитической стоянки Ануй-3 (по сборам 1999 года) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН. Т. 5. С. 6–10.
- Агаджанян А.К., Шуньков М.В. 2001. Микротериологическая характеристика многослойного разреза палеолитической стоянки Усть-Каракол // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН. Т. 7. С. 37–42.

- Васильев С.К., Гребнев И.Е. 1994. Фауна млекопитающих голоцена Денисовой пещеры // Денисова пещера / Деревянко А.П., Молодин В.И. (ред.). Новосибирск: Наука. Ч. 1. С. 167–180.
- Громов В.И. 1932. Геология и фауна палеолитической стоянки Афонтова гора II // ТКПЧП. № 1. С. 145–184.
- Громов В.И. 1937. Фаунистический состав и геологические данные о палеолитической стоянке Мальта под г. Иркутском // Тр. Сов. секции Междунар. ассоц. по изуч. четвертич. периода (INQUA). Л. Вып. 1. С. 269–301.
- Громов В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР // Тр. ИГН АН СССР. Сер. геол. Вып. 64. № 17. С. 521 с.
- Громов И.М. Фауна позвоночных тарденуазской стоянки Мурзак-Коба в Крыму. // Материалы и исследования по археологии СССР. 1953. № 39. С. 459–462.
- Громов И.М. Верхнечетвертичные грызуны Самарской луки и условия захоронения и накопления их остатков. // Тр. ЗИН АН СССР. 1957. Т. 22. С. 112–150.
- Громов И.М. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма. // Тр. Комисс. по изуч. четверичного периода. 1961. Вып. XVII. 189 с.
- Громов И.М., Фоканов В.А. Об остатках позднечетвертичных грызунов из пещеры Кударо I // Кударские пещерные стоянки в Юго-Осетии. М.: Наука. 1980. С. 79–89.
- Деревянко А.П., Маркин С.В. 1992. Мустье Горного Алтая. Новосибирск: Наука. 225 с.
- Деревянко А.П., Шуньков М.В., Агаджанян А.К., Барышников Г.Ф., Малаева Е.М., Ульянов В.А., Кулик Н.А., Постнов А.В., Анойкин А.А. 2003. Природная среда и человек в палеолите Горного Алтая. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН. 448 с.
- Деревянко А.П., Шуньков М.В., Болиховская Н.С., Зыкин В.С., Зыкина В.С., Кулик Н.А., Ульянов В.А., Чиркин К.А. 2005. Стоянка раннего палеолита Карам на Алтае. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН.. 86 с.
- Жермонпре М. 1993. Предварительные результаты тафономии Денисовой пещеры (по материалам раскопок 1992 г.) // Altaica. № 2. С. 11–16.
- Ивлева Н.Г. 1990. Микротериологические материалы из пещер им. Окладникова и Денисова на Алтае // Комплексные исследования палеолитических объектов бассейна р. Ануй. Новосибирск: ИИФиФ СО АН СССР. С. 82–101.
- Майстер М. 1999. Необычайные приключения скелета № 11778 // GEO. № 6.С. 122-129.
- Оводов Н.Д., Ивлева Н.Г. 1986. Плейстоценовая териофауна Денисовой пещеры (Алтай) по материалам раскопок 1982–1984 гг. // Четвертичная геология и первобытная археология Южной Сибири. Улан-Удэ: Изд-во БФ СО АН СССР. Ч. 1. С. 88–90.
- Підопличко І. Гризуни та хижакі з раскопів у с. Журавці, Прилуцької округи // Антропологія. 1929. Т. 3. С. 133–147.
- Пидопличко И.Г. 1934. Нахождение смешанной тундровой и степной фауны в четвертичных отложениях Новгород-Северска // Природа. № 5. С. 80–82.
- Пидопличко И.Г. 1936. Фауна Гонцовской палеолитической стоянки // Природа. № 1. С. 113–116.
- Пидопличко И.Г. 1938. Фауна Ольвии (по раскопкам 1935–1937 гг.) // Природа. № 6. С. 113–116.
- Пидопличко И.Г. 1940. Палеолитическая стоянка Чулатов I // СА. № 5. С. 65–80.
- Росина В.В. 2003. Летучие мыши Северо-Западного Алтая // Териофауна России и сопредельных территорий. М.: Изд-во Териолог. об-ва. С. 296–297.
- Шуньков М.В., Агаджанян А.К. 2000. Палеогеография палеолита Денисовой пещеры // Археология, этнография и антропология Евразии. Т. 2, № 2. С. 2–19.
- Шуньков М.В., Агаджанян А.К. 2002. К вопросу о природном окружении палеолитической стоянки Усть-Каракол // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН. Т. 8. С. 207–211.
- Шуньков М.В., Агаджанян А.К. 2003. Проблема реконструкции среды обитания первобытного человека в Денисовой пещере // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН. Т. 9. Ч. 1. С. 236–240.
- Шуньков М.В., Агаджанян А.К. К биостратиграфии плейстоценовых отложений многослойной стоянки Ануй-3 // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН. 2004. Т. 10. Ч. 1. С. 168–173.

- Aguirre E., Carbonell, E. 2001. Early human expansions on Eurasia: The Atapuerca evidence // *Quaternary International*. 75. P. 11–8.
- Alba D.M., Moyá Solá S., Köhler M. 2001. Canine reduction in the Miocene hominoid *Oreopithecus bambolii*: behavioural and evolutionary implications // *J. Hum. Evol.* Vol. 40. P. 1–16.
- Asfaw B., Gilbert W.H., Beyene Y., Hart W.K., Renne P.R., WoldeGabriel G., Vrba E.S., White T.D. 2002. Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia // *Nature*. No. 416. P. 317–320.
- Bar-Yosef O., Goren-Inbar, N. 1993. The lithic assemblages of Ubeidiya. A lower palaeolithic site in the Jordan Valley. *Qedem 34*. Jerusalem: The Institute of Archaeology, The Hebrew University of Jerusalem. 266 p.
- Brunet M., Guy F., Pilbeam D., Mackaye H.T., Likius A., Aouunta D., Beauvilain A., Blondel C., Bocherens H., Boisserie J.-R., de Bonis L., Coppens Y., Dejax J., Denys Ch., Durringer Ph., Eisenmann V., Fanone G., Fronty P., Geraads D., Lehmann Th., Lihoreau F., Louchart A., Mahamat A., Merceron G., Mouchelin G., Otero O., Campomanes P.P., de Leon M.P., Rage J.-C., Sapanet M., Schuster M., Sudre J., Tassy P., Valentin X., Vignaud P., Viriot L., Zazzo A. et Zollikofer Ch. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa // *Nature*. Vol. 418. P. 152–155.
- Derevianko A.P. 2006. The Lower Paleolithic Small Tool Industry in Eurasia: Migration or Convergent Evolution? // *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*. No. 1. P. 2–32
- Derevianko A.P., Shunkov M.V. 2005. The Karama Lower Paleolithic Site in the Altai: Initial Results // *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*. No. 3. P. 52–69.
- Gabunia L., Vekua A., Lordkipanidze D. 2000. Taxonomy of the Dmanisi Crania // *Science*. Vol. 289. P. 55–56.
- Gibert J., Gibert Ll., Iglesias A., Maestro E. 1998. Two ‘Oldowan’ assemblages in the Plio-Pleistocene deposits of the Orce region, southeast Spain // *Antiquity*. No. 72. P. 17–25.
- Goren-Inbar N., Werker E., Feibel C. 2002. Acheulian site of Gesher Benot Ya’aqov, Israel. Oxford: Oxbow, 1. 120 p.
- Krivoshapkin A.I., Glantz M.M., Bence Viola, Chikisheva T., Wrinn P.J., Derevianko A.P., Islamov U., Seidler H. 2004. New hominid remains from the Obi-Rakhmat rock shelter, northwestern Uzbekistan: Insights into the makers of the Initial Upper Paleolithic of Central Asia // *Abstracts of 73 Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists*. P. 129.
- Köhler M., Moyá Solá S. 1997. Ape-like or hominid-like? The positional behaviour of *Oreopithecus bambolii* reconsidered // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 94. P. 11747–11750.
- Lumley H. de , Nioradze M., Barsky D., Cauche D., Celiberti V., Nioradze G., Notter O., Zvania D., Lordkipanidze D. 2005. Les industries lithiques préoldowayennes du début du Pléistocène inférieur du site de Dmanissi en Géorgie // *L’anthropologie*. No. 109. P. 1–182.
- Moyá Solá S., Köhler M., Rook L. 1999. Evidence of hominid-like precision grip capability in the hand of the Miocene ape *Oreopithecus* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 96. P. 313–317.
- Patou M. 1987. Les marmottes: animaux intrusifs ou gibiers des préhistoriques du Paleolithique // *Archaeozoologia*. No. 1. P. 93–107.
- Rightmire G.P., Lordkipanidze D., Vekua A. 2006. Anatomical descriptions, comparative studies and evolutionary significance of the hominin skulls from Dmanisi, Republic of Georgia // *J. of Human Evol.* No. 50. P. 115–141.
- Rodríguez X.P., Carbonell E., Ortega A.I. 2001. Historique des découvertes préhistoriques de la Sierra de Atapuerca (Burgos, Espagne) et perspectives du future // *L’Anthropologie*. Vol. (issue): 105 (1) P. 3–12.
- Senut B., Pickford M., Gommery D., Mein P., Cheboi K., Coppens Y. 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya) // *Comptes Rendus de l’Académie de Sciences*. Vol. 332. P. 137–144.
- Shpakova E.G. 2001. Paleolithic Human Dental Remains from Siberia // *Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*. No. 4. P. 64–76.
- White, T.D., Suwa G., Asfaw B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia // *Nature*. Vol. 371. N 6495. S. 306–333.
- Wood B. 2002. Palaeoanthropology: Hominid revelations from Chad // *Nature*. Vol. A 18. P. 133–135.

УДК 551.733

Стратиграфическая шкала силурийской системы: биостратиграфические маркеры и корреляционный потенциал границ подразделений

Т.Н. Корень

Всероссийский научно-исследовательский геологический институт, Санкт-Петербург
E-mail: tatjana_koren@vsegei.ru

В основу международной стратиграфической шкалы силура положена зональная последовательность граптолитов в британских разрезах. В последние годы в биостратиграфический каркас этой системы, значительно укрепив и расширив его корреляционный потенциал, вошли зоны, установленные по конодонтам, хитинозоа и позвоночным. Рассмотрены проблемы, связанные с ревизией глобальных ярусных границ силура и их корреляцией на территории России.

Ключевые слова: силур, биостратиграфия, зональность, ярусные границы, корреляционный потенциал.

Относительная стабильность стратиграфической классификации силура в значительной мере обусловлена широким распространением пелагических фаций открытого шельфа и континентального склона с относительно космополитной планктонной биотой, а также общими тенденциями эволюции седиментогенеза и бентосных экосистем в обширных эпиконтинентальных бассейнах. Кроме того, силур в его современных границах по сравнению с предшествующим и последующим периодами имеет значительно меньшую продолжительность (около 26–27 млн. лет).

Традиционно на протяжении большей части прошлого столетия роль стандарта стратиграфического расчленения, межрегиональной и глобальной корреляции силурийских отложений, в том числе и на территории России, выполняли британские серии и граптолитовые зоны (Cocks et al., 1971). Силур стал первой системой фанерозоя, на которой были апробированы вновь созданные при определении границы девона принципы стандартизации подразделений Международной стратиграфической шкалы (МСШ). К началу 80-х годов в результате работ Международной подкомиссии по стратиграфии силура (МПСС) под руководством Ч. Холланда почти все подразделения силура были определены точками глобальных стратотипов границ (ТГСГ) в разрезах его типовой площади в — Уэльсе и Уэлшбордерленде (рис. 1). Точка глобального стратотипа нижней границы силура была определена в разрезе Добс Линн Южной Шотландии, а стратотипический разрез основания верхнего подразделения силура — прижидоли был



Рис. 1. Схема местонахождений стратотипических разрезов границ глобальных подразделений силура в Великобритании: 1 — Добс-Линн, Южная Шотландия, стратотип границы ордовика-силура; 2 — Аэрон-Фарм, Уэльс, стратотип границы аэрона; 3 — Сефн Сериг, Уэльс, стратотип границы телича; 4 — Хагли-Брук, площадь Лландовери, стратотип границы венлока (шейнвуда); 5 — Витвелл-Коппис, площадь Лландовери, стратотип границы гомера; 6 — Питч-Коппис, площадь Лудлов, стратотип границы лудлова (горсти); 7 — Карьер Саннихилл, площадь Лудлов, стратотип границы лудфорда. Выходы силурийских отложений здесь и на рис. 2 показаны черным цветом.

выбран в Баррандиене (Bassett, 1985; Holland, Bassett, 1989; рис. 2). Современная МСШ включает серии и ярусы, между системой и сериями часто используются подразделения «нижний силур» и «верхний силур», которые, однако, не имеют собственной категории и не являются формально утвержденными. На территории России силур в общей стратиграфической шкале (ОСШ) официально имеет двухчленное деление на нижний и верхний отделы, тогда как четыре международных серии — лландоверийская, венлокская, лудловская и прждидольская имеют статус ярусов (Постановления МСК..., 1976, 2002). Соответственно, международные ярусы, выделенные в лландоверийской (3), венлокской (2) и лудловской (2) сериях, приняты в ОСШ в качестве подъярусов. Верхняя прждидольская серия МСШ или одноименный ярус ОСШ не имеют более дробного деления. Все стандартные подразделения силура были определены в стратотипических разрезах на уровнях, совпадающих или коррелируемых с биоzonальными граптолитовыми границами (рис. 3).



Рис. 2. Местонахождение стратотипического разреза нижней границы пржидольского яруса в Баррандиене (Чехия).

Общая стратиграфич. шкала (Постановления МСК..., 2002)				Geologic time scale, 2004			Возраст, млн. лет	Биостратиграфические маркеры границ
Сис-тема	От-дел	Ярус	Подъярус	Сис-тема	Серия	Ярус		
СИЛУРИЙСКАЯ	Верхний	Пржидольский			Пржидольская		418.7	
							421.3	
		Рудловский	Лудфордский	Лудловская	Лудфордский	422.9		
			Горстийский	Горстийский	428.2			
		Нижний	Венковский	Гомерский	Венковская	Гомерский	428.2	
	Шейнурский			Шейнурский	435.0			
	Пландерврийский		Телчский	Пландерврийская	Телчский	439.0		
			Азронский		Азронский	443.7		
			Руданский		Руданский			

Рис. 3. Соотношение Международной стратиграфической шкалы силура с Общей стратиграфической шкалой, принятой на территории России, и биостратиграфические маркеры границ подразделений.

Биостратиграфический каркас глобальных корреляций

После утверждения в 1985 г. МСШ успешно служит в качестве глобального стандарта межрегиональных и межконтинентальных корреляций силурийских отложений, что в значительной мере способствовало дальнейшим более детальным биостратиграфическим,

седиментологическим, геохимическим и палеогеографическим исследованиям. За эти годы во многих стратиграфических интервалах были детализированы региональные шкалы граптолитовых зон, пополнились данные по конодонтам, были созданы и постоянно уточняются зональные последовательности по хитинозоа, позвоночным и спорам. Специальной рабочей группой Международной подкомиссии по стратиграфии силура (МПСС) был создан интегрированный биостратиграфический каркас зонального расчленения по планктонным группам для корреляции отложений в широком фациальном спектре (Silurian Times, 1995). Основу этого каркаса составил обобщенный зональный граптолитовый стандарт, разработанный специально созданной рабочей группой (Koren' et al., 1996) для проведения координированных исследований по глобальной палеогеографии.

В связи с возросшими требованиями к точности корреляций на основании биозональных маркеров с помощью граптолитовых зон стали особенно очевидными трудности использования каких-либо конкретных региональных биозональных шкал в качестве стандарта широких корреляций. Основным критерием к дифференциации обобщенных зональных интервалов стала необходимость их надежного прослеживания в различных палеогеографических обстановках. Эти работы проводились на основе изучения закономерностей изменения динамики разнообразия граптолитов, выявления рубежей резких изменений состава комплексов путем сравнения региональных биозональных последовательностей в детально изученных разрезах Южной Шотландии, Баррандиена, Польской низменности, Арктической Канады, Тянь-Шаня и Южного Китая. Им предшествовали ревизия стратиграфических диапазонов диагностических таксонов и выявление достоверных уровней их первого появления и исчезновения в наиболее полных разрезах, представляющих различные обстановки седиментации. В качестве зональных границ, определяемых по первому появлению вида-индекса, были выбраны биогоризонты или событийные уровни в эволюции граптолитов, максимально широко распознаваемые по площади и увязанные с кривыми колебания уровня моря (Koren', 1987; Melchin et al., 1998, 2004; рис. 4). Объемы большинства подразделений определены интервалами разреза от первого появления зонального вида до появления вида-индекса следующей зоны. Достигнутая разрешающая способность стандартных подразделений составляет от 0,5 до 1 млн. лет (средняя продолжительность 0,83 млн. лет), что обеспечило корректность глобальных корреляций пелагических, склоновых и открыто шельфовых фаций с различной полнотой палеонтологической характеристики.

В биостратиграфический каркас силура вошли зональные последовательности по конодонтам, хитинозоа и позвоночным (рис. 4). Предложенная глобально распознаваемая обобщенная зональная последовательность по конодонтам на многих уровнях соотнесена со стандартной граптолитовой шкалой. Конодонтовые зоны и уровни существенно расширяют рамки глобальных корреляций за счет встречаемости этой группы фауны в широком фациальном спектре отложений. Силурийские конодонты по сравнению с ордовикскими в значительно меньшей степени провинциальны, хотя также имеются некоторые различия в составе одновозрастных мелководных и глубоководных ассоциаций. Первая конодонтовая зональная шкала, установленная в единой последовательности терригенно-карбонатных отложений Карнийских Альп с учетом данных по другим регионам (Walliser, 1964), во многом сохранила свое значение до настоящего времени. Она уточнялась и детализировалась в некоторых стратиграфических интервалах (низы лландовери, пограничные отложения лландовери-венлока, лудлов) по различным разрезам, включая силур Великобритании и Балтийского региона (Aldridge et al., 1993; Jeppsson et al., 1995). Выделение конодонтовых зон в обобщенной последовательности основано на

ОСНН Постановления МСК... 2002				Бионациональный стандарт по гранитолитам Koren' et al., 1996; Koren', Suyarkova, 2004	Биостратиграфические зоны Märs et al., 1995; Silurian Times, 1995; Vermeiers et al. in Eriksson, Calner, 2005;			Биотические события	
Система	Отдел	Ярус	Италярус		Конodontы	Хитинозоа	Позвоночные		
СИЛУРИЙСКАЯ	Верхний	Праجدольский	Италярус	<i>Integrigraptus trapezoidalis</i> - <i>Molodograptus boeckii</i>	U: <i>intachondro-</i> <i>Oulodon</i> <i>elegantis</i> <i>albertus</i>	<i>Argochitina</i> <i>superba</i>	<i>Caprotrocha</i> <i>truncata</i> <i>trifurcata</i> <i>Pezomachilus</i> <i>pauciflorus</i>	← <i>trapezoidalis</i> Г	
				<i>Neoscolopograptus</i> <i>schlotheimi</i> - <i>Neoscolopograptus brachikentis</i>	интерзона <i>Zieglerodus</i> <i>teutschkeiformis</i>	<i>Margachitina</i> <i>elegans</i>	<i>Nostolepis gracilis</i>		
				<i>Neoscolopograptus ultimus</i> - <i>Neoscolopograptus parafilmatus</i>		<i>Eurochitina</i> <i>kuusimaki</i>	<i>Tarionia</i> <i>scalpella</i>	← <i>spinosa</i> Г	
		Лудловский	Лудловский	Горельский	<i>Molodograptus</i> (<i>Formograptus</i>) <i>formosus</i> <i>Neoscolopograptus kazimirovici</i> <i>Pezomachilus postillensis</i>	" <i>Oulachitina</i> " <i>crassa</i>	<i>Eurochitina</i> <i>barrandei</i>		← <i>kazimirovici</i> Г
					интерзона "Oulachitina" <i>majori</i>		<i>Androlepis</i> <i>bedei</i>	← Лай К	
					<i>Pezomachilus sibiricus</i>	<i>Eurochitina</i> <i>schiljei</i>		← <i>schiljei</i> Г	
					<i>Androlepis leinwandloensis</i> <i>Saurograptus linearis</i>	<i>Androlepis</i> <i>pliocentris</i>	<i>Argochitina</i> <i>elongata</i>	<i>Phlebolepis</i> <i>elegans</i>	← <i>leinwandloensis</i> Г
		Нижний	Вендовский	Гомерский	<i>Lobograptus scoticus</i>	зона не выделена	<i>Argochitina</i> <i>elongata</i>	<i>Blechnograptus</i>	← Лима К
					<i>Neoschizograptus nitens</i> <i>Lobograptus pragensis</i>	<i>Kochella</i> <i>nitens</i>			
					<i>Colobograptus adoxus</i>	<i>Oulachitina</i> <i>adoxensis</i>	<i>Sphaerichitina</i> <i>hyoperoides</i>	<i>Paralagonia</i> <i>martensoni</i>	← <i>martensoni</i> К
	<i>Colobograptus deabell</i> - <i>Colobogr. praecelabellii</i> <i>Pezomachilus parvus</i> <i>Gothograptus nitens</i>				" <i>Oulachitina</i> " <i>sagitta</i> <i>sagitta</i>	<i>Conochitina</i> <i>pachycephala</i>	<i>Lagonella</i> <i>grossi</i>	← <i>grossi</i> Г	
	<i>Cyrtograptus laudgeri</i>				зона не выделена	<i>Cingulochitina</i> <i>cingulata</i>			
	Лландовернский		Телеский	Шеллмудский	<i>Cyrtograptus perneri</i> - <i>Cyrtograptus rigidus</i>	<i>Oz. sagitta</i> <i>rhombus</i> <i>Kochella</i> <i>patula</i>	<i>Margachitina</i> <i>margaretana</i>	<i>Lagonella</i> <i>atonia</i>	← <i>margaretana</i> Г
					<i>Molodograptus helophorus</i> - <i>Molodograptus riccartonensis</i>	интерзона <i>K. ramuliferus</i>			← <i>riccartonensis</i> К
					<i>Cyrtograptus marchionii</i>	<i>Pezomachilus</i> <i>anorthograptoides</i>	<i>Argochitina</i> <i>longicollis</i>		← <i>longworthi</i> Г
					<i>Cyrtograptus centrifugus</i> <i>Cyrtograptus imitatus</i> <i>Cyrtograptus lapworthi</i>				
					<i>Olliviers spiralis</i>	<i>Pezomachilus</i> <i>colloni</i>	<i>Eurochitina</i> <i>delioflorata</i>	<i>Lagonella</i> <i>zeonica</i> <i>Lagonella</i> <i>sibirica</i>	← <i>zeonica</i> Г К
	Лландовернский	Аронский	Рудловский	<i>Mioschisma</i> <i>cruciatum</i> - <i>Mioschisma</i> <i>griesmerensis</i>	<i>Pezomachilus</i> <i>tenax</i> - <i>Dicranodus</i> <i>sternograptoides</i>	<i>Conochitina</i> <i>alargata</i>		← <i>tenax</i> Г К	
				<i>Globograptus crispus</i>				← <i>crispus</i> Г	
				<i>Spirograptus horridulus</i> <i>Spirograptus guerickei</i>					
<i>Silurigraptus sudpwickii</i> <i>Litograptus convolutus</i> <i>Prithlograptus argenteus</i>									
<i>Demianites</i> <i>peruvianus</i> - <i>Demianites</i> <i>triangulatus</i>					<i>Sphaerichitina</i> <i>aberrans</i>				
<i>Ceratograptus cyphus</i>				<i>Dicranodus</i> <i>kentuckyensis</i>	<i>Eurochitina</i> <i>electa</i>	<i>Pezomachilus</i> <i>crassa</i>			
<i>Ceratograptus veniculosus</i> <i>Parahellograptus acuminatus</i>				<i>Oulodon</i> " <i>trabaxi</i>	<i>Sphaerichitina</i> <i>fragilis</i>	зона не выделена			

Рис. 4. Общая стратиграфическая шкала силура, биостратиграфические зоны и биотические события.

широко распознаваемых биостратиграфических событийных уровнях. Значительно более детальная последовательность региональных конодонтовых зон верхов теллича-низов горсти создана на основе изучения классических разрезов карбонатного силура на о. Готланд (Eriksson, Calner, 2005). В некоторых интервалах она увязана с граптолитовыми зонами и уровнями, а также с кривыми изменения соотношений изотопов ^{13}C и ^{18}O ; ею датированы распознанные в разрезах событийные интервалы. Изучены три основных события вымирания конодонтов (рис.4): в конце лландовери-начале венлока (событие Иревикен), раннем гомере (событие Мульде) и середине лудфорда (событие Лау) (Jeppsson, 1998). Совпадающие с ними кривые изменения стабильных изотопов углерода и кислорода предполагают связь этих событий с изменениями климата.

Детальными биостратиграфическими исследованиями в ряде регионов подтвержден высокий корреляционный потенциал хитинозоа — фитопланктонных микрофоссилий, ранее практически не изученных в силурийских разрезах. Созданная в последние годы зональная последовательность по этой группе (Silurian Times, 1995; Verniers et al., 1995; Verniers, 2006, письменное сообщение) включает подразделения, определяемые первым появлением вида-индекса со сравнительно коротким интервалом распространения и известным на площади, по крайней мере, двух основных силурийских палеоконтинентов (рис. 4). Глобальные биоэкологические уровни по хитинозоа определены по хорошо таксономически обоснованным видам. Надежность биостратиграфических маркеров в значительной мере определяется тем, что их последовательность изучена в разрезах глобальных стратотипов границ хирнанта-лландовери (Южная Шотландия), лландовери-венлока (Шропшир), верхов лудлова-низов пржидоли (Баррандиен) (Verniers, 1999; De Permentier, Verniers, 2002; Mullins, Loydell, 2001; Verniers et al., 2003; Eriksson, Calner, 2005); . Корреляция зон по граптолитам и хитинозоа была уточнена при детальном опробовании пограничных отложений ордовика-силура по скважинам Южной Швеции (Eriksson, Calner, 2005). Новые данные по биостратиграфическому сопоставлению уровней с конодонтами и хитинозоа были получены при детальном изучении классических разрезов силура о. Готланд (Eriksson, Calner, 2005).

Остатки силурийских позвоночных, приуроченные к широкому фациальному спектру отложений от крайнего мелководья до гемипелагических склоновых зон, позволяют использовать эту группу для зонального расчленения и корреляции (Silurian Times, 1995; Märss et al., 1995). Они впервые появляются в лландовери, но их многочисленные остатки приурочены к верхнему силуру, начиная с верхнего лудлова. Более детальные биоэкологические подразделения выделены в верхнем силуре, некоторые из них сопоставлены с биостратиграфическими зонами по граптолитам (рис. 4). Устойчивая последовательность появления многих видов телодонтов, изученная в стратотипической местности силура, подтверждена также исследованиями по конодонтам (Märss, Miller, 2004).

В шельфовых и склоновых фациях силура известны находки силурийских акритарх, позволяющих выявить датированные уровни, совпадающие с граптолитовыми маркерами (Eriksson, Calner, 2005). В начале силура (ранний руддан) ассоциации фитопланктона имеют исключительно низкое таксономическое разнообразие, которое возрастает к концу руддана и достигает максимума в среднем эроне. Значительно более высокое разнообразие акритарх на видовом уровне характерно для теллича. Наиболее яркое событие вымирания и последующего восстановления родового разнообразия приурочено к событию Иревикен, вблизи границы лландовери и венлока. В связи с частыми климатическими колебаниями разнообразие акритарх незначительное в позднем шейнвуде, гомере и горсти. В целом, в течение позднего силура ассоциации фитопланктона имеют низкое родовое и умеренное видовое разнообразие.

Одним из достижений последних лет являются детальные сборы, монографическое и биостратиграфическое изучение сколекодонтов, многочисленных в шельфовых фациях верхнего лландовери-верхнего лудлова Балтоскандии и в особенности о. Готланд, (Eriksson, Calner, 2005). Их нахождение в слоях, сформированных в различных фациальных обстановках, может быть использовано для решения проблем корреляции глубоководных граптолитовых и мелководных конодонтовых фаций. Последовательность полихетовых фаун, прослеженная в силуре о. Готланд, свидетельствует о том, что эта группа имеет несомненный биостратиграфический потенциал, хотя по ним пока еще не разработана зональность.

Проблемы ревизии нижних границ ярусов

Детальные исследования по биостратиграфическому расчленению и корреляции, проведенные в основных регионах развития силурийских отложений на основе стандартизированной МСШ в течение 20 лет после ее утверждения, показали недостатки ряда выбранных стратотипов и неточности биостратиграфического определения некоторых ярусных границ. Прежде всего, это был первый опыт стандартизации шкалы геологической системы фанерозоя в соответствии с новыми требованиями. В связи с многолетней основополагающей ролью британского силура, как исходного для международных корреляций, МПСС стремилась утвердить стратотипы британских серий и их подразделений в типовых площадях. При этом основная роль в биостратиграфической маркировке ярусных границ была отведена граптолитам. Однако граптолитовые фации развиты в основном на северо-западе Великобритании (Озерный район, Хаугилл-Феллз), в южной и центральной частях Южной Шотландии, Северном Уэльсе (см. рис. 1). В типовых площадях серий (Уэльс, Уэлшбордерлэнд, площадь Лудлов) они обнажаются среди терригенных шельфовых, часто флишоидных толщ лландовери или терригенно-карбонатных комплексов венлока и лудлова, редко слагая протяженные непрерывные разрезы. С этим связаны фрагментарность находок граптолитов и трудности в определении не только первых уровней появления диагностических видов, но и их диапазонов. Недостатки британских стратотипических разрезов стали особенно очевидными в последние десятилетия в связи с детальным биостратиграфическим расчленением сланцевых толщ с граптолитами, достигнутым за пределами Великобритании — в Баррандиене, Польской низменности, Балтоскандии, в ряде регионов России и бывшего СССР, в Арктической Канаде и Южном Китае.

В связи с необходимостью уточнения корреляции и сохранения стабильности стандартной шкалы силура в конце 1990-х гг. МПСС начала ревизионные биостратиграфические и таксономические исследования по интервалам вблизи наименее благополучных границ. Были созданы специальные рабочие группы по двум наиболее проблематичным границам: основанию силура, или лландоверийского яруса, и нижней границе венлокского яруса. Рабочая группа по лландоверийской границе включала членов подкомиссии по стратиграфии ордовика и силура. Велась активная дискуссия на специально созданных интернет-сайтах. Результаты ревизии глобальных стратотипических разрезов и биостратиграфического определения ТГСГ детально обсуждались на заседании МПСС во время полевых сессий в Австралии, (2000) г. и на о. Готланд, (2005) г. (рис.5).

Точка глобального стратотипа границы (ТГСГ) лландоверийского яруса и, соответственно, силурийской системы была определена в 1,6 м выше основания сланцев Биркхилл в разрезе Линн – Брак – Тренч в Добс-Линн, Южная Шотландия (Cocks et al., 1984; см. рис. 1). Считалось, что этот уровень совпадает с границей зоны *Parakidograptus*



Рис. 5. Участники полевой сессии Международной подкомиссии по силурийской системе на о-ве Готланд (Швеция) в августе 2005 г.

acuminatus, которая в данном разрезе была проведена по первому появлению *P. acuminatus* s.l. и *Akidograptus ascensus* (Williams, 1983). Факт одновременного появления двух указанных таксонов противоречил данным, известным по детально изученным разрезам Баррандиена, Балтоскандии, Северо-Востока России и Южного Китая, где выделялись две последовательные зоны *A. ascensus* и *P. acuminatus*. После дополнительного опробования разреза Линн Брак Тренч и ревизии таксономии граптолитов Г. Вильямсом и М. Мельчином было выявлено, что ТГСГ соответствует первому появлению *P. praematurus* и *A. ascensus*, а *P. acuminatus* s.s. появляется в 1, 6 м выше уровня границы (Melchin, Williams, 2000). Таким образом, выше зоны *Persculptograptus persculptus* в разрезе Линн – Брак – Тренч удалось выделить две последовательные зоны *A. ascensus* и *P. acuminatus*, надежно коррелируемые в глобальных ареалах. После окончательного обсуждения и последующего голосования было решено сохранить шотландский разрез в качестве стратотипа глобальной границы ордовика и силура, но биоzonальным маркером считать уровень первого появления *A. ascensus* (см. рис. 3). Было признано, что стратотипический разрез отвечает необходимым требованиям непрерывности седиментологической и биостратиграфической последовательности, представлен благоприятными для корреляции фациями и имеет потенциальные возможности для дальнейших изотопно-геохимических исследований.

Нижняя граница венлокского яруса и, соответственно, шейнвудского подъяруса МСШ была определена в основании свиты Билдвоз в разрезе Хагли – Брук Уэлшбордерленда (Bassett et al., 1975). При определении уровень границы в стратотипе рассматривался соответствующим подошве граптолитовой зоны *Surtograptus centrifugus*, хотя граптолиты не были найдены в пограничном интервале данного разреза (Martinsson et al., 1981; Holland, Bassett, 1989). Считалось, что ТГСГ находится в пределах конодонтовой зоны

Pterospathodus amorphognathoides, а именно: между основанием зоны 5 по акритархам и последними находками *P. amorphognathoides* (Mabillard, Aldridge, 1985). Позднее на основании корреляции по конодонтам и хитинозоа были высказаны предположения о том, что граница может соответствовать и подошве более низкой зоны *Cyrtograptus insectus* (Jeppsson, 1997; Mullins, 2000). Такая неопределенность в биостратиграфическом обосновании границы требовала проведения ее дополнительного изучения. В 2002 г. МПСС обратилась в Международную комиссию по стратиграфии и получила одобрение на проведение ревизии стратотипического разреза и биостратиграфического обоснования выбранной ТГСГ. Была создана рабочая группа по границе лландовери и венлока под руководством Д. Лойделла (Великобритания), которая в течение трех последних лет проводила полевые исследования по пограничному интервалу в типовой площади и таксономические ревизии по ключевым видам граптолитов, конодонтот и хитинозоа в пограничном интервале. Было изучено шесть дополнительных разрезов на той же площади, но ни один из них не оказался лучше стратотипа Хагли Брук. Два дополнительных разреза, обнаруженных в Уэльсе, могли бы оказаться благоприятными, но для их изучения требуется не менее двух лет, что не отвечает планам МПСС представить утвержденную шкалу силура вместе с другими системами фанерозоя к 33-й сессии МГК в Осло в 2008 г.

Согласно полученным новым данным, ТГСГ венлока в разрезе Хагли Брук находится в средней части конодонтовой зоны *Pseudooneotodus bicornis* (Brett, Baird, 1997; Jeppsson, 1998) и верхней части зоны *Margachitina margaritana* (хитинозоа) (Mullins, Aldridge, 2004). В граптолитовой последовательности этот уровень скорее всего отвечает подошве или базальным слоям зоны *C. purchisoni*. Помимо типовой площади Уэльса были также проведены детальные исследования пограничного лландоверийского интервала в разрезах Баррандиена, рассматривались в качестве возможного стратотипа разрезы Канадской Арктики и Китая. Однако оказалось, что все они имеют определенные недостатки, не позволяющие использовать их в качестве нового стратотипа границы. На полевой сессии МПСС на о. Готланд обсуждались два предложения по решению проблемы границы лландовери и венлока: либо сохранить стратотипический разрез, но изменить граптолитовый маркер на датированный конодонтами уровень; в этом случае есть возможность его корреляции по хитинозоа с уровнем вблизи подошвы зоны *C. purchisoni*; сохранить биостратиграфический уровень в подошве зоны *C. centrifugus*, но найти другой стратотипический разрез за пределами Великобритании.

В целях стабильности шкалы было предложено сохранить ТГСГ подошвы венлокского яруса в подошве свиты Билдвоз в разрезе Хагли – Брук, изменив определение биостратиграфического уровня. Последний требует дальнейшего изучения, но по имеющимся данным он соответствует датированному уровню 2 события Иревикен (рис. 6). Предстоит в ближайшее время выбрать новый биостратиграфический маркер этой границы по первому появлению диагностического вида конодонтот, после чего должно быть проведено официальное голосование членов МПСС по этой проблеме.

Имеются также некоторые неточности биостратиграфической датировки границы лудловской серии и соответственно горстийского яруса в стратотипическом разрезе в карьере Питч Коппис на площади Лудлов (см. рис. 1, 3). ТГСГ выбрана в подошве элтонской свиты, залегающей непосредственно выше кровли свиты известняков Мач – Уэнлок. По находкам граптолитов *Neodiversograptus nilssoni* и *Saetograptus varians* в низах элтонской свиты этот уровень сопоставлен с подошвой зоны *N. nilssoni*. Однако отсутствие граптолитов в других частях горстийско-гомерского интервала в типовой площади делает неопределенной корреляцию ТГСГ с этой граптолитовой зоной. Отсутствуют также диагностич-

серия	Конодонты		Хитинозоа	Граптолиты	Океанич. событие	Датированные уровни
Венлок	<i>Ps. bicornis</i>	верхняя подзона	Верхняя часть зоны	<i>C. murchisoni</i>	Ирвикен	2
Лландовери		нижняя подзона		<i>M. margaritana</i>		
	<i>P. amorphognathoides</i>			<i>C. insectus</i>		1
				<i>C. lapworthi</i>		

Рис. 6. Современное состояние биостратиграфической корреляции пограничных отложения лландовери и венлока и положение ярусной границы по результатам ревизии стратотипического разреза и биоэонального маркера рабочей группой Международной подкомиссии по стратиграфии силура (о. Готланд, 2005).

ные маркеры по брахиоподам или конодонтам (Holland, Bassett, 1989), которые способствовали бы уточнению биостратиграфического обоснования границы лудлова.

Недостатком стратотипического разреза основания пржидоли в местности Пожары, вблизи Праги в Баррандиене (см. рис. 2, 3), является отсутствие граптолитов в слоях ниже уровня первого появления зонального вида *Neocolonograptus parulimus*. В качестве дополнительного биостратиграфического маркера в типовой площади используется подошва зоны *Fungochitina kosoviensis* по хитинозоа, приблизительно совпадающая с этим уровнем (Melchin et al., 2004).

Проблемы границ внутренних подразделений силурийских серий (ярусов)

Имеются также проблемы с глобальной корреляцией основания аэронского и теличского ярусов (подъярусов) лландовери. Это во многом объясняется бедной и часто фрагментарной граптолитовой характеристикой разрезов типовой площади Лландовери, где были выбраны ТГСГ подразделений лландоверийской серии.

При определении ТГСГ основания аэрона по находкам *Monograptus austerus sequens* непосредственно выше границы предполагалось ее соответствие уровню подошвы зоны *Demirastrites triangulatus* (см. рис. 3). Это единственный уровень с граптолитами в стратотипическом разрезе. Однако *M. austerus sequens* известен только из одного местонахождения в Уэльсе, в котором он появляется достаточно высоко в пределах зоны *D. triangulatus*. Таким образом, можно утверждать, что граница находится где-то между слоями, датированными зонами *Coronograptus cyphus* и *D. triangulatus* (Melchin et al., 2004).

Граница телича выбрана в 31 м ниже кровли свиты Вормвуд в стратотипе, расположенном в карьере у фермы Пен-лан-телич (Holland, Bassett, 1989). В этом разрезе она

маркирована последними находками *Eocelia intermedia* и первыми находками *E. curtis* (Bassett, 1985). Поскольку граптолиты в этом разрезе не были найдены, то этот уровень рассматривался соответствующим подошве зоны *Spirograptus turriculatus* на основании находок единственного определяемого граптолита *Paradiversograptus runcinatus* выше установленной границы вблизи стратотипического разреза. Необходимо отметить, что в других разрезах Уэльса этот вид известен уже в верхнем аэроне, хотя многочислен в нижней части зоны *Spirograptus guerichi*. Существенно снижает ценность датировки границы телича по брахиоподам тот факт, что в других разрезах Великобритании последние находки *Eocelia intermedia* документированы в верхней части нижележащей зоны *sedgwickii*, а не в зоне *Sp. guerichi* (Loydell, 1991). Таким образом, установленная в стратотипе граница телича может соответствовать верхам зоны *Sp. guerichi* (см. рис. 3).

Нижняя граница гомерского подъяруса венлока определена в пачке Эйпдейл свиты Коалбрукдейл в разрезе Витвелл – Коппис, где она совпадает с первым появлением граптолитовой фауны, включающей *Cyrtograptus lundgreni* (см. рис. 3). Подстилающие слои содержат граптолитов зоны *Cyrtograptus ellesae*. Хотя зональные комплексы смежных зон четко различаются между собой, в одном из разрезов Уэльса первое появление *C. lundgreni* было отмечено в верхней части зоны *C. ellesae*. Поэтому вполне возможно, что уровень подошвы гомера в стратотипическом разрезе окажется соответствующим нижней части, а не основанию, зоны *C. lundgreni*.

Можно также считать проблематичным биостратиграфическое обоснование подошвы лудфордского подъяруса лудлова по границе граптолитовой зоны *Saetograptus leintwardinensis* (см. рис. 3). ТГСГ определена на уровне границы верхнебриджвудской и нижнелейнтвердинской свит в карьере Саннихилл на площади Лудлов (Holland, Bassett, 1989; см. рис. 1, 3). Пограничные отложения горсти-лудфорда в этом разрезе не имеют граптолитовой характеристики (Cocks et al., 1984; Bassett, 1985; Holland, Bassett, 1989). *S. leintwardinensis* встречен в базальных нижнелейнтвердиновых слоях за пределами стратотипического разреза. Поэтому утверждение о том, что ТГСГ совпадает с подошвой зоны *S. leintwardinensis* основано на результатах латеральной корреляции. В подстилающих верхнебриджвудских слоях нет граптолитов, хотя в других разрезах на площади Лудлов известно, что нижнебриджвудская свита содержит граптолитов, соответствующих зоне *Pristiograptus tumescens* – *Saetograptus incipiens*. Биостратиграфический уровень границы маркируется исчезновением большого числа таксонов брахиопод и изменением их количественных соотношений. Нет каких-либо отчетливых изменений конодонтовых ассоциаций, но значительно меняются комплексы спор вблизи границы формаций (Melchin et al., 2004).

Несмотря на отмеченные недостатки многих из утвержденных к 1985 г. границ подразделений МСШ силура, серьезная ревизия в последние годы коснулась лишь подошвы лландовери и основания венлока. На полевой сессии МПСС на о. Готланд в 2005 г. на обсуждение был поставлен вопрос о проведении в ближайшее время ревизии границ остальных общих подразделений силура. Однако в целях сохранения стабильности шкалы до 33-й сессии МГК было принято решение не вносить каких-либо изменений в определение стратотипов и биоэональных маркеров других границ МСШ силура, требующих специальных исследований.

Распознавание и корреляция границ общих подразделений силура на территории России

С наибольшей точностью границы силурийской системы, ее ярусов и подъярусов распознаются по граптолитам в пелагических и гемипелагических отложениях раз-

личных регионов России. Наиболее широко распространены черносланцевые толщи с граптолитами лландовери, слагающие трансгрессивные последовательности восточного и северо-восточного обрамления Восточно-Европейской платформы (Лемвинско-Сакмарская зона Урала), островов Российской Арктики, северного и южного обрамления Сибирской платформы и Колымо-Омолонского региона. С различной степенью детальности региональные зональные схемы разработаны на Северном Кавказе, Урале, Новой Земле, Таймыре, о. Котельный, в Горном Алтае и Колымо-Омолонском регионе. В последние годы новые биостратиграфические данные получены по скважинам Калининградской области.

Венлокские отложения с граптолитами занимают значительно меньшие площади по сравнению с лландоверийскими, и последовательные разрезы в протяженных стратиграфических интервалах почти не известны. Исключение составляют Новая Земля, Таймыр и Южный Урал, где установлены фрагменты зональной последовательности венлока. Достаточно полная венлокская последовательность недавно изучена по материалам скважин Калининградской области (Koren et al., 2005).

Горстийские и нижелудфордские граптолитовые комплексы, включающие кукуллограптовую и сэтограптовую фауны, известны в разрезах Калининградской области, Сакмаро-Лемвинской зоны Урала, Пай-Хоя, Новой Земли и Таймыра. Они дают надежные реперы межрегиональной корреляции нижних границ подъярусов лудлова. Значительно менее распространены средне- и позднелудфордские граптолиты, и вмещающие их непрерывные разрезы, чрезвычайно редки. Лудфорд представляет собой трудный интервал для прослеживания стандартных зон по граптолитам. Наиболее полная лудфордская последовательность изучена по разрезам курсалинской свиты на северных склонах Алайского хребта (Koren; Suyarkova, 2004). Именно эта последовательность положена в основу стандартной граптолитовой зональности верхнего лудлова — низов пржидоли (см. рис. 4).

Пржидольские граптолитовые комплексы наиболее детально изучены на разрезах токауского горизонта Прибалхашья, Казахстана и в Южном Тянь-Шане (Корень, 1986; Koren; Suyarkova, 1997). На территории России на отдельных стратиграфических уровнях в единичных местонахождениях известны позднепржидольские граптолиты, позволяющие уверенно распознавать на Пай-Хое и Полярном Урале границу силура и девона.

Силурийские конодонты в разрезах на территории России изучены слабо. Их находки известны лишь на некоторых стратиграфических уровнях в лландоверийских и венлокских отложениях отдельных регионов (Урал, Северная Земля, о. Котельный, Сибирская платформа, Северо-Восток России) (Мянник, 1999). Ни в одном из этих регионов непрерывная последовательность зональных подразделений по этой группе пока не разработана. До настоящего времени силурийские разрезы России не были опробованы на хитинозоа, что является большим пробелом в биостратиграфических исследованиях по этому стратиграфическому интервалу.

Для биозонального расчленения карбонатных шельфовых фаций широко используются брахиоподы, остракоды, в меньшей степени кораллы и криноидеи.

Биостратиграфические подразделения по брахиоподам и остракодам выделены в разрезах Восточно – Европейской платформы, западного и восточного склонов Урала, Арктических островов, Сибирской платформы и ее обрамления. Границы биостратиграфических подразделений по бентосным группами обычно проводятся по смене комплексов, характеризующих смежные толщи, и отражают в большей степени фациальные, чем эволюционные изменения. По критериям определения границ эти подразделения являются комплексными зонами, зонами совместного распространения таксонов, реже — зона-

ми распространения или частичного распространения видов-индексов. Они необходимы для внутрибассейновых межфациальных корреляций. Некоторые подразделения или маркированные уровни дают возможность более широких межрегиональных корреляций отложений, сформировавшихся в сходных фациальных обстановках. Обычно разрешающая способность корреляций по этим группам достигает уровня подъяруса или регионального горизонта, реже выделяются более дробные единицы. Сделаны также попытки выделения маркирующих уровней по смене видов брахиопод в филогенетической последовательности (Cocks et al., 1984). Например, выделенные в лландовери Уэльса уровни смены видов родов *Stricklandia* и *Eocoelia* распознаются и на Сибирской платформе. Для биостратиграфического расчленения верхнего силура Арктических островов и западного склона Урала использованы рубежи эволюционного развития представителей семейства Atyrididae (Модзалевская, 1985). Зональные остракодовые ассоциации на некоторых стратиграфических уровнях (руддан и телич Сибири, лудлов-пржидоли европейских регионов) датированы граптолитами, реже конодонтами, что повышает пространственную и хронологическую ценность межрегиональных корреляций.

Заключение

Большое значение для уточнения и обоснования границ биостратиграфических зон, подъярусов и ярусов имели активные международные исследования по динамике биоразнообразия и изучению биологических событий. Распознавание причинно-следственных связей событий и соответственно интеграция биотических (граптолиты, конодонты) и абиотических параметров сделали определение и корреляцию границ руддана, шейнвуда, гомера, горсти, лудфорда и пржидоли более обоснованными (Kogen', 1987; Walliser, 1995; Melchin et al., 1998; Jeppsson, 1998). Существенно возросла роль седиментологических и геохимических исследований в пределах палеоконтинентов и палеобассейнов. Это привело к детальному изучению эвстатических изменений, построению кривых глобальных колебаний уровня моря и созданию палеогеографических реконструкций. Большое стимулирующее значение в исследованиях по этому направлению имели симпозиум и полевая сессия МПСС в Рочестере, США, в 1996 г. Изучение связи динамической стратиграфии с атмосферными, океаническими и тектоническими изменениями привело к более обоснованному выделению циклов силурийского седиментогенеза (Landing, Johnson, 1998, 2003). По уточненным данным в раннем силуре прослежено пять крупных и один менее значительный уровень высокого стояния моря, в позднем силуре — три крупных уровня высокого стояния уровня моря. Приблизительная амплитуда изменения уровня моря колеблется от 30 до 70 м. Две из показанных на рис. 7 кривых уровня моря основаны на кабанатных шельфовых фациях (Ross, Ross, 1996; Landing, Johnson, 1998), третья — на сланцевых глубоководных толщах (Loydell, 1998). Их некоторое расхождение скорее всего связано с неточностями корреляции двух типов магнофаций. В раннем силуре предполагается три эпизода оледенения (Johnson, 1996; Eriksson, Calner, 2005).

По разрезам силура практически на всех континентах проведены или проводятся детальные геохимические исследования с целью изучения соотношений изотопов кислорода, углерода и стронция. Особенно интересные результаты получены по пограничным отложениям ордовика и силура в Балтоскандии, Чехии, США (Невада) и Китае. Интерес к этому направлению исследований был отчетливо продемонстрирован на полевой сессии МПСС на о. Готланд в 2005 г. В многочисленных презентациях по хеомстратиграфии (приблизительно четверть всех докладов) была показана возможность использо-

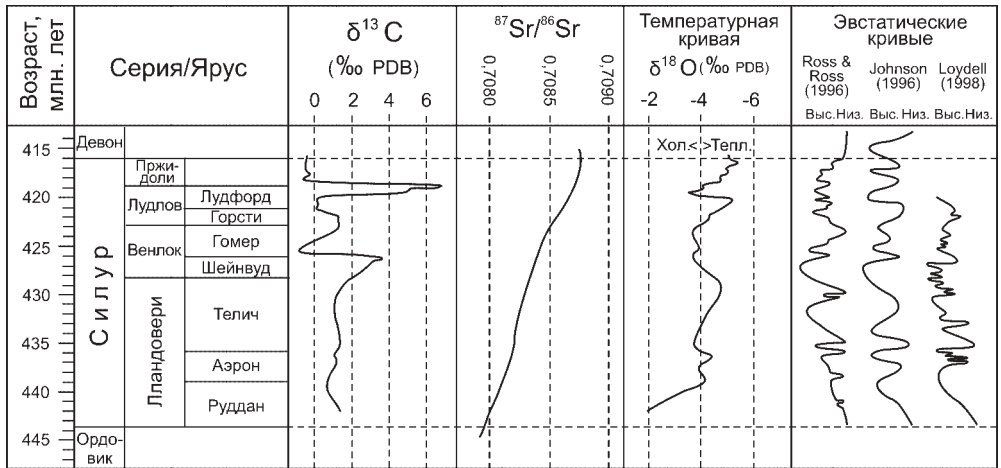


Рис. 7. Кривые, показывающие соотношение стабильных изотопов и колебания уровня моря для силурийского периода (Melchin et al., 2004).

вания позитивных изменений в соотношениях изотопов ^{13}C для корреляции венлокских отложений Невады, Оклахомы, Айовы, Теннесси, Огайо, Невады, Нью-Йорка в пределах палеоконтинента Лаврентия (Eriksson, Calner, 2005). Особенно это касается интервала событий *lapworthi*, *Ireviken* и *murchisoni* в пограничных слоях лландовери-венлока. Проведенные исследования привели к ревизии стратиграфии силура Аппалачского бассейна и межконтинентальной корреляции. По разрезам Балтоскандии установлены четыре пика изменения соотношения изотопов ^{13}C , увязанные с граптолитовыми зонами *D. triangulatus*, *M. riccartonensis*, *Col. ludensis*, *Ncl. kozlowskii*, которые используются для датировки отложений и корреляции разрезов (Eriksson, Calner, 2005). Значительные аномалии в содержании изотопов ^{13}C обнаружены в пограничных разрезах венлока и лудлова (события *Мульде* и *lundgreni*) Балтоскандии и запада Восточно – Европейской платформы. В силуре Арктической Канаде проведены хемостратиграфические исследования по разрезам руддана-нижнего телича (Eriksson, Calner, 2005). Полученные здесь кривые изотопов ^{13}C обнаруживают большое сходство с установленными в глобальном масштабе. Позитивные пики (нижний и верхний аэрон) соответствуют низкому стоянию уровня моря, событиям вымирания фауны, изменениям глобальной продуктивности и климата, эпохам рифообразования и интервалам отсутствия рифовых построек (верхний руддан, нижний аэрон и верхний телич). Детальные исследования на о. Готланд показали, по крайней мере, пять позитивных пиков соотношения изотопов ^{13}C , которые распознаются в глобальном масштабе (Eriksson, Calner, 2005). Геохимическое опробование верхнесилурийских разрезов в интервале событий *Лау* и *podoliensis* (лудфорд) было проведено в Пражском бассейне. Позитивный пик обнаружен в зоне *kozlowskii* (= *podoliensis*) и верхах зоны *siluricus* (Eriksson, Calner, 2005).

Многие из опубликованных в последние годы кривых изменений соотношений изотопов ^{18}O показывают сходную тенденцию незначительного уменьшения этих соотношения в течение силурийского периода (рис.7), как результат возможного глобального потепления климата (Melchin et al., 2004). Отчетливо прослеживаются позитивные пики в раннем и позднем аэроне и раннем венлоке, что связывается с эпизодами оледенения, следы которого найдены в Южной Америке (Landing, Johnson, 1998). Обнаруженные позитивные пики в позднем гомере и лудфорде соответствуют регрессиям, но без каких-

либо следов оледенения. Большинство данных, однако, известно только по разрезам Балтоскандии, поэтому рано говорить о глобальных трендах.

На 2006–2008 гг. МПСС планирует постановку проекта «Интегрированная силурийская стратиграфия», в котором основное внимание будет уделено интенсификации комплексных исследований. Предполагается, что эти исследования по проекту будут основываться на уточненных зональных схемах по различным группам ископаемых остатков, на секвенс- и циклостратиграфических построениях с учетом кривых изменений стабильных изотопов. Будут продолжены работы по изучению закономерностей изменения силурийской биоты с широким использованием всех групп в избранных непродолжительных стратиграфических интервалах, созданию палеогеографического атласа по палеоконтинентам и террейнам и составлению корреляционных схем силурийских отложений для крупных регионов.

Литература

- Корень Т.Н. 1986. Граптолиты // Токрауский горизонт верхнего силура. Серия Балхашский сегмент. Ред. И.Ф. Никитин, С.М. Бандалетов. Алма-Ата: Наука. С. 86–138.
- Модзалевская Т.Л. 1985. Брахиоподы силура и раннего девона европейской части СССР. М.: Наука. 129 с.
- Мянник П. 1999. Конодонты ордовика и силура // Стратиграфия силура и девона архипелага Северная Земля. Ред.: Р.Г. Матухин, В.Вл. Меннер. Новосибирск: СНИИГГиМС. С. 110–119.
- Постановления МСК и его постоянных комиссий 1976. Ред.: Б.С. Соколов, В.Н. Верещагин. Л.: ВСЕГЕИ. Вып. 16. 88 с.
- Постановления МСК и его постоянных комиссий 2002./ А.И. Жамойда (ред.). СПб: ВСЕГЕИ. Вып. 33. 55 с.
- Aldridge R.J., Jeppsson, L., Dorning K.J. 1993. Early Silurian oceanic episodes and events // J. Geol. Soc. London. Vol. 150. P. 501–513.
- Bassett M.G. 1985. Towards a «Common Language» in stratigraphy // Episodes. No.8. P. 87–92.
- Bassett M.G., Cocks L.R.M., Holland C.H., Warren P.T. 1975. The type Wenlock Series // Inst. Geol. Sci. (London). Rep. No. 75/13. 19 p.
- Brett C., Baird G.C. (eds). 1997. Palaeontological events: Stratigraphic, ecological and evolutionary implications. N. Y. Columbia Univ. press. P. 92–451.
- Cocks L.R.M., Holland C.H., Rickards R.B., Strachan I. 1971. A correlation of Silurian rocks in the British Isles // J. Geol. Soc. London. Vol. 127. P. 103–136.
- Cocks L.R.M., Woodcock N.H., Rickards R.B. et al. 1984. The Llandovery Series of the type area // Bull. Brit. Mus. Nat. History (Geol.). Vol. 38. P. 131–182.
- De Permentier J., Verniers J. 2002. Chitinozoans from the global stratigraphical sections and points (GSSR) of the bases of the Aeronian and the Telichian (Llandovery) in Wales, UK // Abstr. Intern. C.I.M.P. Sympos. «Palaeozoic Palynology in the third Millenium». Lille. P. 16.
- Eriksson M.E., Calner M. (eds.). 2005. The Dynamic Silurian Earth // Field guide and Abstr. Subcomm. Silurian Stratigr. Field Meeting. 99 p.
- Geologic time scale 2004. / F.M. Gradstein, J.G. Ogg, A.G. Smith et. al. Cambridge Univ. Press. 500 p.
- Holland C.H., Bassett M.G. (eds.). 1989. A global standard for the Silurian System // Nat. Mus. Wales. Geol. Ser. (Cardiff). No. 9. 325 p.
- Jeppsson L. 1997. A new latest Telichian, Sheinwoodian and Early Homerian (Early Silurian) standard conodont zonation // Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Earth Sci. Vol. 88. P. 91–114.
- Jeppsson L. 1998. Silurian oceanic events: summery of general characteristics // E. Landing, M.E. Johnson, eds. Silurian cycles: linkages of dynamic stratigraphy with atmospheric, oceanic and tectonic changes. N. Y. State Mus. Bull. Vol. 491. P. 57–239.
- Jeppsson L., Aldrige R.J., Dorning K.J. 1995. Wenlock (Silurian) oceanic episodes and events // J. Geol. Soc. London. Vol. 152. P. 487–498.

- Johnson M.E. 1996. Stable cratonic sequences and a standard for Silurian eustasy // B.J. Witzke, G.A. Ludvigson, J. Day (eds.). Paleozoic sequence stratigraphy; Views from the North American Craton. Geol. Soc. Amer. Spec. Paper. No. 306. P. 203–211.
- Koren' T.N. 1987. Graptolite dynamics in Silurian and Devonian time // Bull. Geol. Soc. Denmark. Vol. 35. P. 149–159.
- Koren' T.N., Lenz A., Loydell D.K. et al. 1996. Generalized graptolite zonal sequence defining Silurian time intervals for global paleogeographic studies // *Lethaia*. No. 29. P. 59–60.
- Koren' T.N., Suyarkova A.A. 1997. Late Ludlow and Pridoli monograptids from the Turkestan-Alai Mountains, South Tien Shan // *Palaeontographica*. Abt. A. Bd. 247. S. 59-90.
- Koren' T.N., Suyarkova A.A. 2004. The Ludlow (Upper Silurian) neocucullograptid fauna from the Southern Tien Shan, Kyrgyzstan // *Alcheringa*. No. 28. P. 333–387.
- Koren' T.N., Suyarkova A.A., Zagorodnykh V.A. 2005. Silurian graptolite succession of the Kaliningrad district, northwest Russia: new information from drill-cores // T. Koren', I. Evdokimova, T. Tolmacheva (eds.). The Sixth Baltic Stratigr. Conf., August 23–25, St. Petersburg: Abstracts. St. Petersburg. P. 53–56.
- Landing E., Johnson M.E., eds. 1998. Silurian cycles – linkages of dynamic stratigraphy with atmospheric, oceanic and tectonic changes // N. Y. State Mus. Bull. Vol. 491. 327 p.
- Landing E., Johnson M.E. eds. 2003. Silurian lands and seas: Paleontology outside of Laurentia. N. Y. State Mus. 400 p.
- Loydell D.K. 1991. The biostratigraphy and formational relationships of the upper Aeronian and lower Telychian (Llandovery, Silurian) formations of western mid-Wales // *Geol. J.* No. 26. P. 44–209.
- Loydell D.K. 1998. Early Silurian sea-level changes // *Geol. Mag.* Vol. 135. P. 447–471.
- Märss T., Fredholm D., Talimaa V. et. al. 1995. Silurian vertebrate biozonal scheme // *Geobios Mém. Spec.* No. 19. P. 369–372.
- Märss T., Miller C.G. 2004. Thelodonts and distribution of associated conodonts from the Llandovery – lowermost Lochkovian of the Welsh Borderland // *Palaeontology*. Vol. 47. Pt. 5 P. 1211–1266.
- Mabillard J.E., Aldridge R.J. 1985. Microfossil distribution across the base of the Wenlock Series in the type area // *Palaeontology*. Vol. 28. Pt. 1. P. 89–100.
- Martinsson A., Bassett M.G., Holland C.H. 1981. Ratification of standart chronostratigraphical divisions and stratotypes for the Silurian System // *Lethaia*. Vol. 14. P. 168.
- Melchin M., Cooper R.A., Sadler P.M. 2004. The Silurian System. F. Gradstein, J. Ogg, A. Smith. (eds.). A geologic time scale. Cambridge Univ. Press. P. 188–201.
- Melchin M.J., Koren' T.N., Storch P. 1998. Global diversity and survivorship patterns of Silurian graptolites // N. Y. State Mus. Bull. Vol. 491. P. 165–182.
- Melchin M.J., Williams S.H. 2000. A restudy of the akidograptine graptolites from Dob's Linn and a proposed redefined zonation of the Silurian stratotype: *Palaeontology Down Under 2000* // *Geol. Soc. Australia. Abstracts*. Vol. 61. 63 p.
- Mullins G.L. 2000. A chitinozoan morphological lineage and its importance in Lower Silurian stratigraphy // *Palaeontology*. Vol. 43. P. 359–373.
- Mullins G.L., Aldridge R.J. 2004. Chitinozoan biostratigraphy of the basal Wenlock Series (Silurian) Global Stratotype Section and point // *Palaeontology*. Vol. 44. P. 731–781.
- Mullins G.L., Loydell D.K. 2001. Integrated Silurian chitinozoans and graptolite biostratigraphy of the Banwy River section and Point // *Palaeontology*. Vol. 47. P. 745–773.
- Ross C.A., Ross J.R.P. 1996. Silurian sea-level fluctuation. // B. J. Witzke, G.A. Ludvigson, J. Day, eds. Paleozoic sequence stratigraphy; views from the North American Craton // *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*. No. 306. P. 187–192.
- Silurian times. 1995. // *Newsletter Silurian Subcomm.* No. 2. 47 p.
- Verniers J. 1999. Calibration of Wenlock Chitinozoa versus graptolite biozonation in the Wenlock of Builth Wells district (Wales, U.K.), compared with other areas in Avalonia and Baltica // *Boll. Soc. paleontol. ital.* Vol. 38. P. 359–380.
- Verniers J., Nestor V., Paris F. et. al. 1995. A global Chitinozoa biozonation for the Silurian // *Geological Magazine*. Vol. 132. P. 651–666.

- Verniers J., Vandenbroucke T., Vanmeirhaeghe J. et al. 2003. A restudy of the chitinzoans of the Ordovician/Silurian GSSR at Dob's Linn, Scotland (UK) and correlation with other sections on Avalonia in northern England and Belgium // *INSUGEO. Ser. Correl. Geol. No. 18. P. 179–181.*
- Walliser O.H. 1964. Conodonten des Silurs // *Abh. des Hessischen Landesamtes Bodenforsch. Wiesbaden. Bd. 41. S. 1–106.*
- Walliser O.H., ed. 1995. *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic.* Berlin: Springer. P. 173–224.
- Williams S.H. 1983. The Ordovician-Silurian boundary graptolite fauna of Dob's Linn, southern Scotland // *Palaentology. Vol. 26. P. 605–639.*

УДК 551.733 / 734

От закономерностей в эволюции биоты к закономерному упорядочению подразделений глобальной и региональных стратиграфических шкал

Е.А. Елкин

Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, Новосибирск

E-mail: YolkinEA@uiggm.nsc.ru

Дан общий анализ итогов работы международных подкомиссий по силурийской и девонской системам, уже завершившим эталонизацию внутрисистемных границ. Установленные стандартные стратиграфические шкалы рассмотрены с позиций закономерностей в эволюции трилобитов и хода осадконакопления. Предложены модельные версии этих шкал. Номенклатурно они исполнены в названиях региональных подразделений из стратиграфических схем Горного Алтая и Салаира. Обращено внимание на аналогичность четырехчленного деления нижнего кембрия по археоциатам, нижнего силура (лландовери) по трилобитам и брахиоподам и нижнего девона по трилобитам. Этот факт рассматривается как прямое доказательство периодичности эволюционного процесса, отраженной и в закономерной повторяемости сочетаний отделов и систем двух типов в пределах фанерозойского сегмента Общей стратиграфической шкалы.

Ключевые слова: закономерности эволюции, стадийность (этапность), периодичность, фанерозой, силур, девон, стандартные шкалы, модели шкал.

В настоящее время процесс уточнения границ подразделений Глобальной стратиграфической шкалы (ГСШ) путем определения стратотипов границ (GSSP — Global Stratotype Section and Point) находится на завершающей стадии. Он идет неровно, с большими издержками, а часто и без учета прошлых достижений, прошлого положительного опыта. Все чаще и чаще в публикациях, особенно отечественных, отмечается, что при решении общих хроностратиграфических проблем следует обращаться к уже прочно установленной этапности и периодичности в развитии органического мира. Эти явления наиболее ярко представлены стадийностью эволюции отдельных хорошо изученных групп фауны, выраженной в филолиниях.

Многу уже была показана эффективность применения результатов подобного рода исследований в приложении к хроностратиграфии силура и девона (Елкин, 1968, 1974, 1983; Елкин и др., 1974). При этом для названных систем, разных по продолжительности, были предложены две модели структуры их подразделений (рис. 1), а также модель (рис. 2) упорядоченной структуры общих подразделений фанерозоя в целом (Ел-

Стандартная стратиграфическая шкала (ССШ)*		Модельный вариант ССШ силура и девона в названиях региональных подразделений				
Ярус	Отдел (этаж)	Система и подсистема		Отдел	Этаж (надгоризонт)	Ярус / горизонт
Фаменский	Верхний	Девонская	Верхняя	Верхний	"фамен"	Верхний / Подонинский
Франский						Нижний / Пещеркинский
Живетский	Средний			Средний	Телеутский	Верхний / Мазаловскоконитатский
						Средний / Сафоновский Керлегешский
Зйфельский	Нижний			Нижняя	Нижний	Теленгитский
Эмский			Средний / Беловский			
			Нижний / Салаиркинский			
Правжский			Балтирский			Верхний / Малобачатский
Лоховский						Нижний / Крековский
	Кай-Бальский		Верхний / Петцевский			
Нижний / Томьчумышский						
Придольский	Придольский	Силурийская	Верхний (подольский)	Черноануйский	Верхний / Топца N ₁	
Лудфордский	Лудловский				Средний / Топца N ₂	
					Нижний / Топца N ₁	
Горстийский	Венлокский			Тигерекский	Верхний / Куимовский	
Гомерский					Средний / Чагырский	
Шейнвудский					Нижний / Чесноковский	
Теличский	Верхний Лландоверийский		Нижний (ландоверий)	Гром-Тухинский	Верхний / Полатинский	
Фронский					Нижний / Сыроватинский	
Идвийский	Нижний Лландоверийский		Этаж К	Верхний / Второутесовский		
Рудданский					Нижний	

Рис. 1. Модель соотношения региональных подразделений среднего палеозоя юга Западной Сибири с подразделениями Стандартной стратиграфической шкалы. * — по Cocks et al., 1971, см. рис. 8.

кин, 1979). Полагаю, что будет полезным вновь вернуться к этим моделям с тем, чтобы «освежить» в них номенклатуру подразделений и обратить внимание подкомиссий, еще не завершивших свою работу по стандартизации хроностратиграфических границ в пределах палеозоя, по крайней мере, на спорность принимаемых ими сейчас решений.

Коррективы, вносимые в предложенные ранее модели, носят главным образом номенклатурный характер. Эти модели основаны на личном опыте, на результатах изучения этапности в эволюции трилобитов и седиментогенеза в силурийских и девонских бассейнах, а также на знакомстве со многими опорными разрезами ордовика, силура и девона континентальной Европы и Великобритании, Северной Африки, Северной Америки и Австралии. Это случилось во время геологических экскурсий, проводившихся в рамках научных программ симпозиумов, полевых сессий подкомиссий и личных поездок. Кроме того, они основаны на личных полевых исследованиях по силуру и девону в различных регионах СССР (Подолія, Средняя Азия, Казахстан, Алтае-Саянская горная область, Сибирская платформа, Таймыр), а также на данных, полученных в ходе специализированных экскурсионных поездок на разрезы девона Русской платформы и Урала, ордовика – нижнего девона Северо-Востока СССР. Последующее изложение будет вестись в форме, близкой к тезисной, поскольку пояснения к применяемым методическим подходам и детальный анализ основных результатов можно найти в цитированных публикациях.

Зонотема	Подзонотема	Эратема	Система и подсистема	Отдел
			Квартер	
Фанерозойская	Верхняя (мезо-кайнозойская)	Верхняя ("кайнозой")	Неоген	2
			Палеоген	3
		Мел	Верхний	3
			Нижний	2
		Нижняя ("мезозой")	Юра	3
			Триас	3
	Нижняя (палеозойская)	Верхняя ("мезозой")	Пермь	2
			Карбон	3
			Девон	3
		Нижняя ("палеозой")	Силур	2
			Ордовик	3
			Кембрий	3
			Докембрий	

Рис. 2. Модель соотношения крупных подразделений Общей стратиграфической шкалы фанерозоя.

Некоторые пояснения к иллюстрациям

На рис. 1, 3–5 отражены новые материалы из последних статей (Елкин и др., 1997; Yolkin, 1998; Yolkin, Izokh, 1999), которые частично являются дополнительными к

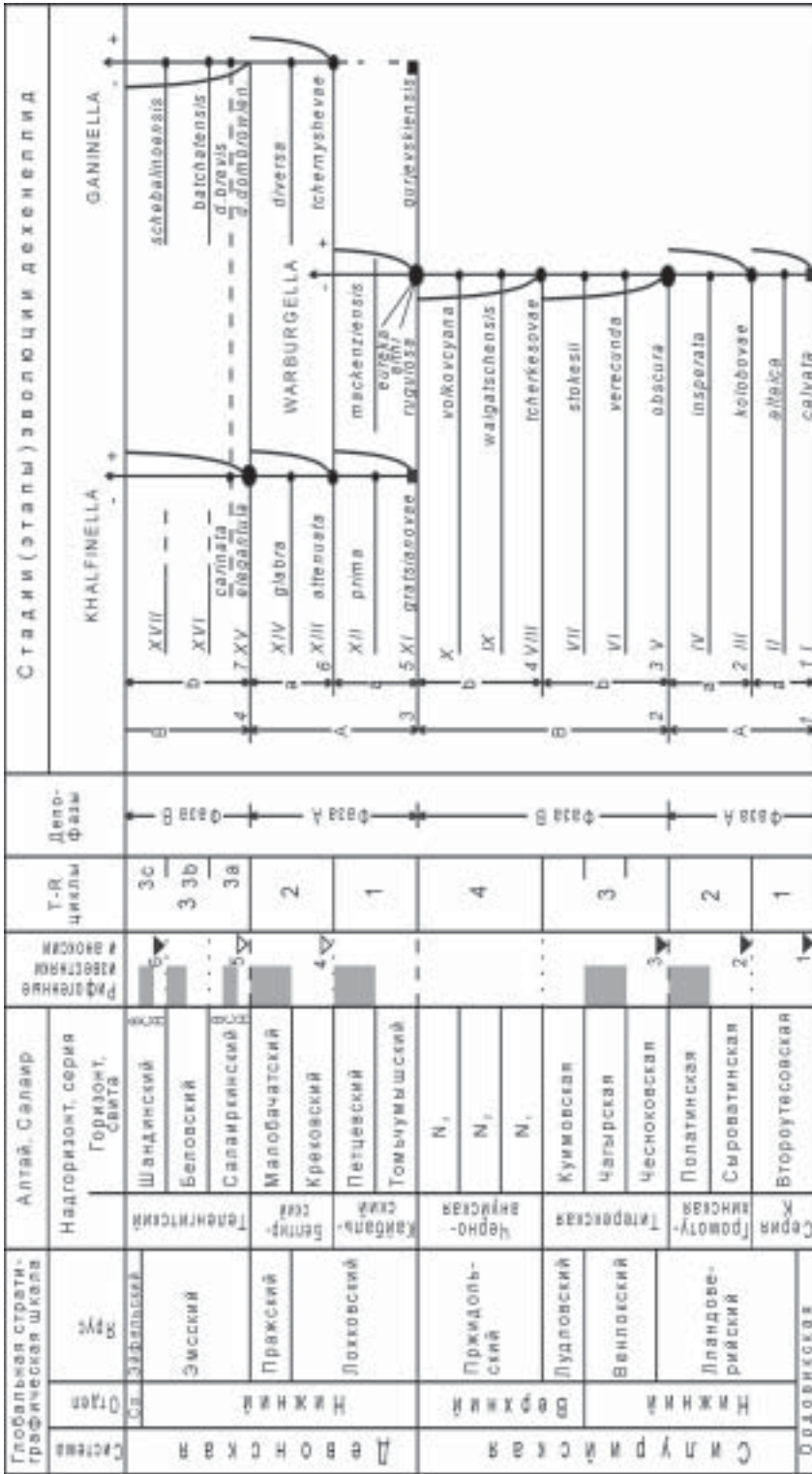


Рис. 3. Соотношение этапов эволюции силурийских и раннедевонских дехенеллид Алтая и Салаира с T-R циклами, эпизодами рифообразования и событийными рубежами (по Yolkín, 1998). +) или (-) означает увеличение или уменьшение числа плевральных ребер птерида и углубление борозд глабели; ■ — исходный морфотип рода, ● — относительная масштабность морфологических изменений.

изложенным в цитированных выше основных публикациях. На рис. 3 и 4 показано полное соответствие этапности в эволюции дехенеллид и этапности осадконакопления. Такое точное соответствие обнаружено в разрезах на шельфе Сибирского континента, представляющих континентальную окраину. Это не противоречит тому, что в чисто платформенных (внутрикратонных) обстановках такого соответствия может и не быть. А.Ю. Розанов (1973) убедительно показал, что в разрезах этого типа биохронологические границы по археоциатам в кембрии секут фациальные границы. Данный пример является ярким свидетельством ведущей роли палеонтологического (биостратиграфического) метода в стратиграфии по сравнению с другим основополагающим, седиментологическим (литологическим) методом. Но в то же время единение биостратиграфических и седиментологических рубежей, что установлено нами в обстановках континентальной окраины (шельфа), можно (и нужно!) рассматривать как факт фундаментальной значимости во всех отношениях. Тот факт, что такое единение существует, поясняет очень многое, в том числе и то, что в нем, вероятно, скрыто суммарное и синхронное воздействие земных и космических сил (факторов) на ход исторического развития живой и косной материи нашей планеты.

Рис. 5 наглядно иллюстрирует разный темп эволюции бентосных и пелагических групп фауны на примере конкретных филолиний (филогенезов) по трилобитам и конодонтам.

Рис. 6 показывает цикличность осадконакопления в среднем палеозое на континентальной окраине Сибирского кратона. Она имеет нелинейный характер. Путем непосредственного сравнения силурийской и девонской последовательностей эпизодов рифообразования, T-R циклов и T-R кривых можно видеть, что силурийский период по продолжительности меньше девонского и насколько. На T-R кривой для девона, в основании эмса, ранее принимаемой за границу нижнего и среднего его отделов, четко выражен момент изменения масштабности (ранга) циклов. Наряду с появлением пепловых прослоев (бентонитов) этот факт интерпретируется нами как момент смены геодинамического режима континентальной окраины (геодинамическое событие) с пассивного на активный.

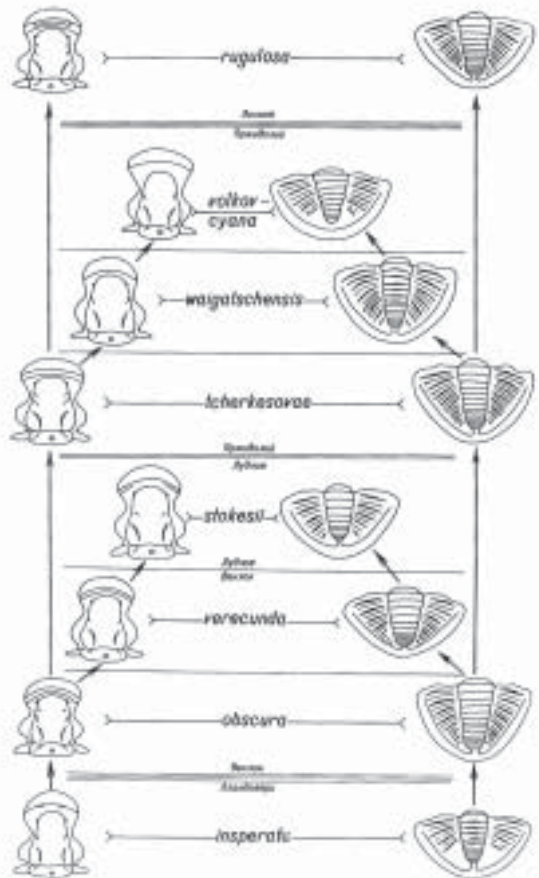


Рис. 4. Родственные отношения видов рода *Warburgella* (по Елкин, 1974).

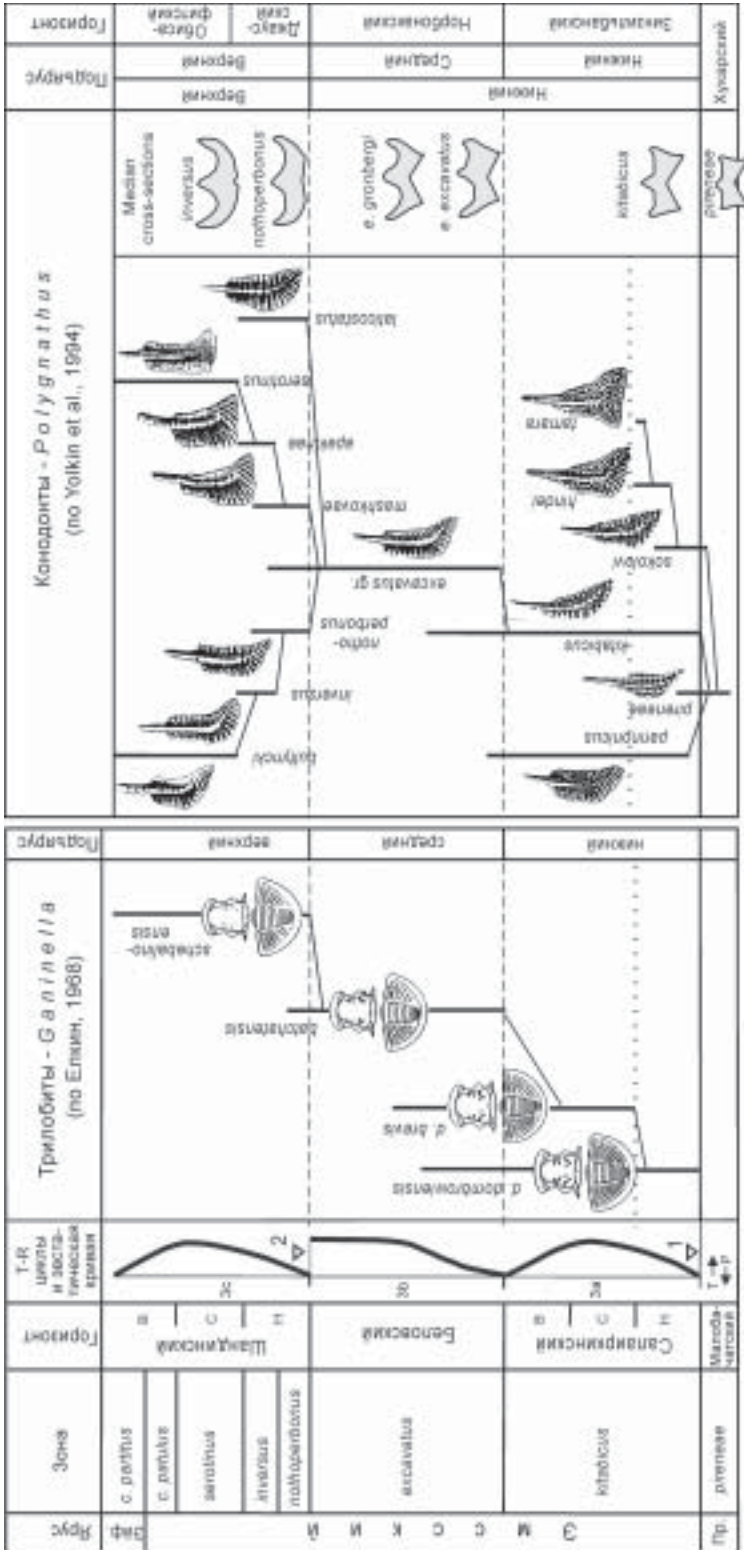


Рис. 5. Соотношение эволюционных рубежей в филониях эмских трилобитов и кондонтов. Треугольниками отмечено положение событийных уровней: 1 — Зинзильбанское (*kitabicus*), 2 — Далеёйское (*patricarabonus*) события.

Общие стратиграфические шкалы по системам

В этом разделе рассматриваются сначала стандартные стратиграфические шкалы (ССШ) по девона и силура, а также их модельные версии, составленные с учетом выявленных закономерностей эволюции трилобитов. Далее следует экскурс по ревизуемым сейчас стандартным шкалам ордовика и кембрия.

Анализ стадийности (этапности) эволюции дехенеллид (рис. 3–5) и этапности седиментации (рис. 6, 7) в Алтае-Салаирском осадочном бассейне показывает, что силур и девон, как системы, по объему не равноценны. В силурийском интервале отсутствует аналог верхнего девона (рис. 7). В системе с полным набором подразделений (в девонской) намечается рубеж (основание эйфеля, см. рис. 6, 7), который делит ее на две части (подсистемы), равновеликие в биохронологическом отношении и имеющие зеркально отраженные последовательности подразделений ярусного (подъярусного) ранга. Аналогом такого рубежа в силуре является основание черноануйского этажа (рис. 7), или, что одно и то же, основание пржидола (Елкин, 1979) и скалы (Abushik et al., 1981).

Следует также обратить внимание на то, что в модельные версии стратиграфических шкал между отделом и ярусом введена дополнительная категория «этаж» (от “*etage*” — *division 4 ordre – ages – etages*: Renevier, 1901). Она крайне важна по существу, а сейчас для достижения взаимопонимания спорящих сторон по чисто номенклатурным вопросам. Но особенно важной она будет при грядущем ранжировании подразделений стандартной шкалы, учитывающем закономерности эволюции биоты. Историческая справка по обсуждаемому термину приведена в работе Е.А. Елкина (1983).

Девонская система

Формирование ССШ девонской системы было завершено к концу минувшего века (Bultynck, 2000). Ее модельный вариант, именуемый мною также как модельная шкала (версия), в отличие от предложенного ранее (Елкин, 1979, табл. 1), номенклатурно исполнен в региональных западносибирских стратонах двух рангов — надгоризонт (этаж) и горизонт/ярус (рис. 2). В таком виде его проще воспринимать, имея в виду этапность эволюции фауны и процесса седиментации, которая отражена на (рис. 3–7). В верхнем девоне в колонке «этаж» названия стандартных ярусов приведены в кавычках, поскольку их региональные аналоги (надгоризонты) имеют несколько большие объемы. Эти интервалы уже обозначены римскими цифрами (Yolkin et al., 2000), которые в ближайшем будущем предстоит заменить собственными названиями. Пример франа и фамена показателен еще и в том отношении, что ранг этих подразделений на самом деле выше, чем, например, таких ярусных подразделений девона, как прага и эйфель (рис. 2).

Сравнение стандартной и модельной шкал девона показывает, что границы подразделений в них соотносятся достаточно хорошо, разумеется, с учетом чаще всего их ранжированности и умышленно внесенных небольших погрешностей при выборе подходящего граничного уровня-кандидата для обеспечения максимальной трассируемости стандартной границы. Далее, это сравнение подтверждает уже осознанный членами Подкомиссии по девонской стратиграфии (ПДС) факт, что стандартные подразделения сильно различаются между собой по своим объемам. Он выражается в признании того, что пражский и эйфельский ярусы не могут быть подразделены на подъярусы. В составе эмса, франа и фамена такие подъярусы Подкомиссией уже установлены.

Обращает на себя внимание и положение границы между нижним и средним девонном. В модельной шкале она показана в основании теленгита или салаиркинского горизонта

(яруса). На этом рубеже биота экваториального пояса, а Алтай с Салаиром на то время являлись частью этого пояса (Елкин и др., 1994), претерпела драматические изменения своего состава в связи с массовым вымиранием во многих группах фауны (см. Елкин, 1983). Поэтому данный рубеж в течение почти столетия, начиная с публикации монографии Г. Петца (1901), на Салаире принимался за границу нижнего и среднего девона. Тем временем Подкомиссия установила эталон данной границы на уровне, который располагался гораздо выше и был близок к традиционному ее положению в Арденно-Рейнской области.

Ясно, что и лохковский ярус (этаж) нуждается в подразделении на два самостоятельных яруса (горизонта). Но сделать это в его топотипической местности, Баррандиене, пока невозможно из-за сложной картины соотношений различных фаций. Решение этой проблемы уже предложено на материалах из разрезов нижнего девона Салаира и Алтая (Елкин и др., 1982; Елкин, 1983; см. также Yolkin et al., 2005).

Таким образом, учитывая изложенное, можно заключить, что все стандартные границы девона отражают этапность эволюции биоты, но этапность разноранговую. Тем не менее, это не влияет на их высокие корреляционные возможности.

Силурийская система

Подкомиссия по стратиграфии этой системы была организована в 1974 г., годом позже девонской. Она полностью выполнила свою задачу по определению эталонов внутрисистемных хроностратиграфических границ уже к середине 80-х годов, намного раньше, чем ПДС. Столь короткий срок для выполнения основной задачи Подкомиссии объясняется стечением ряда благоприятных обстоятельств.

Силур получил официальный статус геологической системы одновременно с ордовикской в 1960 г. на Копенгагенской сессии МГК (см. Елкин, 1983, с. 81). Это явилось мощным стимулом английским стратиграфам для интенсификации уже начатых детальных биостратиграфических работ по обеим системам, а также по кембрию и девону.

Результаты исследований по силуру, проведенных после знаменательной сессии МГК (Holland et al., 1963; Cocks et al., 1970; и др.), были обобщены в специальной сводке (Cocks et al., 1971; Кокс и др., 1976), составленной по типу российских региональных стратиграфических схем. Доработка левой, венлокской части этой схемы была выполнена несколько позже М. Бассеттом с коллегами (Bassett et al., 1975). Таким образом, к середине 70-х гг., моменту организации Подкомиссии по силурийской стратиграфии (ПСС), вся последовательность силурийских отложений в их типовых выходах на Британских островах оказалась хорошо изученной и ревизованной (рис. 8). При их расчленении на страгоны, которые легко могут быть интерпретированы с позиций этапного развития, были гармонично увязаны выявленные рубежи в эволюции брахиопод с практически полной последовательностью граптолитовых зон. Это действительно завораживало. В окончательном виде новая схема стратиграфии силура Великобритании демонстрировалась и обсуждалась в 1979 г. на первой полевой сессии ПСС (Bassett et al., 1979).

Касааясь хода обсуждения данной схемы в ПСС, следует обратить внимание на ряд обстоятельств. Вопреки решениям 8-й (Парижской) сессии МГК (Renevier, 1901; см. Елкин, 1983, с. 79 и далее) и последующей сложившейся практике, отвечающей реалиям (рис. 2), в ней оказалось без всякой содержательной мотивировки не 2 или 3, а 4 отдела (рис. 8). В итоге проведенных дискуссий и голосований позиция британских стратиграфов по данному вопросу была узаконена решением ПСС и его последующей ратификацией. В дальнейшем эта позиция неукоснительно проводилась в жизнь, несмотря на

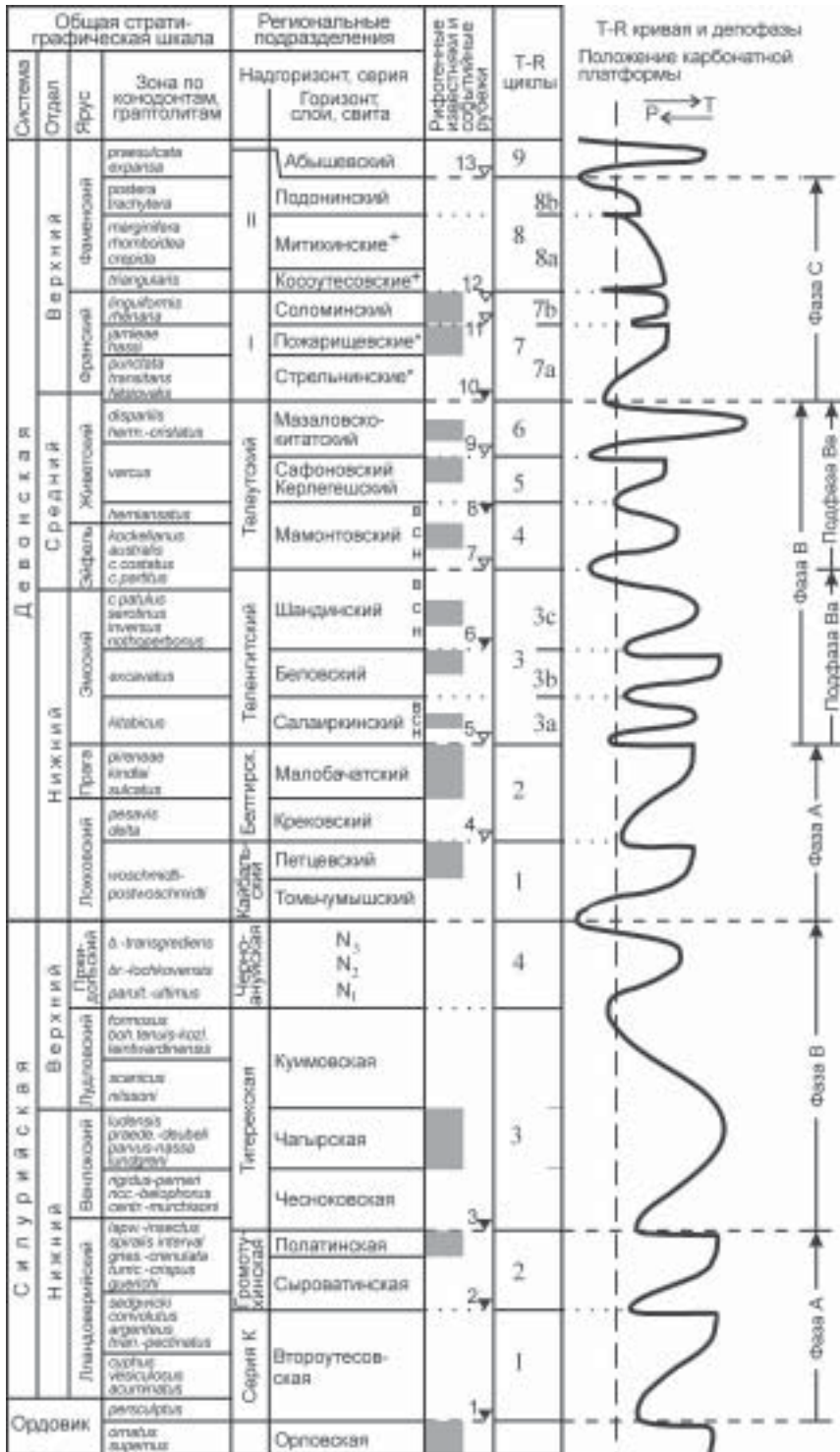


Рис. 6. Цикличность осадконакопления в среднем палеозое на континентальной окраине Сибирского крата.

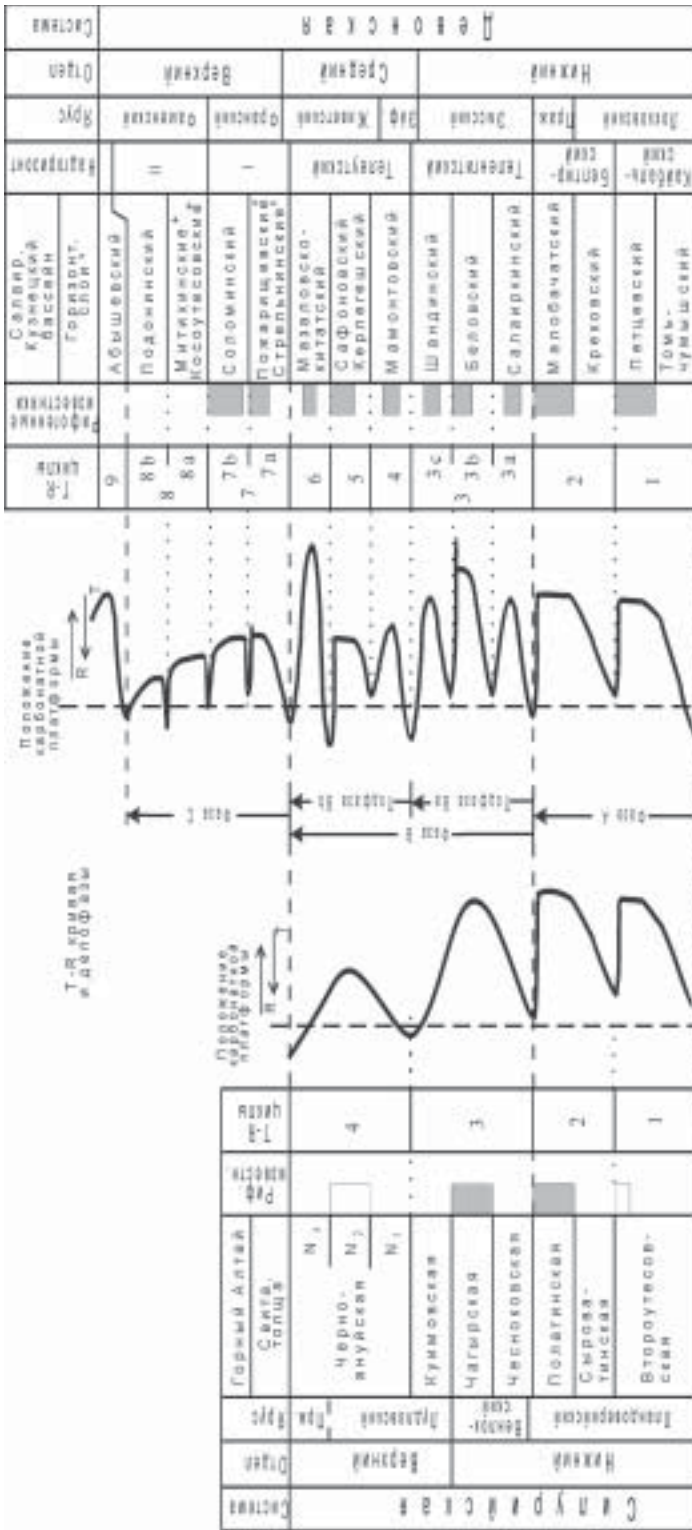


Рис. 7. Соотношение силурийской и девонской последовательностей эпизодов рифообразования Т-Р циклов. Дельфа и Т-Р кривой (по Yolkin, 1998). Объяснение обозначений см. рис. 6.

Рис. 7. Соотношение силурийской и девонской последовательностей эпизодов рифообразования Т-Р циклов, дельфа и Т-Р кривой (по Yolkin, 1998). Объяснение обозначений см. рис. 6.

	SERIES	STAGES AND OTHER DIVISIONS		GRAPTOLITE ZONES		
	SILURIAN	DITTON	OLD RED SANDSTONE FACIES			
DOWNTON		Ludlow Bone Bed horizon				
LUDLOW		WHITCLIFFIAN	Ludlowian	Goreislunian	Boneynograptus proliferation	
		LEINTYARDINIAN			leintwardinensis	
		BRINGEWOODIAN			lunnesensis (=incipiens)	
		ELTONIAN			scenicus nitsoni semau loto	
WENLOCK		HOMERIAN	GLEEDON		Andensis nassa	
			WHITWELL		Andgreni eltesae	
			SHEINWOODIAN		Amarasoni (=flexilis) rigidus riccartonensis murchisoni centrifugus	
		TELYCHIAN		Telychian*	C ₅	crenulata
					C ₄	grestonensis crispus
		FRONIAN			C ₂₋₃	lunniculatus maximus
				IDMIAN	Aeronian*	C ₁
		B ₃				convolutus
		B ₂				argenteus (=leptotheca) magnus
		RHUDDANIAN		Rhuddanian*	B ₁	marginatus
A ₄			cyphus			
A ₃			schaces			
A ₂			atavus			
ORDOVICIAN		ASHGILL	HIRNANTIAN			
	RAWTHEYAN			avocaps		
	CAUTLEYAN					
	PUSGILLIAN			complanatus		
	CARADOC	ONNIAN			onniensis	
		ACTONIAN				
		MARSHBROOKIAN			clingeri	
		LONGVILLIAN				
		SODLEYAN			wilsoni	
		HAINAGIAN			pellifer	
		COSTONIAN			gracilis	

Рис. 8. Сопоставление позднеордовикских и силурийских серий (отделов) с британскими ярусами и другими подразделениями, а также с британской последовательностью граптолитовых зон. Относительная ширина клеток для подразделений в разных колонках показана не в масштабе (по Basset et al., 1979, fig. 3). * — название ярусов, принятых в качестве подразделений Стандартной стратиграфической шкалы.

высказывавшиеся иные мнения (см., например, editorial notes в Jaeger et al., 1981). Данное до конца непродуманное решение ПСС оказалось заразительным для других подкомиссий, в частности кембрийской, о чем будет сказано ниже.

Последующие наиболее кардинальные изменения в предложенной на обсуждение ПСС схеме стратиграфии силура Британских островов (Bassett et al., 1979) касались лландоверийской и лудловской серий (отделов). Вместо 4-членного лландовери с ярким событийным рубежом в основании фрона (Cocks et al., 1970, 1971; Елкин, 1983) был принят лландовери в 3-членном исполнении — рудан, аэрон, телич (см. рис. 8) на основании сомнительного тезиса о «необходимости иметь в лландоверийском отделе ярусы одинаковой продолжительности» (Cocks et al., 1983).

Упрек подобного же рода нужно высказать в адрес ПСС и в отношении деления лудловской серии (отдела) на два яруса: горстийский и лудфордский, с границей между ними по основанию последней в Великобритании граптолитовой зоны *leintwardinensis* (рис. 6). Эта граница в раковинных фациях практически не опознается, так как располагается обычно внутри единой в литологическом отношении толщи пород с единым комплексом фауны. А так как находки граптолитов этого уровня не так часты, то возможности для широкого трассирования данной границы в пределах развития раковинных фаций очень ограничены. Следовательно, горстийский и лудфордский ярусы в большинстве регионов мира фактически трудно опознаваемы.

Если уж и разрушать последовательность ярусов лудловской серии (отдела), то логичнее было бы это сделать путем объединения нижнего и верхнего витклиффа, по крайней мере, с песчаниками Даунтонского замка (Downton Castle Sandstone) в единое подразделение. Оно, возможно, является эквивалентом скальского яруса Подолии в понимании его О.И. Никифоровой и Н.Н. Предтеченским (1972; см. также Цегельнюк и др., 1983, с. 109, рис. 3) и Е.А. Елкиным (1983, табл. 6). В такой версии расчленения верхней части разреза силура Великобритании и Подолии, вероятно, найдет свое место и пржидол (четвертый отдел силура) как возможный аналог дзвиногородских слоев.

Комментарий к результатам деятельности подкомиссий по ордовикской и кембрийской системам

Долгое время мало что было известно о работе других, помимо силурийской и девонской, подкомиссий. И когда я задавал зарубежным авторитетным коллегам вопрос по этому поводу, то неизменно получал по смыслу один и тот же ответ. А что, мол, вы хотите, советские (русские) специалисты располагают лучшими в мире материалами по этим интервалам стратиграфической колонки, вот им и положено быть активными. К сожалению, все это так. И тем не менее, хотелось бы видеть у членов подкомиссий по ордовику и кембрию желание уважительно относиться к традициям. Прежде всего, это относится к номенклатуре стратиграфических шкал, которые уже имеют длительные традиции своего использования или завоевали однажды высокое признание. Одним из первых вопросов, которые начали обсуждать члены девонской подкомиссии, был именно этот. Решено было в любом случае сохранить принятую номенклатуру подразделений существующей шкалы, а при выборе подходящего уровня для стандартной границы не отходить далеко от традиционных границ. В силурийской подкомиссии этот вопрос даже не обсуждался, и так все было ясно.

С этой точки зрения в ордовикской подкомиссии тенденция следовать такому правилу только намечается, имея в виду сохранение в шкале тремадокского и хирнантского ярусов. Безусловно, правильным решением было ввести 3-членное деление для

ордовикской системы в ранге отделов (Cooper, Sadler, 2004). Считаю также в будущем перспективным сохранение в стандартной шкале названий карадокский и лландейльский для подразделений ранга этаж, промежуточного между отделом и ярусом. В 1974 г. на экскурсии к Международному симпозиуму по ордовикской системе в Англии были продемонстрированы разрезы, в которых установлены фиолитии видов родов *Lloydolithus*, *Marrolithoides*, *Marrolithus* и других (Bassett et al., 1974). По мнению одного из гидов экскурсии, К. Ингхама, они очень напоминают фиолитии варбургелл (Елкин, 1974). Если это окажется действительно так, то можно будет иметь мостик для перехода от закономерно упорядоченной шкалы силура к такому же упорядочению подразделений ордовикской шкалы.

Материалы, имеющиеся у меня о работе Подкомиссии по кембрийской стратиграфии (ПКС) очень ограничены, но и они вызывают тревогу за состояние дел в этой системе. Так, из представления в ПКС (Peng, Babcock, 2006) видно, что вопреки решениям МГК (см. Елкин, 1983, с. 79) и сложившейся практике (Кауи и др., 1976) для кембрийской системы принято не 3-членное, а 4-членное деление на отделы. ПКС повторяет также ошибку ПСС, присваивая отделам собственные названия. Но более важным является то, что ПКС фактически игнорирует мнение всего мирового сообщества кембрийских биостратиграфов, признавшего международную значимость ярусного расчленения нижнего и среднего кембрия Сибирской платформы (Cowie, Bassett, 1989). Действительно, ярусная шкала нижнего кембрия Сибири разработана на материалах из полных его разрезов и хорошо обоснована (Розанов, Соколов, 1984). В ней отражены закономерности морфологической эволюции археоциат, что позволяет проводить параллели в закономерном упорядочении подразделений между этой шкалой и шкалами, предложенными для нижнего силура Британских островов (Cocks et al., 1971) и нижнего девона юга Западной Сибири (Елкин, 1983). Этот путь ведет к упорядочению по рангам всех подразделений стратиграфической шкалы фанерозоя.

Заключение

Итоги деятельности подкомиссий по силурийской и девонской системам (периодам) свидетельствуют о том, что выполнена огромная работа по систематизации результатов исследований за многие годы, связанных с разработкой Международной (Стандартной) стратиграфической шкалы. Тем не менее, остается много проблем, которые еще предстоит решить, чтобы в этой шкале было ясно обозначено поступательное (этапное) историческое развитие жизни на Земле и периодичность этого процесса.

В Глобальной стратиграфической шкале недостает одной категории, названной мною «этаж», которая располагается в ССШ между «отделом» и «ярусом». Ее введение в шкалу позволит решить сразу две проблемы — классификационную, т.е. избегать перевода действительных подразделений (например, «нижний лландовери» и «верхний лландовери», «алданский ярус» и «ленский ярус») в разряд «informal subdivisions», т.е. неполноценных подразделений, которыми можно пренебрегать. Только на этом пути корректировок наших представлений о хроностратиграфии можно решить проблему ранжирования подразделений ССШ с далеко идущими методологическими и мировоззренческими последствиями.

Литература

Елкин Е.А. 1968. Трилобиты (дехенеллиды) и стратиграфия нижнего и среднего девона юга Западной Сибири. Москва. Наука. 154 с. (Труды Ин-та геологии, геофизики СО АН СССР).

- Елкин Е.А. 1974. Древнейшие дехенеллиды // Древнейшие дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия силура Горного Алтая. Новосибирск: Наука. С. 64–91.
- Елкин Е.А. 1979. Номогенез, палеонтология и биохронология // Методологические и философские проблемы геологии. Новосибирск: Наука. С. 221–254.
- Елкин Е.А. 1983. Закономерности эволюции дехенеллид и биохронология силура и девона. М.: Наука. 116 с. (Труды Ин-та геологии, геофизики СО АН СССР, вып. 571)
- Елкин Е.А., Грацианова Р.Т., Желтоногова В.А., Ким А.И. 1982. Основные биостратиграфические рубежи и подразделения нижнего и среднего девона на западе Алтае-Саянской области и их корреляция // Биостратиграфия пограничных отложений нижнего и среднего девона. Труды полевой сессии Международной подкомиссии по стратиграфии девона, Самарканд, 1978. Л.: Наука. С. 65–80.
- Елкин Е.А., Желтоногова В.А., Сенников Н.В., Базарова Л.С. 1974. Древнейшие дехенеллиды (трилобиты) и стратиграфия силура Горного Алтая. Новосибирск: Наука. 109 с.
- Елкин Е.А., Сенников Н.В., Бахарев Н.К. и др. 1997. Периодичность осадконакопления в силуре и соотношения глобальных геологических событий в среднем палеозое на юго-западной окраине Сибирского континента. // Геология и геофизика. Т. 38. № 3. С. 596–607.
- Елкин Е.А., Сенников Н.В., Буслов М.М. и др. 1994. Палеогеографические реконструкции западной части Алтае-Саянской области в ордовике, силуре и девоне и их геодинамическая интерпретация // Геология и геофизика. Т. 35. № 7–8. С. 118–143.
- Кауи Дж.У., Раштон А.В., Стаблфилд К.Дж. 1976. Корреляция кембрийских отложений на Британских островах // Кембрий, ордовик и силур стратотипических районов. М.: Мир. С. 11–67.
- Кокс Л.Р.М., Холланд Ч.Х., Рикардс Р.Б., Строн И. 1976. Корреляция силурийских отложений на Британских островах // Кембрий, ордовик и силур стратотипических районов. М.: Мир. С. 187–237.
- Никифорова О.И., Предтеченский Н.Н. 1972. Стратиграфия // Опорный разрез силура и нижнего девона Подолии. Л.: Наука. С. 26–127.
- Петц Г. 1901. Материалы к познанию фауны девонских отложений окраин Кузнецкого угленосного бассейна // Труды Геол. части каб. № 4. 393 с.
- Розанов А.Ю. 1973. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука. 164 с.
- Розанов А.Ю., Соколов Б.С., отв. ред. 1984. Ярусное расчленение нижнего кембрия. Стратиграфия. М.: Наука. 184 с.
- Цегельнюк П.Д., Гриценко В.П., Константиненко Л.И. и др. 1983. Биостратиграфия Днестровского опорного разреза силура // Силур Подолии: Путеводитель экскурсии. Киев: Наукова думка. С. 34–46.
- Abushik A.F., Modzalevskaya T.L., Berger A.Ya. et al. 1981. The Skala Series as the fourth Series of the Silurian System. A submission to the Subcommission on Silurian Stratigraphy // International Commission on Stratigraphy. Subcommission on Silurian Stratigraphy. 30 p.
- Bassett M.G., Cocks L.R.M., Holland C.H. et al. 1975. The type Wenlock Series // Report Inst. Geol. Sci. Vol. 75. No. 13. 19 p.
- Bassett M.G., Cocks L.R.M., Holland C.H. et al. 1979. Field meeting, Great Britain, March 30 – April 11, 1979. Guidebook. Subcommission on Silurian Stratigraphy, Ordovician-Silurian boundary working group. 48 p.
- Bassett D.A., Ingham J.K., Wright A.D. 1974. Ordovician System Symposium. Birmingham, 1974. Field excursion guide to type and classical sections in Britain. Palaeontol. Association. 66 p.
- Bultynck P., ed. 2000. Subcommission on Devonian Stratigraphy. Recognition of Devonian series and stage boundaries in geological areas // Courier Forschunginst. Senckenberg. Bd. 225. 347 p.
- Cocks L.R.M., Holland C.H., Rickards R.B., Strachan I. 1971. A correlation of Silurian rocks in the British Isles // J. Geol. Soc. London. Vol. 127. No. 2. P. 103–136.
- Cocks L.R.M., Lane P.D., Rickards R.B. et al. 1983. The Llandovery area as the type for the first Series of the Silurian System. A submission to the Subcommission on Silurian Stratigraphy // International Commission on Stratigraphy. Subcommission on Silurian Stratigraphy. 30 p.

- Cocks L.R.M., Toghiani P., Ziegler A.M. 1970. Stage names within the Llandovery Series // *Geol. Mag.* Vol. 107. No.1. P. 79–87.
- Cooper R.A., Sadler P.M. 2004. The Ordovician Period // *A geologic time scale.* / F.M. Gradstein, J.G. Ogg, A.G. Smith, eds. Cambridge Univ. Press. P. 165–187.
- Cowie J.W., Bassett M.G. 1989. Global stratigraphic chart, International Union of Geological Sciences // *Episodes.* Vol. 12. No. 2. P. 1.
- Holland C.H., Lawson J.D., Walmsley V.G. 1963. The Silurian rocks of the Ludlow district, Shropshire // *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* No. 8. P. 93–171.
- Jaeger H., Kriz J., Schonlaub H.P. 1981. The Pridoli Series as the fourth Series of the Silurian System. A submission to the Subcommittee on Silurian Stratigraphy // *International Commission on Stratigraphy. Subcommittee on Silurian Stratigraphy.* 41 p.
- Peng Sh., Babcock L.E. 2006. Proposed global standard names for the lowermost Cambrian Series and Stage // *International Commission on Cambrian Stratigraphy.* 3 p.
- Renevier E. 1901. Commission internationale de classification stratigraphique: Rapport // *Congres G  ol. Intern., Comptes rendus 8^e session, en France.* Paris. P. 192–203.
- Yolkin E.A. 1998. Silurian-Devonian trilobite evolution and depositional cyclicity in the Altai-Salair region, Western Siberia // *Silurian cycles linkages of dynamic stratigraphy with atmospheric, oceanic, and tectonic changes.* / E. Landing, M.E. Johnson, eds. N. Y. State Mus. Bull. 491. P. 215–226.
- Yolkin E.A., Bakharev N.K., Izokh N.G., et al. 2005. Devonian sequences of Salair, Rudny and Gorny Altai: Field excursion guidebook. International Conference «Devonian terrestrial and marine environments: from continent to shelf» (IGCP 499 Project / SDS joint field meeting). Novosibirsk, Russia. July 25 – August 9, 2005. Novosibirsk: Publ. House SB RAS, «Geo» Branch. 80 p.
- Yolkin E.A., Gratsianova R.T., Izokh N.G. et al. 2000. Devonian standard boundaries within the shelf belt of the Siberian Old Continent (southern part of western Siberia, Mongolia, Russian Far East) and in the South Tien Shan // *Courier Forschungsinstitut Senckenberg.* Bd. 225. S. 303–318.
- Yolkin E.A., Izokh N.G. 1999. Rates of evolution in the Emsian (Early Devonian) conodont and trilobite lineages // *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* Vol. 37. No. 2–3. P. 67–78.

УДК 564; 56.074; 56.016.3

Таксономическое разнообразие раннекембрийской мелкораковинной фауны Китая

Ю.Е. Демиденко, П.Ю. Пархаев

Палеонтологический институт РАН, Москва
E-mail: juliad@paleo.ru, pparkh@paleo.ru

Наибольшее число описанных таксонов мелкораковинной фауны происходит из нижнекембрийских разрезов Сибири и Китая. Проведенная таксономическая ревизия китайских таксонов позволила более чем вдвое сократить число валидных видов. Тем самым было показано, что китайская фауна не является исключительной в смысле разнообразия, а находится на уровне кембрийских фаун других регионов. Наглядно продемонстрировано важнейшее значение морфологических и таксономических работ для оценки реального биоразнообразия.

Ключевые слова: мелкораковинная фауна, Китай, нижний кембрий, биоразнообразие, таксономическая ревизия, зоопроблематики, моллюски.

Данные палеонтологической летописи свидетельствуют о том, что формирование современного разнообразия органического мира Земли происходило неравномерно – периоды всплеск биоразнообразия чередовались с массовыми вымираниями. Одним из интереснейших этапов развития биосферы, характеризующихся взрывным таксонообразованием, является рубеж докембрия – кембрия. В это время, пока по еще не очень понятным причинам, животные организмы приобрели способность к биоминерализации. Благодаря этому появилась возможность строить разнообразные скелетные конструкции, обеспечившие такие важные для организмов функции, как опора и защита. Эти инновации обусловили широчайшую адаптивную радиацию морских многоклеточных организмов, которые в кратчайшие сроки заселили разнообразнейшие биотопы, освоили новые экологические ниши, формируя новые типы морских сообществ.

Естественно, этот процесс сопровождался очень быстрым наращиванием числа таксонов разного ранга — от видов и родов до классов и типов, причем в течение только раннего кембрия (всего около 25–30 млн. лет) сложилось большинство типов и классов животных, продолжающих существовать и ныне (Conway Morris, 1993).

Одной из наиболее характерных черт раннекембрийской биоты является так называемая мелкораковинная фауна (small shelly fossils, SSF) — комплекс разнообразных в таксономическом отношении мелких скелетных окаменелостей. В ее состав входили как представители известных ныне групп (моллюски, брахиоподы, некоторые членистоногие), так и групп неясной систематической принадлежности (зоопроблематики),

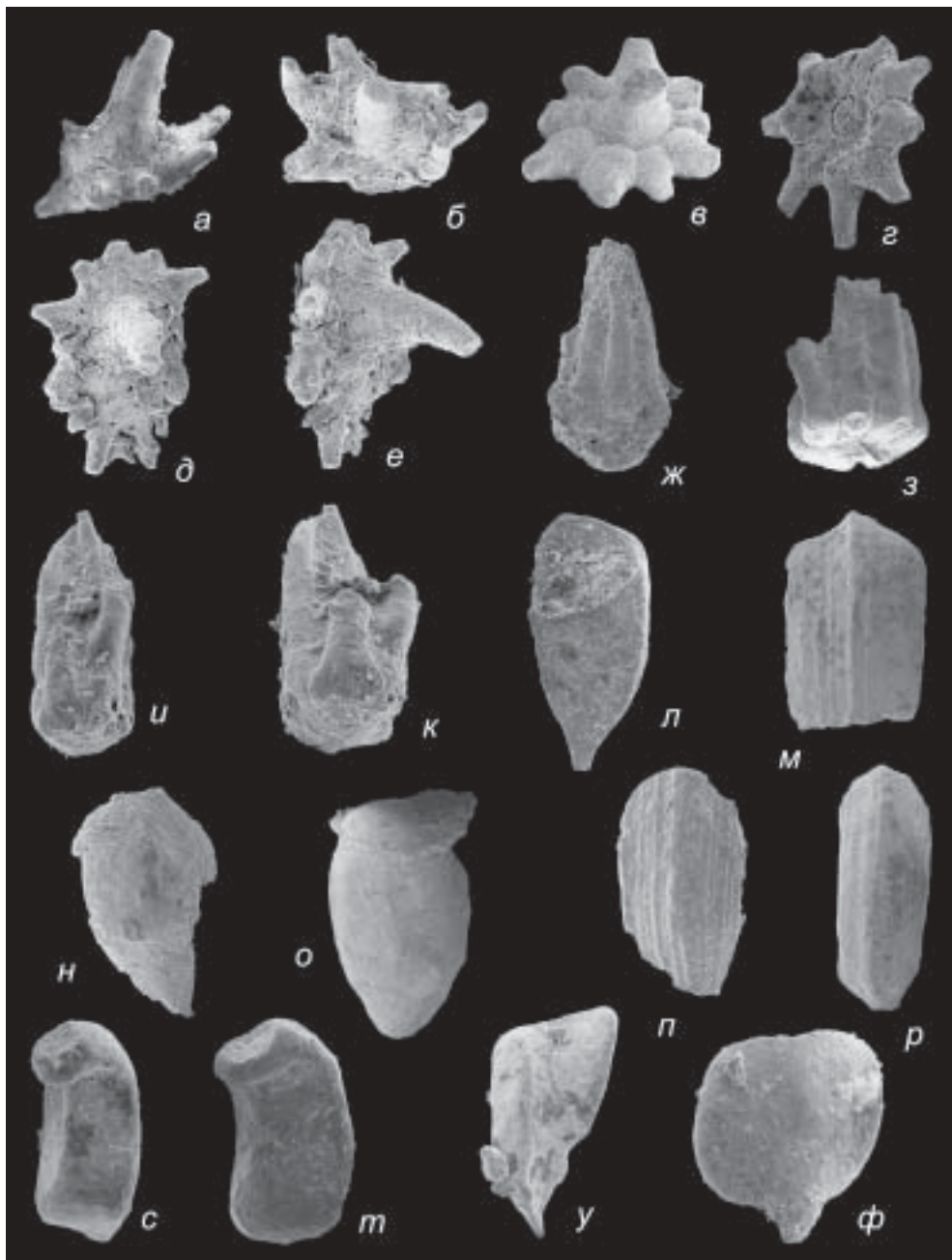


Рис. 1. Зоопроблематики из мейшучунского яруса провинции Юннань; *а, б* — *Chancelloria grosdilovi* Zhuravleva et Korde, 1955: *а* — экз. ПИН, № 4552/2830, сбоку ($\times 18$), *б* — экз. ПИН, № 4552/528, сверху ($\times 39$); формация Чжуцзячин, пачка Дахай; *в, г* — *Chancelloria symmetrica* Vassiljeva, 1985: *в* — экз. ПИН, № 4552/2242, сбоку ($\times 25$); *г* — экз. ПИН, № 4552/2866, снизу ($\times 27$); пачка Дахай; *д, е* — *Chancelloriella bella* Demidenko, 2000; экз. ПИН, № 4552/525: *д* — сверху ($\times 27$); *е* — сбоку ($\times 33$); формация Чжуцзячин, пачка Чжоничунь; *ж, з* — *Platyspinites digitatus* Vassiljeva, 1985: *ж* — экз. ПИН, № 4552/2875, сбоку ($\times 49$); *з* — экз. ПИН, № 4552/2296, косой вид сбоку ($\times 40$); пачка

Дахай; *u, k* — *Platyspinites* sp. nov., экз. ПИН, № 4552/2839: *u* — косой вид сбоку (×52); *k* — косой вид сбоку (×63); пачка Дахай; *l, m* — *Halkieria sacciformis* (Meshkova, 1969): *l* — экз. ПИН, № 4552/2192, пластинчатый склерит снизу (×45); пачка Чжоничунь; *m* — экз. ПИН, № 4552/2862, ножевидный склерит сверху (×26); пачка Дахай; *n, o* — *Halkieria sthenobasis* (Jiang, 1982): *n* — экз. ПИН, № 4552/2250, пластинчатый склерит сверху (×28); *o* — экз. ПИН, № 4552/2424, пластинчатый склерит снизу (×18); пачка Дахай; *n, p* — *Halkieria undulata* Wang, 1994: *n* — экз. ПИН, № 4552/519, пластинчатый склерит сверху (×18); *p* — экз. ПИН, № 4552/2850, серповидный склерит сверху (×24); пачка Дахай; *c, m* — *Halkieria* sp. nov.: *c* — экз. ПИН, № 4552/2065, серповидный склерит снизу (×44); *m* — экз. ПИН, № 4552/2064, серповидный склерит снизу (×50); пачка Чжоничунь; *y, φ* — *Sinosachites flabelliformis* He, 1980: *y* — экз. ПИН, № 4552/2733, сверху (×37); пачка Чжоничунь; *φ* — экз. ПИН, № 4552/2350, сверху (×63); пачка Дахай.

большая часть которых исчезла к концу кембрия. В целом все эти группы составляли основу так называемого архаического биоразнообразия, всестороннее изучение которого представляет чрезвычайный интерес для понимания фундаментальных закономерностей ранней эволюции многоклеточных животных.

Морфологическое изучение является одним из популярных подходов для решения проблем эволюции и систематики древнейших мелкораковинных организмов из различных регионов мира. В результате к настоящему времени в статьях и монографиях, посвященных фауне кембрийского периода, описано огромное число таксонов животных организмов. Однако очевидно, что многие виды зоопроблематик и моллюсков в действительности являются синонимами, вызывая, таким образом, искусственное завышение общего таксономического разнообразия. Цель нашей работы — таксономическое изучение и ревизия раннекембрийских мелкораковинных организмов Китая на видовом и родовом уровнях с целью получения более реальных данных биоразнообразия региона. Для оценки достоверности полученных результатов мы провели ревизию независимо по двум группам фауны — зоопроблематикам и моллюскам.

Нами изучено около 6 тыс. экземпляров зоопроблематик и 5 тыс. экземпляров моллюсков из мейшучунского яруса восточной части провинции Юннань. Образцы пород отобраны из формаций Чжуцзячин (новое название для формации Мейшучунь, см. Zhu et al., 2001, с. 7) и Чунчжуси, вскрытых в разрезах Сяовэйтоушань, Бадаовань и карьере Сяньфен. Этот стратиграфический интервал коррелируется с самой верхней частью немакитдалдынского яруса, основанием томмотского и второй половиной атдабанского ярусов Сибирской платформы (Khomentovsky, Karlova, 1993; Zhuravlev, 1995). Верхней половине томмота и нижней части атдабана в китайских разрезах соответствует перерыв (Zhuravlev, 1995). Разрезы были неоднократно описаны (Zhang et al., 1979; Luo et al., 1980, 1982, 1984, 1994; Qian, Bengtson, 1989; Qian, 1989; Zhu et al., 2005), поэтому большинство зоопроблематик и моллюсков являются широко известными (Jiang, 1980; Qian, Bengtson, 1989).

Изученная нами коллекция зоопроблематик и моллюсков отобрана из нерастворенного осадка, полученного после химического растворения карбонатных пород (20 образцов) 8-10% уксусной кислотой. Коллекция хранится в ПИН РАН, № 4552.

Кроме изученной коллекции ископаемых мы использовали составленный нами аннотированный список зоопроблематик и моллюсков из кембрийских отложений Китая. Список основан на литературе, опубликованной в 1974–2004 гг., и включает 726 номинальных видов, среди которых 492 вида SSF и 234 вида моллюсков. Для каждого номинального вида указано видовое название в первоначальной комбинации, автор и год описания, современный таксономический статус, установленный в ходе проведенной ревизии, список синонимов с библиографическими ссылками, детальное географическое и геологическое распространение и принадлежность к систематической группе.

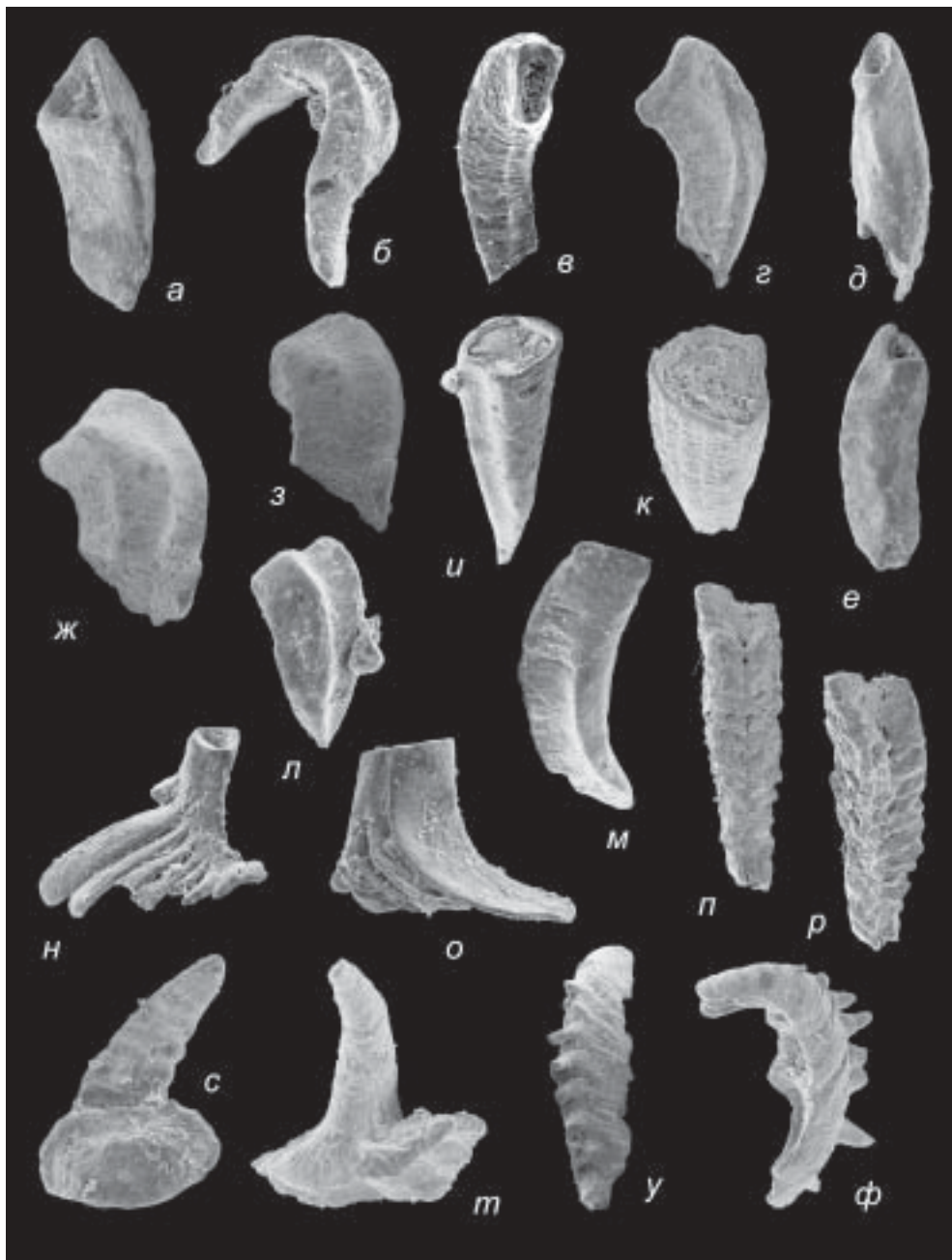


Рис. 2. Зоопроблематики из мейшучунского яруса провинции Юннань; а, б — *Siphogonuchites triangularis* Qian, 1977: а — экз. ПИН, № 4552/2663, левый склерит снизу ($\times 65$); б — экз. ПИН, № 4552/2144, косой вид левого склерита ($\times 84$); пачка Чжоничунь; в, г — *Lopochites latazonalis* Qian, 1977: в — экз. ПИН, № 4552/559, косой вид снизу ($\times 30$); г — экз. ПИН, № 4552/558, сбоку ($\times 21$); пачка Чжоничунь; д, е — *Siphogonuchitidae* gen. et sp. nov.: д — экз. ПИН, № 4552/2960, снизу ($\times 70$); е — экз. ПИН, № 4552/2593, снизу ($\times 46$); пачка Чжоничунь; ж, з — *Lopochites quadrogonus* Qian, 1984, экз. ПИН, № 4552/2836: ж — сбоку ($\times 33$); з — косой вид сбоку склерита с дистального конца ($\times 32$); пачка Дахай; и, к — *Lomasulcachites macrus* Qian et Jiang, 1982: и — экз. ПИН,

№ 4552/2507, косой вид сбоку склерита со стороны основания ($\times 34$); пачка Чжоничунь; *k* — экз. ПИН, № 4552/2613, косой вид сбоку склерита со стороны основания ($\times 70$); *l, m* — *Drepanochites dilatatus* Qian et Jiang, 1982: *l* — экз. ПИН, № 4552/2757, сверху ($\times 52$); *m* — экз. ПИН, № 4552/2204, косой вид склерита со стороны основания ($\times 63$); пачка Чжоничунь; *n, o* — *Dabashanites mirus* Chen, 1979: *n* — экз. ПИН, № 4552/2953, косой вид ($\times 112$); *o* — экз. ПИН, № 4552/2711, снизу ($\times 117$); пачка Чжоничунь; *p* — *Quadrosiphogonuchites curvatornatus* Chen, 1982, экз. ПИН, № 4552/518: *n* — сбоку ($\times 22$); *p* — косой вид со стороны основания ($\times 23$); пачка Дахай; *c, m* — *Zhijinites longistriatus* Qian, 1978: *c* — экз. ПИН, № 4552/2624, вид сбоку ($\times 105$); *m* — экз. ПИН, № 4552/2601 ($\times 69$); пачка Чжоничунь; *y, ϕ* — *Paracarinachites sinensis* Qian et Jiang, 1982: *y* — экз. ПИН, № 4552/2505, косой вид сбоку ($\times 27$); *ϕ* — экз. ПИН, № 4552/2769, косой вид сбоку ($\times 52$); пачка Чжоничунь.

Проведенное морфологическое изучение ископаемых остатков из нашей коллекции и таксонов, известных нам из литературных источников, позволило провести таксономическую ревизию зоопроблематик и моллюсков из нижнего кембрия Китая.

В коллекции SSF установлено 38 валидных видов 31 рода (среди них 8 новых видов и 4 новых рода), относящихся к следующим группам зоопроблематик: ханцеллорииды, халкиерииды, сифогонухитиды, жизинитиды, птеромииды, протоконодонты, хиолиты, хиолительминты, купитецииды и др. (рис. 1–3). Коллекция моллюсков представлена 28 валидными видами 21 рода, среди которых были установлены 2 новых вида (рис. 4, 5).

Результаты таксономической ревизии видов зоопроблематик и моллюсков, представленных в изученной коллекции, приведены на табл. 1, 2 и рис. 6, 7. Они основаны на материале только из нижнего кембрия Китая, даже если вид имеет более широкое географическое распространение и известен за пределами изученного региона. Для каждого валидного вида мы подсчитали общее количество упоминаний (показывает распространенность вида), количество упоминаний в сочетании с другими родами; количество синонимов и количество упоминаний в качестве синонимов (главным образом, отражает изменчивость вида). Кроме того, для каждого вида указаны количество ошибочных определений и упоминаний в открытой номенклатуре.

Далее проведем краткий таксономический анализ изученных мейшучунских комплексов зоопроблематик и моллюсков. Наиболее часто встречающимися зоопроблематиками в нижнекембрийских отложениях Китая (рис. 6) являются хиолиты *Conotheca subcurvata* (Yu, 1974) (58 цитат) и сифогонухитиды *Siphogonuchites triangularis* Qian, 1977 (34 цитаты). Вид неясной систематической принадлежности *Archaeooides granulatus* Qian, 1977 (24 цитаты) и представитель жизинитид *Zhijinites longistriatus* Qian, 1978 (24 цитаты) также являются широко распространенными формами. Среди изученных моллюсков наиболее часто цитируемыми и, следовательно, самыми распространенными видами являются *Latouchella korobkovi* (Vostokova, 1962), *Ocruranus finial* Liu, 1979 и *Igorella maidipingensis* (Yu, 1974) (56, 38 и 22 цитаты соответственно) (рис. 7).

Среди общего количества упоминаний 38 видов SSF в некорректных родовых комбинациях (117) наиболее часто употребляемыми являются *C. subcurvata* (42), *S. triangularis* (20) и *Cupittheca mira* (He in Qian, 1977) (15). Количество упоминаний в некорректных родовых сочетаниях велико почти для всех видов моллюсков, а общее их число — 141 для 28 валидных видов. Все это является результатом недостаточности систематических и таксономических исследований кембрийских мелкораковинных окаменелостей Китая.

Проблематики *C. subcurvata* и *S. triangularis* имеют наибольшее число младших синонимов — по 9 и 7 соответственно (рис. 6). Наличие большого числа синонимов у этих видов обусловлено сильной морфологической изменчивостью склеритов *S. triangularis*,

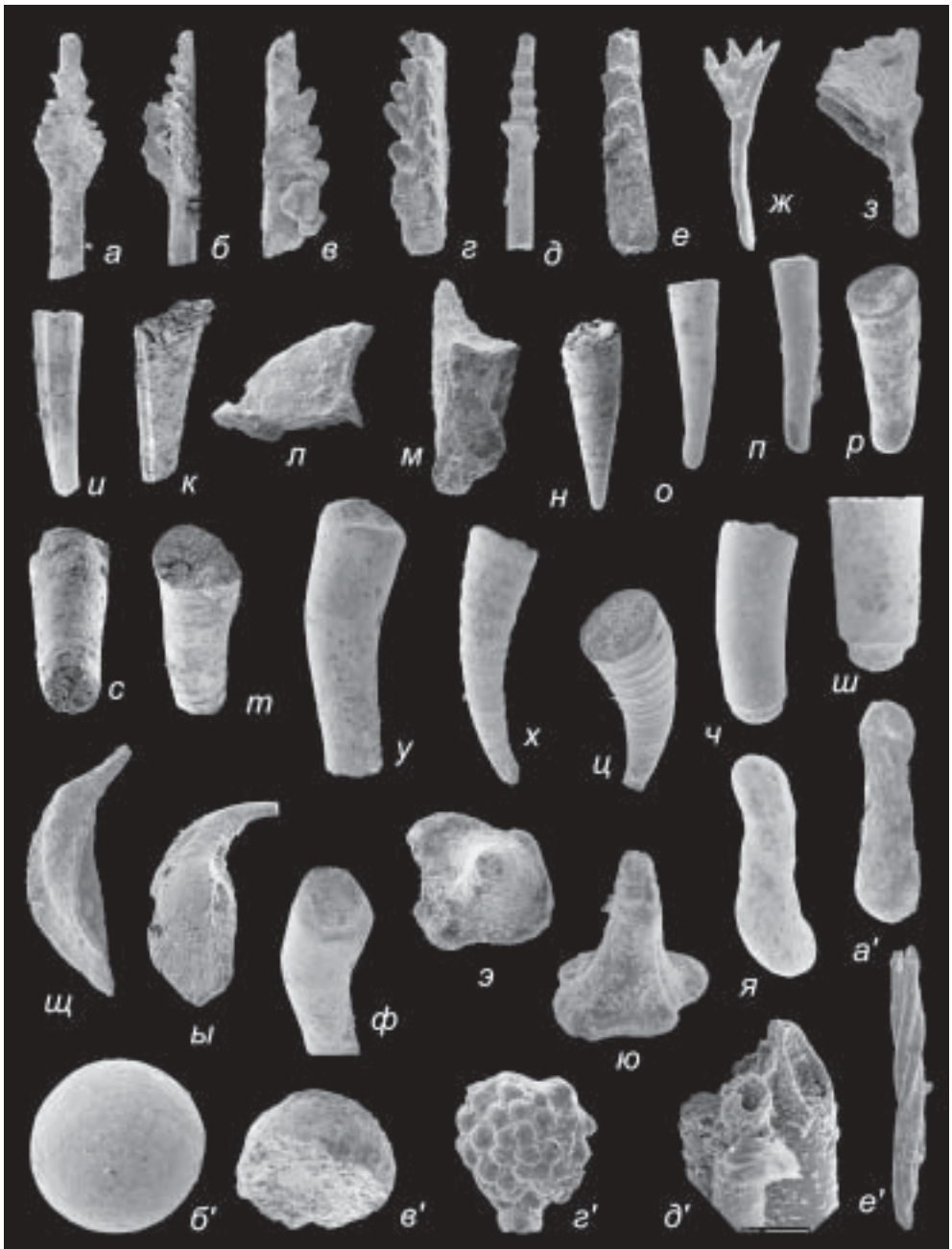


Рис. 3. Зоопроблематики из мейшучунского яруса провинции Юннань; *а, б* — *Pteromus jungus* Wang, 1994: *а* — экз. ПИН, № 4552/263, сверху ($\times 19$); *б* — экз. ПИН, № 4552/260, косой вид сбоку ($\times 18$); пачка Дахай; *в, г* — *Pteromus rapius* Wang, 1994: *в* — экз. ПИН, № 4552/2594, вид сверху ($\times 37$); *г* — экз. ПИН, № 4552/2748, косой вид сбоку ($\times 37$); пачка Чжоничунь; *д, е* — *Brushenodus prionodes* Jiang, 1982: *д* — экз. ПИН, № 4552/2641, сверху ($\times 15$); *е* — экз. ПИН, № 4552/2693, косой вид сверху ($\times 33$); пачка Чжоничунь; *ж, з* — *Scoponodus renustus* Jiang, 1982; *ж* — экз. ПИН, № 4552/2814, сбоку ($\times 39$); *з* — экз. ПИН, № 4552/2658, косой вид сбоку ($\times 41$); пачка Чжоничунь; *и, к* — *Protohertzina unguiformis* Missarzhevsky, 1973; *и* — экз. ПИН, № 4552/2069, вид

сбоку (×13); пачка Чжоничунь; *к* — экз. ПИН, № 4552/521, косой вид сбоку (×10); пачка Дахай; *л*, *м* — *Mongolodus* sp. nov., экз. ПИН, № 4552/2491: *л* — сбоку (×39), *м* — косой вид сбоку со стороны основания (×45); пачка Чжоничунь; *н*, *о* — *Conotheca subcurvata* (Yu, 1974): *н* — экз. ПИН, № 4552/570, косой вид со стороны устья (×14); *о* — экз. ПИН, № 4552/2269, сбоку (×21); пачка Дахай; *п*, *р* — *Paragloborilus subglobosus* He, 1977: *п* — экз. ПИН, № 4552/568, вид сбоку (×9); *р* — экз. ПИН, № 4552/2093, косой вид со стороны устья (×12); пачка Дахай; *с*, *т* — *Exilitheca fangchengensis* Qian, 1989; экз. ПИН, № 4552/564, формация Чунчжуси, пачка Юаньшань: *с* — косой вид со стороны макушки (×36); *т* — косой вид со стороны устья (×29); *у*, *ф* — *Huolithellidae* gen. et sp. nov.; экз. ПИН, № 4552/2405: *у* — сбоку (×15); *ф* — косой вид со стороны устья (×14); пачка Дахай; *х*, *ц* — *Annelitellus yangtzensis* Qian, 1989: *х* — экз. ПИН, № 4552/2243, сбоку (×14); пачка Дахай; *ц* — экз. ПИН, № 4552/550, косой вид со стороны устья (×23); пачка Чжоничунь; *ч*, *ш* — *Cupittheca mira* (He, 1977): *ч* — экз. ПИН, № 4552/540, сбоку (×15); пачка Чжоничунь; *ш* — экз. ПИН, № 4552/2285, вид сбоку (×23); пачка Дахай; *щ*, *ы* — *Cyrtochites pinnoides* Qian, 1984, экз. ПИН, № 4552/2469: *щ* — со спинной стороны (×26); *ы* — косой вид со спинной стороны (×23); пачка Чжоничунь; *э*, *ю* — *Archaeopetatus* sp. nov., экз. ПИН, № 4552/2654: *э* — сверху (×58); *ю* — сбоку (×73); пачка Чжоничунь; *я*, *а'* — *Rhabdochites exasperatus* He, 1984: *я* — экз. ПИН, № 4552/2103, сбоку (×11); *а'* — экз. ПИН, № 4552/562, сбоку (×7); пачка Дахай; *б'*, *в'* — *Archaeooides granulatus* Qian, 1977: *б'* — экз. ПИН, № 4552/523, сбоку (×18); *в'* — экз. ПИН, № 4552/2359, косой вид снизу (×20); пачка Дахай; *з'* — Gen. et sp. nov. 1, экз. ПИН, № 4552/2886, сбоку (×55); пачка Чжоничунь; *д'*, *е'* — Gen. et sp. nov. 2, экз. ПИН, № 4552/2880: *д'* — фрагмент склерита, *е'* — сбоку (×37); пачка Чжоничунь.

«провоцировавшей» описание новых видов, и ошибочными определениями раковин и ядер *S. subcurvata*, которые хотя и не обладают столь сильной изменчивостью, но являются трудно определяемыми, особенно в случае плохой сохранности материала, из-за наличия признаков, характерных как для хиолитов, так и для представителей других групп зоопроблематик (округлое поперечное сечение раковины, скульптура в виде поперечных линий нарастания).

Установлено, что наибольшим количеством синонимов среди моллюсков обладают виды *L. korobkovi* и *O. finial*, а именно по 13 младших синонимов для каждого вида (рис. 7). Это объясняется сильной морфологической изменчивостью *L. korobkovi*, форма раковин которых изменяется от относительно низкой и широкой до высокой и узкой, а скульптура наружной поверхности варьирует от почти гладкой до груборебристой. Кроме того, различные стадии онтогенетического развития этой формы описаны как самостоятельные виды. Другой специфический признак, характерный для *L. korobkovi*, — тип симметрии. В нашей коллекции из Китая и в обильном материале с территории Сибирской платформы найдены экземпляры с симметричными, а также право- и левозакрученными раковинами. Отклонение от планоспиральной формы вызвано слабым смещением завитка от плоскости симметрии влево или вправо и (или) небольшим вздутием последнего оборота с какой-либо стороны. Как показывает анализ встречаемости, подобные формы могут происходить из одного образца породы. Поэтому очевидно, что в данном случае тип симметрии подвержен внутривидовой изменчивости и систематического значения не имеет. В результате следующие номинальные виды мы рассматриваем в качестве младших синонимов *L. korobkovi*: *Oelandiella sibirica* Vostokova, 1962; *Latouchella raricostata* Yu in Lu et al., 1979 [nom. nud.]; *Archaeospira ornata* Yu, 1979; *Archaeospira imbricata* Yu, 1979; *Yangtzespira exima* Yu, 1979; *Latouchella sonlingpoensis* Chen et Zhang, 1980; *Yangtzespira regularis* Jiang, 1980; *Huanglingella polycostata* Chen, Chen et Zhang, 1981; *Yangtzespira xindianensis* Yu, 1981; *Yangtzespira multicostata* He in Xing et al., 1984; *Gibbaspira acutumbonalis* He, 1984; *Uncinaspira ruidocostata* He, 1984; *Uncinaspira pristina* He, 1984; и, возможно, *Yunnanospira multiribis* Jiang, 1980.

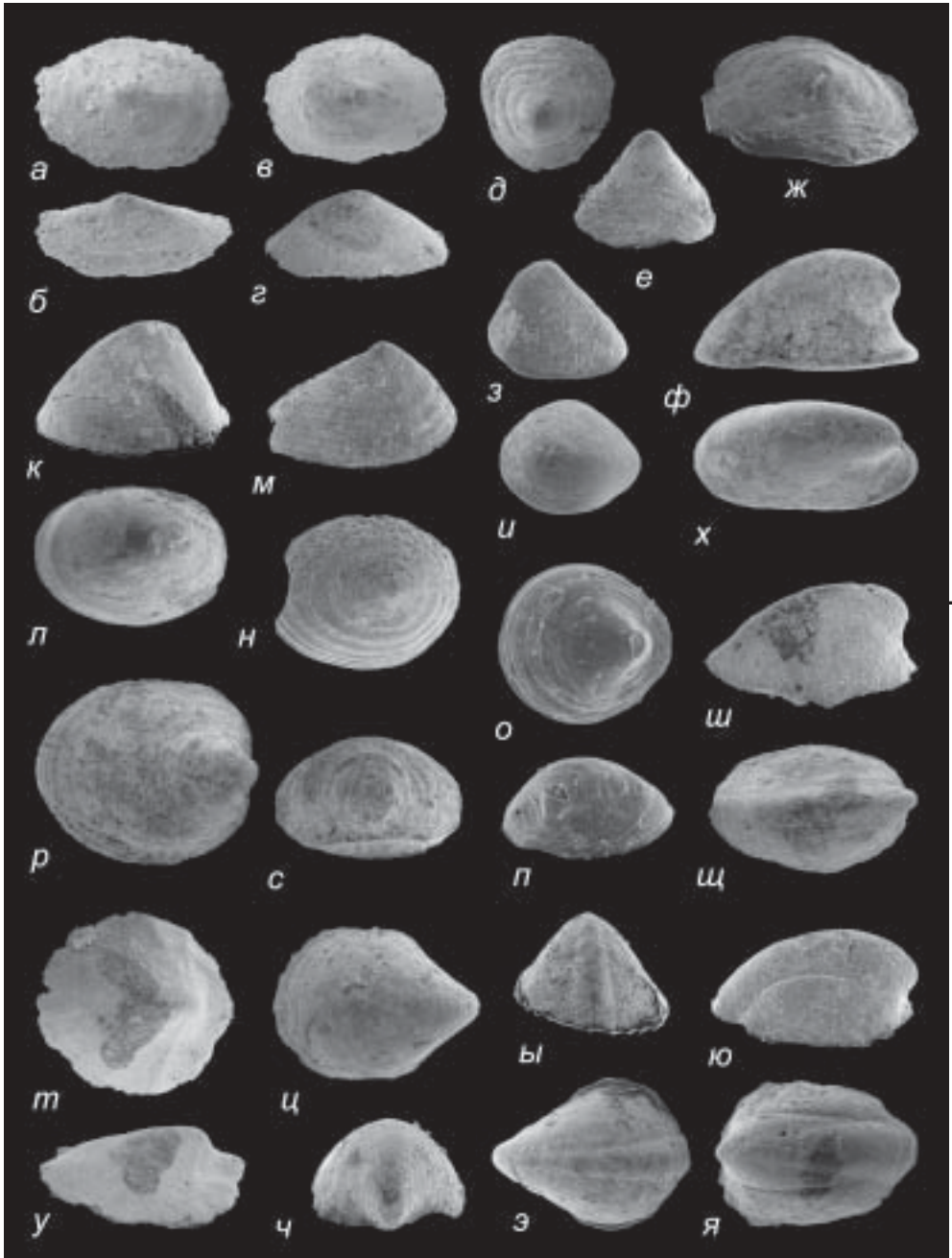


Рис. 4. Моллюски из мейшучунского яруса провинции Юннань; а, б — *Truncatoconus campylurus* (Jinag, 1980); экз. ПИН, № 4552/1506, внутреннее ядро ($\times 22$): а — сверху, б — справа; пачка Чжоничунь; в, г — *Truncatoconus yichangensis* Yu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1532, внутреннее ядро ($\times 21$): в — сверху, г — справа; пачка Дахай; д, е — “*Scenella*” sp. nov.; экз. ПИН, № 4552/1463, внутреннее ядро ($\times 14$): д — сверху, е — косой вид сзади; пачка Дахай; ж — “*Scenella*” *undulata* Yu, 1981; экз. ПИН, № 4552/105, внутреннее ядро, косой вид сзади ($\times 13$); пачка Чжоничунь; з, и — *Pseudoscenella hujingtansensis* (Yu, 1979); экз. ПИН, № 4552/0300, внутреннее ядро ($\times 14$): з — косой

вид слева, *u* — сверху; пачка Дахай; *к, л* — *Pseudoscenella* sp. nov.; экз. ПИН, № 4552/1140, внутреннее ядро (×10): *к* — косой вид слева, *л* — сверху; пачка Чжоничунь; *м, н* — *Aegitellus placus* (Jiang in Luo et al., 1982); экз. ПИН, № 4552/1373, раковина (×26): *м* — косой вид слева, *н* — сверху; пачка Чжоничунь; *о, п* — *Emarginoconus mirus* Yu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1030, раковина (х 38): *о* — сверху, *п* — косой вид сзади; пачка Дахай; *р, с* — *Helcionella explanata* (Feng, Sun et Qian, 2000); экз. ПИН, № 4552/1120, внутреннее ядро (×10): *р* — сверху, *с* — косой вид сзади; пачка Чжоничунь; *т, у* — *Helcionella radiata* (Yu, 1979); экз. ПИН, № 4552/1498, внутреннее ядро (×19): *т* — сверху, *у* — косой вид слева; пачка Дахай; *ф, х* — *Bemella simplex* Yu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1010, внутреннее ядро (×15): *ф* — слева, *х* — косой вид сверху; пачка Дахай; *ц, ч* — *Absidaticonus ovatus* (He et Yang, 1982); экз. ПИН, № 4552/1295, раковина (×42): *ц* — сверху, *ч* — сзади; пачка Чжоничунь; *ш, щ* — *Protoconus elegans* (Yu, 1979); экз. ПИН, № 4552/1467, внутреннее ядро (×23): *ш* — косой вид слева, *щ* — сверху; пачка Дахай; *ы, э* — *Igarkiella mirabilis* (Yu, 1979); экз. ПИН, № 4552/1127, внутреннее ядро (×14): *ы* — косой вид спереди, *э* — сверху; пачка Чжоничунь; *ю, я* — *Protoconus crestatus* Yu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1530, внутреннее ядро (×27): *ю* — косой вид слева, *я* — сверху; пачка Дахай.

Большое число младших синонимов у *O. finial* вызвано различными формами сохранности тонкой и хрупкой раковины этого вида, что обусловило неоправданное число описаний в качестве самостоятельных видов. Следующие номинальные виды признаются нами как младшие синонимы *O. finial*: *Stephaconus subpentaedrus* Jiang, 1980; *Stoliconus vemeres* Jiang, 1980; *Stoliconus usitatus* Jiang, 1980; *Poststephaconus tentes* Jiang, 1980; *Pileoconus veloides* Jiang, 1980; *Chengjiangoconus trilophodes* He et Yang, 1982; *Dengyingoconus trianguliformis* Chen et Xiong in Xing et al., 1984; *Ocruranus regularis* Liu, 1987; *Liorichita sublaevis* Liu, 1987; *Gotlandochiton? minimus* Yü, 1987; *Meishucunchiton vulgaris* Yü, 1987; *Parascenella typica* Chen et Xiong in Xing et al., 1984; и, возможно, *Runnegarochiton modestus* Yü, 1987.

Наибольшее количество ошибочных определений зоопроблематик (рис. 6) установлено для склеритов *Halkieria sthenobasis* (Jiang, 1982) (6) и *S. triangularis* (3), что объясняется значительной морфологической изменчивостью склеритов *S. triangularis* и сложностью видовой диагностики халкиерид благодаря наличию трех морфологических типов склеритов.

Количество ошибочных определений среди моллюсков (рис. 7) велико для *L. korobkovi* (8), *I. maidipingensis* (6), *I. emeiensis* (Yu, 1987) (5) и *Obtusococonus honorabilis* (Qian, Chen et Chen, 1979) (4), что вызвано сильной морфологической изменчивостью этих видов. Например, *L. korobkovi* часто ошибочно определяют как *Bemella jacutica* (Missarzhevsky in Rozanov et Missarzhevsky, 1966), *Igorella unguolata* Missarzhevsky in Rozanov et al., 1969, *Anabarella emeiensis* Yu, 1987 и *Maidipingoconus maidipingensis* (Yu, 1974). Анализ изображений в опубликованных работах показывает, что главным образом все эти ошибки были сделаны для ювенильных экземпляров *L. korobkovi*.

I. maidipingensis ошибочно определяют как *Bemella simplex* Yu, 1979, *Bemella costa* Zhou et Xiao, 1984, *Archaeospira regularis* (Jiang, 1980) и *L. korobkovi*. Эти ошибки обусловлены морфологической изменчивостью *I. maidipingensis*, некоторые экземпляры которой действительно напоминают упомянутые выше виды, и только репрезентативные выборки позволяют правильно идентифицировать ряд экземпляров этого вида.

Таким образом установлено, что общее число синонимов для изученных видов велико: для 38 валидных видов зоопроблематик установлен 51 синоним, а для 28 валидных видов моллюсков — 59 синонимов. Поэтому реальное таксономическое разнообразие мейшучунского комплекса зоопроблематик провинции Юннань более чем в 2,5 раза ниже, а малакокомплекса в 3 раза ниже, чем количество описанных номинальных видов (89

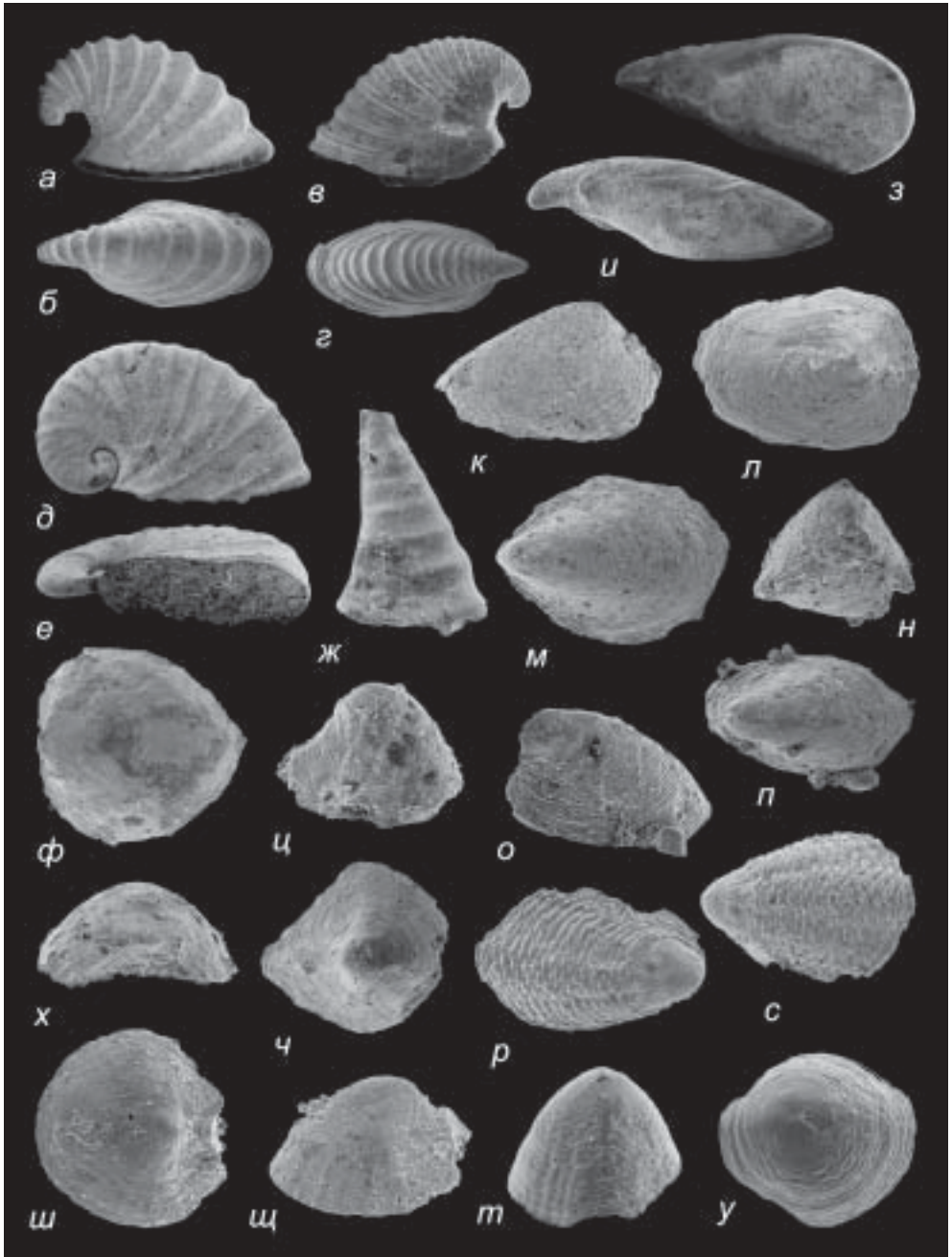


Рис. 5. Моллюски из мейшучунского яруса провинции Юннань; *а, б* — *Igorella emeiensis* (Yu, 1987); экз. ПИН, № 4552/136, раковина ($\times 9$): *а* — косой вид справа, *б* — сверху; пачка Чжоничунь; *в, г* — *Igorella maidipingensis* (Yu, 1974); экз. ПИН, № 4552/144, внутреннее ядро ($\times 15$): *в* — слева, *г* — сверху; пачка Чжоничунь; *д, е* — *Latouchella korobkovi* (Vostokova, 1962); экз. ПИН, № 4552/147, внутреннее ядро ($\times 10$): *д* — справа, *е* — косой вид со стороны устья; пачка Чжоничунь; *ж* — *Obtusoconus honorabilis* (Qian, Chen et Chen, 1979); экз. ПИН, № 4552/1167; внутреннее ядро справа ($\times 35$); пачка Чжоничунь; *з, и* — *Xianfengella prima* He et Yang, 1982; экз. ПИН, № 4552/120,

внутреннее ядро ($\times 10$): *з* — косой вид со стороны устья, *и* — справа; пачка Дахай; *к*, *л* — *Aegides seperbes* Jiang, 1980; экз. ПИН, № 4552/1503; раковина ($\times 17$): *к* — косой вид слева, *л* — сверху; пачка Дахай; *м*, *н* — *Yunnanopleura biformis* Yu, 1987; раковина: *м* — экз. ПИН, № 4552/1351 ($\times 25$), *н* — экз. ПИН, № 4552/1019 ($\times 31$); пачка Чжоничунь; *о*, *п* — *Purella arcana* Valkov, 1987; экз. ПИН, № 4552/1353, раковина ($\times 36$): *о* — косой вид справа, *п* — сверху; пачка Чжоничунь; *р*, *с* — *Sanopoconus superatus* (Feng, Sun et Qian, 2001); экз. ПИН, № 4552/1339, раковина ($\times 43$): *р* — сверху, *с* — косой вид спереди; пачка Чжоничунь; *т*, *у* — *Xiadongoconus luminosus* Yu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1393, раковина ($\times 32$): *т* — косой вид сверху, *у* — сверху; пачка Чжоничунь; *ф*, *х* — *Eohalobia diandongensis* Jiang in Luo et al., 1982; экз. ПИН, № 4552/1514, внутреннее ядро ($\times 25$): *ф* — сверху, *х* — сзади; пачка Дахай; *и*, *ч* — *Ocruranus trulliformis* (Jiang, 1980); *и* — экз. ПИН, № 4552/2747, раковина ($\times 54$), *ч* — экз. ПИН, № 4552/2551, раковина ($\times 43$); пачка Чжоничунь; *ш*, *щ* — *Ocruranus finial* Liu, 1979; экз. ПИН, № 4552/1483, раковина ($\times 25$): *ш* — сверху, *щ* — косой вид слева; пачка Дахай

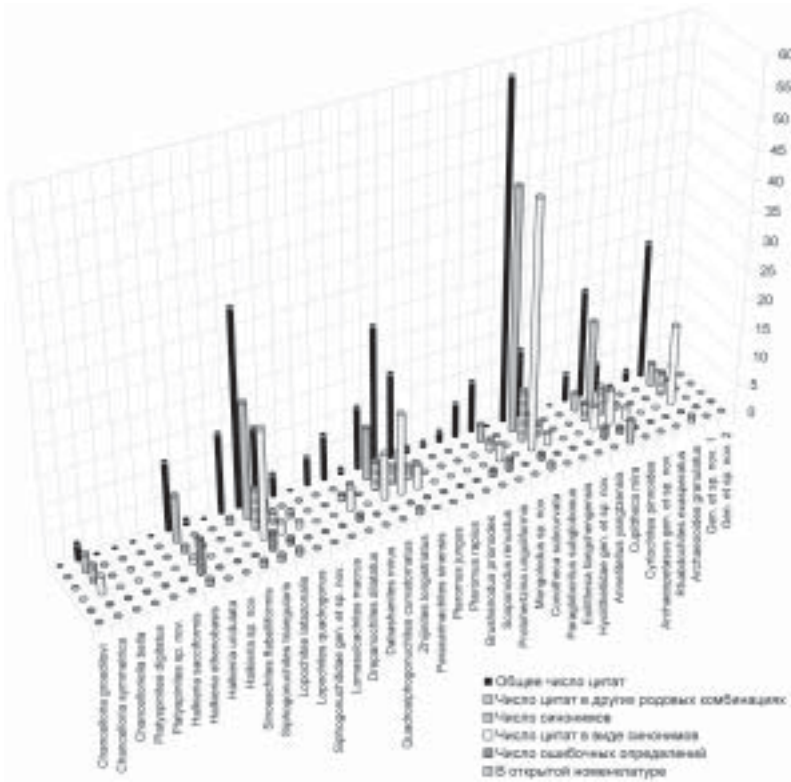


Рис. 6. Результаты таксономической ревизии зоопроблематик из мейшучунского яруса провинции Юннань.

номинальных видов зоопроблематик, 87 номинальных видов моллюсков). Важно подчеркнуть, что в ходе независимых исследований двух групп мелкораковинной фауны мы получили очень близкие результаты — завышение разнообразия в 2,5 и 3 раза. Это, несмотря на всю субъективность работы ревизирующего, позволяет оценивать полученные результаты как близкие к действительности.

Комплекс мелкораковинных окаменелостей мейшучунского яруса провинции Юннань принадлежит к числу наиболее богатых фаун Китая, так как он составляет до 1/3

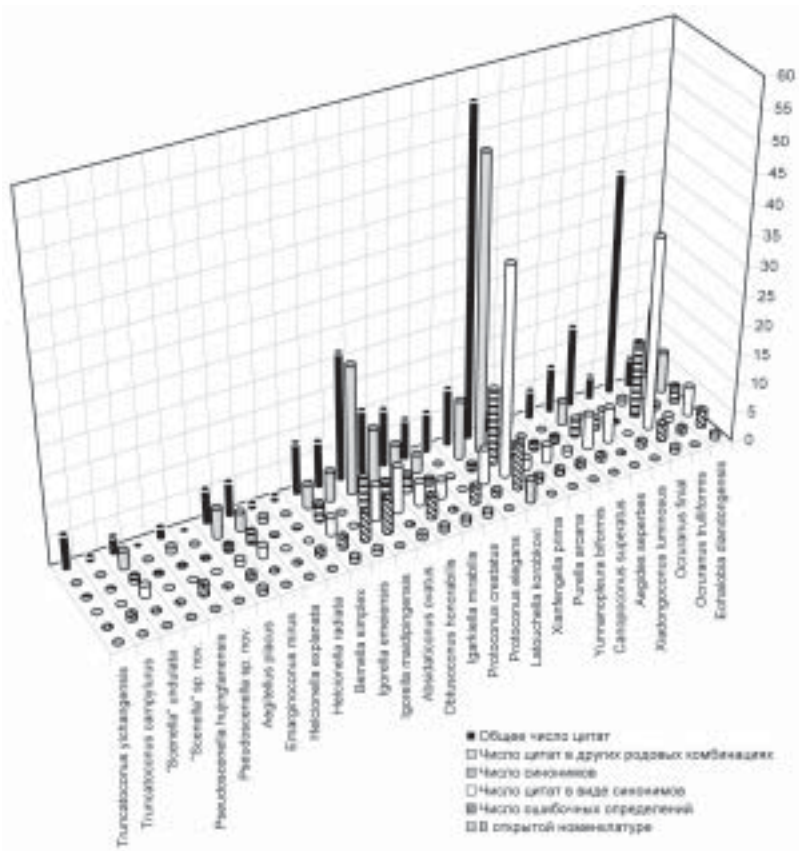


Рис. 7. Результаты таксономической ревизии моллюсков из мейшучунского яруса провинции Юннань.

всех описанных номинальных видов моллюсков и до 1/5 всех описанных номинальных видов зоопроблематик из всех нижнекембрийских местонахождений региона. Основываясь на этом, мы попытались оценить общее разнообразие кембрийских мелкораковинных окаменелостей, описанных с территории Китая. Экстраполируя данные, полученные по ревизии кембрийских таксонов провинции Юннань, на общее число описанных видов (около 500 номинальных видов SSF и 250 номинальных видов моллюсков), можно прийти к выводу, что общее число валидных видов зоопроблематик видимо около 210, а валидных видов моллюсков вряд ли более 80 (рис. 8).

Таким образом, общее таксономическое разнообразие кембрийской мелкораковинной фауны Китая, основанное на числе номинальных видов, в значительной степени завышено благодаря большому числу описанных синонимов. Наши исследования локальной фауны провинции Юннань установили 51 младший синоним для 31 вида зоопроблематик и 59 младших синонимов для 28 видов моллюсков, т.е. число описанных видов в 2,5—3 раза превышает число валидных. Такие близкие результаты получены в ходе независимой таксономической ревизии двух групп мелкораковинных окаменелостей — зоопроблематик и моллюсков, что говорит в пользу объективности исследования. Вероятно, близкое соотношение числа номинальных и валидных видов справедливо и для всей кембрийской



Рис. 8. Соотношение между числом номинальных видов, синонимов и валидных видов зоопроблематик и моллюсков, установленных в мейшучунском ярусе провинции Юннань, и экстраполяция на общее таксономическое разнообразие зоопроблематик и моллюсков нижнего кембрия Китая.

мелкораковинной фауны Китая. Поэтому общее число валидных видов зоопроблематик оценивается нами около 210, а моллюсков — не более 80. Проведенные исследования показали, что разнообразие кембрийских скелетных организмов Китая сопоставимо с таковым Сибирской платформы.

Работа поддержана Программой Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-48367), грантами Президента РФ на поддержку молодых российских ученых и ведущих научных школ №№ НШ-974.2003.5, НШ-6186.2006.5 и МК-723.2004.4, Фондом содействия отечественной науке. Результаты исследования были доложены на 4-м Международном симпозиуме по кембрийской системе (Китай, Нанкин, 2005 г.), участие авторов в котором было поддержано Программой Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и «Cambrian Foundation».

Литература

- Conway Morris. 1993. The fossil record and early evolution of the Metazoa // *Nature*. Vol. 361. P. 219–225.
- Jiang Zh. 1980. Monoplacophorans and gastropods fauna of the Meishucunian Stage from the Мейшучунь section, Yunnan // *Acta geol. sin.* No. 2. P. 112–123.
- Khomentovsky V.V., Karlova G.A. 1993. Biostratigraphy of the Vendian-Cambrian beds and the lower Cambrian boundary in Siberia // *Geol. Mag.* Vol. 130. No. 1. P. 29–45.
- Luo H., Jiang Zh., Xu Zh. et al. 1980. On the Sinian-Cambrian boundary of Meishucun and Wangjiawan, Jinning County, Yunnan // *Acta geol. sin.* No. 2. P. 95–111.

- Luo H., Jiang Zh., Wu X. et al. 1982. The Sinian-Cambrian boundary in Eastern Yunnan, China. Yunnan: People's Republic of China. 267 p.
- Luo H., Jiang Zh., Wu X. et al. 1984. Sinian-Cambrian boundary stratotype section at Meishucun, Jinning, Yunnan, China. Yunnan: People's Republic of China. 154 p.
- Luo H., Jiang Zh., Tang L. 1994. Stratotype section for Lower Cambrian stages in China. Kunming: Yunnan Sci. and Technol. Press. 184 p.
- Qian Y. 1989. Early Cambrian small shelly fossils of China with special reference to the Precambrian-Cambrian Boundary. Vol. 2. Nanjing: Nanjing Univ. Publ. House. 342 p.
- Qian Y., Bengtson S. 1989. Palaeontology and biostratigraphy of the early Cambrian Meishucunian Stage in Yunnan Province, South China // *Fossils and Strata*. Vol. 24. P. 1–156.
- Zhang W., Yuan K., Zhou Zh. et al. 1979. The Cambrian of Southwestern China // *Carbonate biostratigraphy of southwestern China*. Beijing: Sci. Press. P. 39–107.
- Zhu M., Li G., Zhang J. et al. 2001. Early Cambrian stratigraphy of east Yunnan, southwestern China: a synthesis // *Acta palaeontol. sin.* Vol. 40. Suppl. P. 4–39.
- Zhu M., Li G., Hu Sh., Zhao F. 2005. Ediacaran – Cambrian boundary stratigraphy at Meishucun, Jinning County, and fossil quarries of the Early Cambrian Chengjian Biota near Haikou, Kunming City, Yunnan, China // *Cambrian System of China and Korea: Guide to field excursions*. Hefei: Univ. Sci. and Technol. China Press. P. 13–29.
- Zhuravlev A.Yu. 1995. Preliminary suggestions on the global Early Cambrian zonation // *Morocco' 95, The Lower-Middle Cambrian standard of western Gondwana*. G. Geyer, E. Landing, eds. *Berin-geria. Spec.* Issue 2. P. 147–160.

УДК 551.73

Геологические события в палеозое Алтае-Саянской складчатой области и их отражение в палеогеографических и седиментационных обстановках и в палеобиотах

Н.В. Сенников

Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, Новосибирск

E-mail: sennikovnv@uiggm.nsc.ru

Рассмотрены главные события в палеозойской истории развития геологических структур Алтае-Саянской складчатой области. Определена тесная взаимосвязь таких событий с изменениями очертаний палеобассейнов и рельефом их дна, а также с характером модификаций процессов осадконакопления. Показана прямая зависимость изменений состава и структуры, а также характера расселения фаунистических сообществ от палеогеографических перестроек и связанных с ними трансформаций фациальных обстановок осадконакопления.

Ключевые слова: палеозой, Алтае-Саянская складчатая область, этапы орогении, палеогеография, палеобиоты.

Алтае-Саянская складчатая область (АССО) представляет собой мозаично-блоковую структуру Центрально-Азиатского складчатого пояса и включает ряд крупных геологических структур, в строении которых участвуют палеозойские образования различного генезиса — Рудный Алтай, Горный Алтай, Салаир, Кузнецкий Алатау, Минуса, Западный Саян, Тува (рис. 1). Как считает большинство исследователей, современная структура АССО сформировалась в результате последовательного приращения к Сибирскому континенту разновозрастных орогенных поясов (Моссаковский и др., 1993; Берзин и др., 1994; Диденко и др., 1994; Шенгер и др., 1994; Добрецов, 2003).

Для раннего и среднего палеозоя АССО проведен цикл палеонтолого-стратиграфических работ (Елкин, Изох и др., 1994; Елкин, Сенников и др., 1994; Елкин и др., 1997; Елкин, Сенников, 1998; Сенников и др., 2000), установивший закономерности в распределении обстановок седиментации по исследуемой территории, характер цикличности осадконакопления, закономерность проявления глобальной трансгрессивно-регрессивной направленности, этапность в развитии органического мира и зависимость площадного распределения фаунистических сообществ от обстановок осадконакопления. Из всей перечисленной гаммы седиментологических и биотических параметров палеозойских

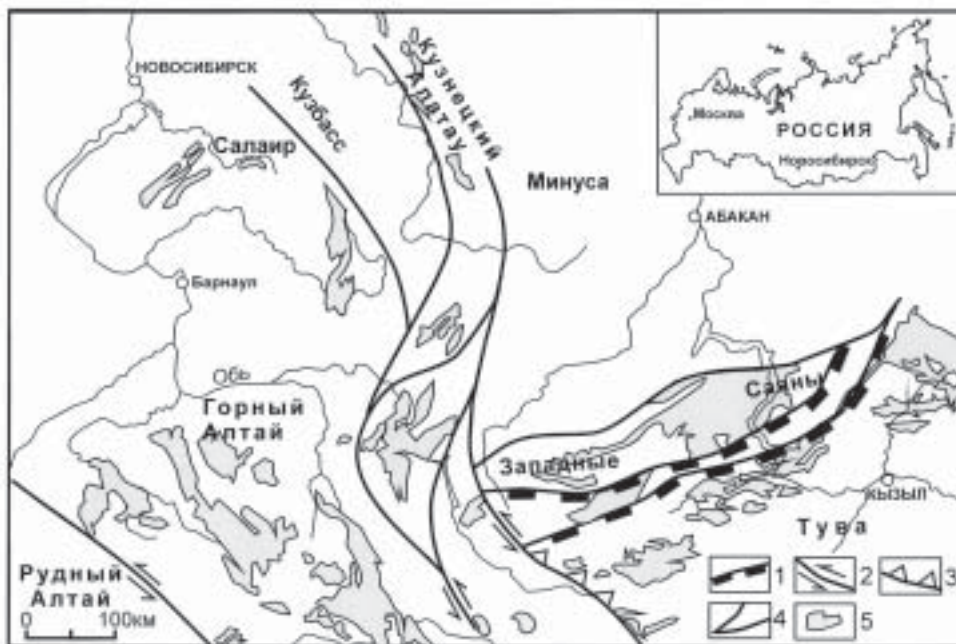


Рис. 1. Блоковое строение Алтае-Саянской складчатой области. 1–4 — глубинные разломы: 1 — сутурные зоны, 2 — зоны главных сдвигов, 3 — зоны сдвига-надвигов, 4 — границы крупных тектонических зон, 5 — поля выходов максимально развитых по площади ордовикских отложений.

бассейнов АССО в настоящей работе рассмотрены только те, которые, по мнению автора, имеют региональную природу. Они являются отражением процессов возникновения и развития отдельных крупных геологических объектов (структур) (например, вулканических дуг и задуговых бассейнов), а также взаимодействия вулканических дуг, террейнов и микроконтинентов друг с другом и с Сибирским континентом.

При определении возраста всех литологических маркеров, установленных в палеозойских бассейнах АССО, использовались данные по ортостратиграфическим группам фауны. В результате многолетних исследований для территории АССО были разработаны автономные палеозойские зональные шкалы по конодонтам, граптолитам, трилобитам, хитинозоям и другим группам фауны (Фанерозой Сибири, 1984; Сенников, 1996; Yolkin, Izokh, 1999; Сенников, Обут, 2002; Изох и др., 2005) (для примера ордовикские шкалы; рис. 2). Такая точность датирования литологических маркеров до зональных подразделений позволила однозначно устанавливать синхронность геологических событий, вызвавших какой-либо седиментационный феномен и фиксировать длительность его проявления в литологической летописи и последствия таких событий в палеобиотах.

Следствием этапов орогенеза, подчеркиваемых синхронностью главных этапов формирования горных сооружений, являются «коррелянтные» грубообломочные толщи конгломератов и гравелитов. При выборе объектов исследования известные на территории АССО конгломератовые толщи, повторяющие контуры береговой линии, характеризующие прибрежные экстремально мелководные части бассейнов и закономерно мигрирующие к центральным частям палеобассейнов при глобальных регрессиях моря, были исключены из рассмотрения. Анализировались так называемые базальные конгломераты, залегающие в основании ряда стратонов, нередко после перерывов в осадконакоплении и

с угловыми несогласиями. Именно такие псефитовые пачки являются классическими литологическими маркерами процессов орогении. Кроме того, периоды активизации тектонических движений на обрамляющих палеобассейны участках суши отражались в появлении среди тонко-терригенного и тонкотерригенно-карбонатного разреза прослоев грубообломочных пород с обломками различного состава. При этом такие грубообломочные пачки охватывают значительные по площади участки палеобассейнов, располагающиеся как в средних частях палеобассейнов, так и во внутренних их частях, заведомо далеко удаленных от суши. Перекрывают такие грубообломочные слои, как правило, достаточно тонкообломочные терригенные пачки.

Для «взаимовязки» выявленных таким образом региональных седиментационных событий (как правило, со скачкообразным изменением параметров) с синхронными (или псевдогетерохронными) им биотическими событиями (скачкообразное изменения состава и структуры фаунистических сообществ) был использован следующий фильтр. Из сферы рассмотрения были исключены: 1) общие филогенетические тенденции в развитии различных групп организмов, 2) изменения состава и структуры морских палеозойских сообществ АССО, для которых была выявлена прямая связь с эволюцией климата на Земле и глобальными эвстатическими событиями, например, глобальное похолодание в конце ордовика (Сенников, 1998) и последующая раннесилурийская трансгрессия. Следует подчеркнуть, что пришлось учитывать и псевдогетерохронность окончания геологического события, фиксируемого, с одной стороны, в литологической летописи, а с другой — наблюдаемого в составах и структурах сообществ. Морские фаунистические сообщества в большинстве случаев достаточно консервативны и, практически синхронно с изменениями обстановок осадконакопления в палеобассейне реагируя на какие-либо геологические события, заведомо медленнее возвращаются в «первоначально-стабильное» состояние, чем стабилизируются (восстанавливаются) «исходные» условия среды.

В результате проведенных исследований представилась возможность отождествить ряд седиментационных и синхронных с ними биотических феноменов с главными, признаваемыми большинством исследователей, событиями в эволюции крупных геологических структур АССО. Среди них можно отметить следующие.

1. В конце агдабанского — начале ботомского веков раннего кембрия примитивные вулканические дуги сменились на зрелые (normal) вулканические дуги и сопровождающие их задуговые бассейны (Горный Алтай, Салаир, Кузнецкий Алатгау) (рис. 3, 4). Впервые в западной части АССО сформировались устойчивые бассейны седиментации, в которых наряду с ранее доминировавшими продуктами вулканической деятельности стали накапливаться сложно-построенные кремнисто-терригенно-карбонатные (шашкунарская, убинская, сийская, мрасская свиты), терригенные (полтавская свита) и карбонатные (чеповская, мазасская свиты) толщи. Среди фаунистических сообществ, которые на этапе примитивных вулканических дуг имели дискретный тип поселений (только в ограниченном числе фациальных обстановок) и примитивную (не более 2 групп фауны) структуру, стали возникать сообщества различных (не менее 3–5) групп фауны (археоциаты, трилобиты, брахиоподы, гастроподы, радиолярии, кремневые губки и др.), мозаично заселявшие разнообразные вышеперечисленные фациальные обстановки (Зыбин и др., 2000). Наряду с этим резко увеличилась численность палеопопуляций (особенно трилобитов), изменилось их таксономическое разнообразие, причем, число таксонов археоциат уменьшилось, а трилобитов — увеличилось. Плотность палеопопуляций имела средние значения.

2. Майский век среднего кембрия отмечен локальной орогенией, связанной с коллизией палеокеанических островов с вулканической дугой (Горный Алтай) и зарождением Кузнецко-Салаирской вулканической дуги, окончательно сформированной в середине

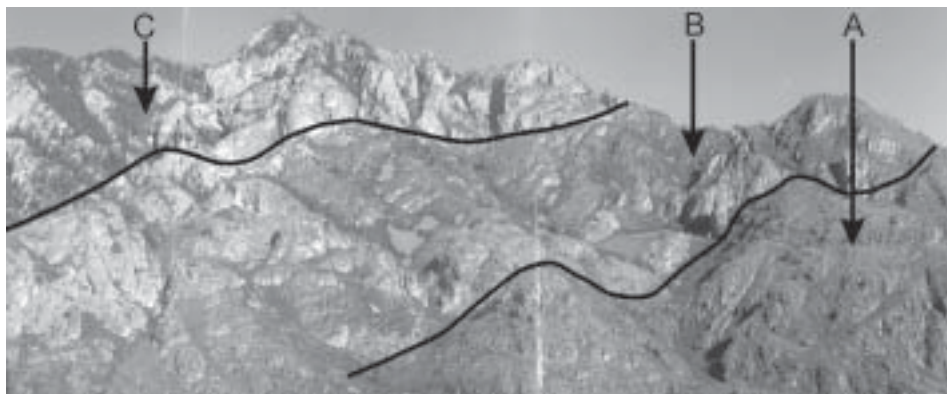


Рис. 3. Раннекембрийское событие смены примитивных вулканических дуг на зрелые вулканические дуги и сопровождающие их задуговые бассейны (Горный Алтай, разрез Каспа).

А — Примитивная вулканическая дуга (манжерокская кремнисто-вулканогенная свита), В, С — задуговой бассейн зрелой вулканической дуги (В — шашкунарская кремнисто-терригенно-карбонатная свита, С — чеповская карбонатная свита).

позднего кембрия (см. рис. 4). В западной части АССО практически нет ни одного разреза с постепенным переходом от амгинского к майскому ярусу. Поля их выходов разобщены, а площади распространения майских отложений в несколько раз меньше площадей выходов пород амгинского возраста. Это свидетельствует о том, что на фоне сокращения площадей палеобассейна изменялось положение наиболее прогибающихся его частей, заполнявшихся осадками. Если в амгинском веке в Кузнецком Алатау, на Горном Алтае и Салаире были распространены многочисленные фациальные обстановки седиментации — вулканогенно-осадочные (мундыбашская, большесийская свиты), терригенные грубо и тонкообломочные (борсукская, бачатская свиты), терригенно-карбонатные (толчинская свита), карбонатные (эльдакская свита), то в майском веке известны только два типа фаций: смешанный терригенно-карбонатный (еландинская, большеишинская свиты) и тонкотерригенный (гандошинская, ыныргинская свиты). Только к концу майского века сумели выйти из кризиса и развиться относительно таксономически богатые трилобитовые и брахиоподовые сообщества, при средних показателях численности и плотности их палеопопуляций.

3. В самом конце батырбайского — начале тремадокского веков произошло отмирание части позднекембрийско-раннеордовикской вулканической дуги на Салаире, а затем отмирание всей Кузнецко-Салаирской вулканической дуги (см. рис. 4). Отмирание этой дуги на Салаире привело к возникновению линейно вытянутой серии подводных поднятий, на которых стали формироваться небольшие бескаркасные водорослевые рифоидные массивы (толсточихинская свита) (рис. 5, 6). С момента образования таких сооружений палеобассейны Алтая и Салаира стали переходить к развитию в режиме пассивной окраины Сибирского континента. Палеобиота Алтае-Салаирского палеобассейна на этом рубеже не претерпела каких-либо коренных изменений. Высокие показатели численности палеопопуляций, их значительные плотности и высокое таксономическое разнообразие (особенно среди трилобитов) скорее свидетельствуют о стабильных благоприятных условиях для развития палеобиоты, чем о ее реакции на какое-то геологическое и палеогеографическое событие.

4. Два этапа орогении, случившиеся во второй половине тремадока — начале аренига и в раннем лланвирне, были связаны с процессом приращивания вулканической дуги к

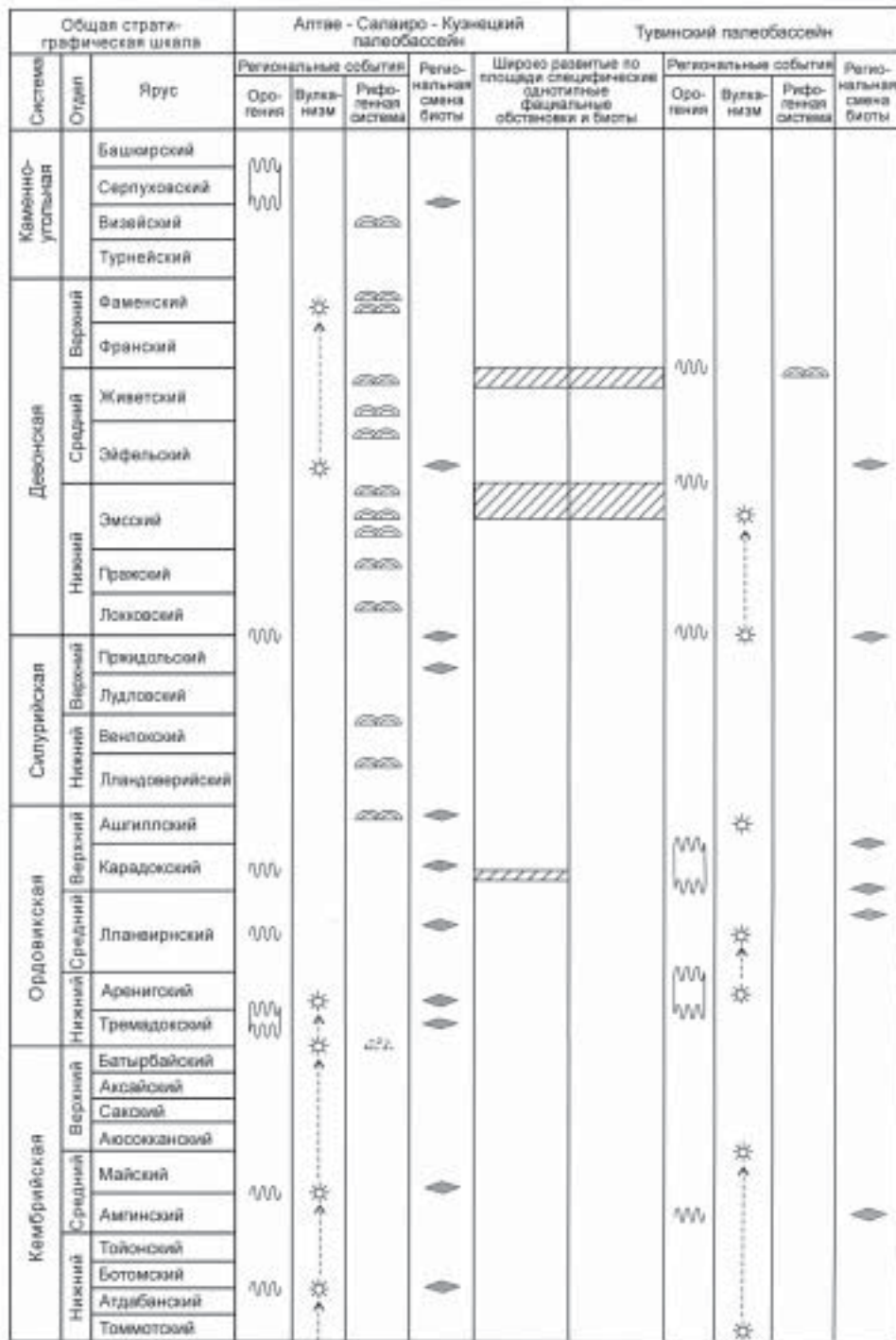


Рис. 4. Уровни проявления региональных геологических событий и смен палеобиот в палеозое Алтае-Саянской складчатой области.

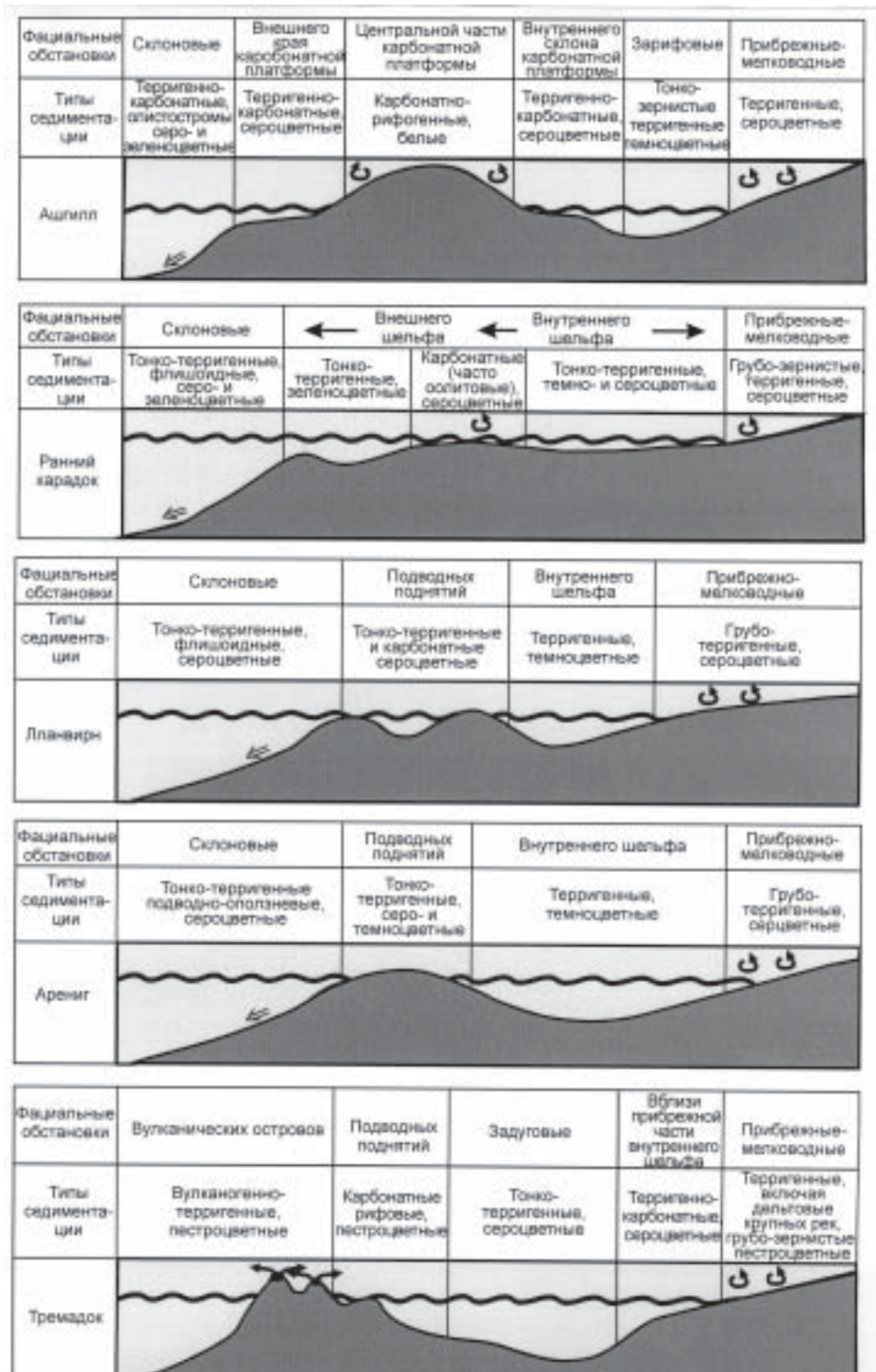


Рис. 5. Модель строения Алтае-Саалайского ордовикского бассейна.

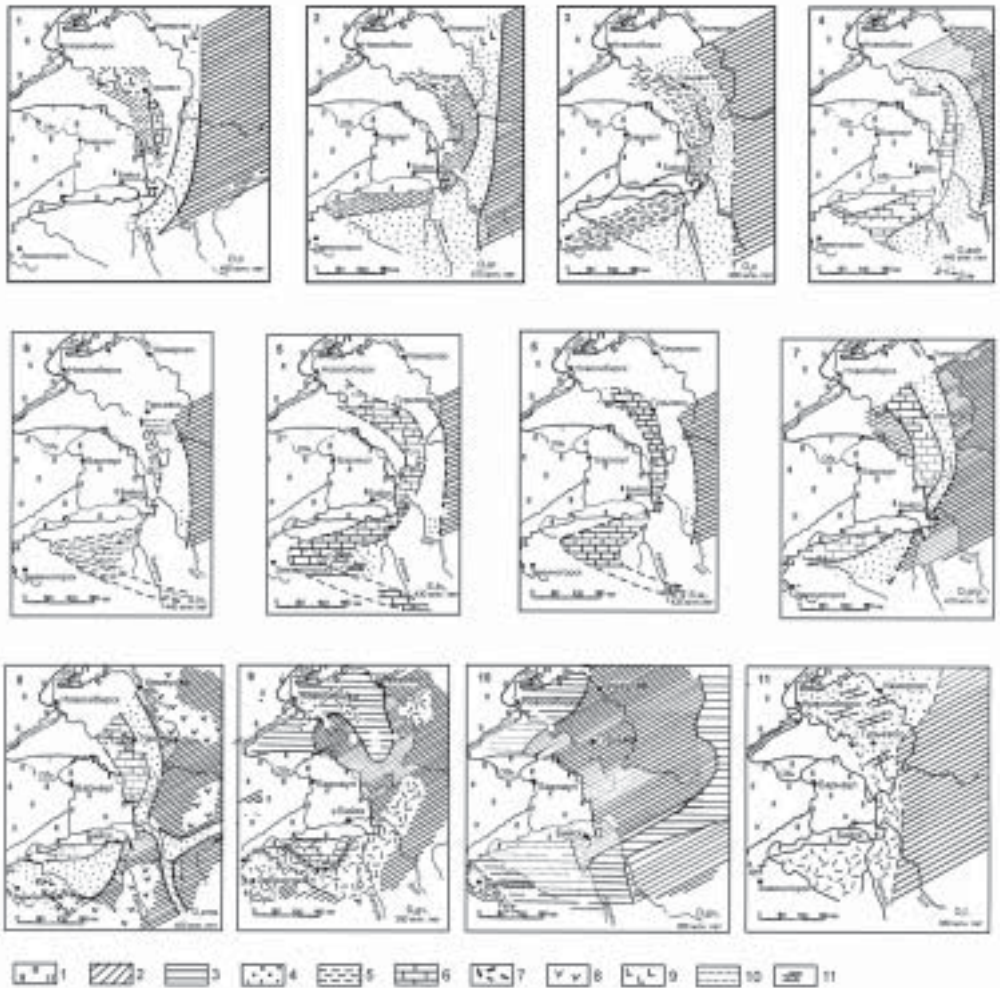


Рис. 6. Палеогеографические обстановки ордовикско-силурийско-девонского осадконакопления в западной части Алтае-Саянской складчатой области (по Елкину и др., 1994, с изменениями и дополнениями).

1 — мезо-кайнозойский чехол, 2 — области континентальной денудации, 3 — области морской седиментации, 4 — области внутреннего шельфа, 5 — области внешнего шельфа, 6 — области карбонатной платформы, 7–9 — области эффузивной деятельности (7 — кислого, 8 — среднего и 9 — основного состава), 10 — районы внутреннего шельфа с преимущественно алевроитовой седиментацией, 11 — районы внутреннего шельфа с широким развитием карбонатной седиментации.

Сибирскому континенту (Горный Алтай, Салаир, Кузнецкий Алатау) (см. рис. 4). Первый из двух отмеченных этапов был продолжительным — он занял весь поздний тремадок. Начальный эпизод орогении первого этапа фиксируется в нижнем тремадоке (основание верхней подсвиты камлакской и основание верхней подсвиты агайринской свит, средняя часть ишпинской свиты на Горном Алтае, средняя часть чупинской и нижняя часть краснянской свит на Салаире, основание верхней подсвиты алгаинской свиты и основание тайменской свиты в Кузнецком Алатау). Подтверждением первого эпизода орогении служат базальные конгломераты с галькой интрузивных пород, а также

изменение положения и ориентации впадин. При завершении первого этапа произошла его реактивация, что ярко проявилось как заключительный эпизод орогении на границе тремадока и аренига (базальные слои воскресенской и тулойской свит Горного Алтая, алзасской свиты Кузнецкого Алатау и иловатской свиты Салаира) (Петрунина и др., 1984). Литологические и палеогеографические свидетельства заключительного эпизода орогении на границе тремадока и аренига выражены базальными полимиктовыми конгломератами с галькой интрузивных пород, азимутальными и угловыми несогласиями, модификацией общей конфигурации палеобассейна, изменением положения и ориентации впадин, увеличением глубин впадин и углов наклона их склонов, появлением подводных поднятий и др. (см. рис. 5, 6).

5. Арениг — переходный интервал развития от режима активной окраины континента к режиму пассивной континентальной окраины (Горный Алтай, Салаир, Кузнецкий Алатау). Аренигский век можно рассматривать как переходный по характеру и площадному распространению отдельных фациальных комплексов различного генезиса (табл. 1).

Таблица 1. Фациальные обстановки осадконакопления и состав биот в Алтае-Салаирском ордовикско-девонском бассейне (для этапа развития в режиме пассивной окраины Сибирского кратона)

Зоны седиментации	Континентальный склон	Внешний шельф (карбонатная платформа)			Внутренний шельф	
		Внешнего края карбонатной платформы	Центральной части карбонатной платформы	Внутреннего склона карбонатной платформы	Зарифовые	Прибрежно-мелководные
Литологический состав	Алевролиты, аргиллиты, редко известняки (часто олистостромовые), подводно-оползневые песчано-алевритовые «закрутыши», «борозды выпашивания» (terple mark), кремни	Слоистые преимущественно обломочные известняки, с редкими прослоями алевролитов и аргиллитов	Массивные рифогенные известняки, реже в межрифовых мульдях слоистые известняки, алевролиты и аргиллиты	Слоистые, часто обломочные, редко глинистые известняки, с редкими прослоями алевролитов и аргиллитов	Переслаивание слоистых преимущественно глинистых и песчаных известняков, аргиллитов, реже песчаников	Песчаники, гравелиты, реже конгломераты, редко прослои алевролитов
Группы фауны и флоры	Радиолярии, граптолиты, конодонты, крайне редко брахиоподы, остракоды	Водоросли, табуляты, ругозы, криноидеи, строматопораты, мшанки, реже остракоды, брахиоподы, гастроподы	Водоросли, табуляты, ругозы, криноидеи, сфинктозойные губки (афросальпингиды), гидроиды (фистулеллы), строматопораты, мшанки, остракоды, брахиоподы, трилобиты, гониатиты, гастроподы, фораминиферы, тентакулиты, ихтиофауна, редко конодонты, граптолиты	Водоросли, табуляты, ругозы, криноидеи, строматопораты, мшанки, реже остракоды, брахиоподы, трилобиты, гониатиты, гастроподы	Трилобиты, брахиоподы, остракоды, граптолиты, хитинозои, полихеты, конодонты, криноидеи, наутилоидеи, гониатиты, ихтиофауна, водоросли	Ихтиофауна, ихнофоссилии, гастроподы, двустворки, беззамковые брахиоподы, растительные остатки

С одной стороны, в некоторых районах, например, в Кузнецком Алатау, сохранялись условия активной окраины и продолжалась вулканическая деятельность (алзасская свита), а с другой — на всей территории Горного Алтая и Салаира (воскресенская, тулойская, иловатская, изыракская свиты) сложился единый шельфовый амагматичный палеобасейн. В этом палеобасейне фациальные обстановки осадконакопления располагались не мозаично, как в предшествующих палеобасейнах, а линейно, закономерно протягиваясь субпараллельными поясными зонами и повторяя контуры береговой линии (см. рис. 6). Общая площадь аренигской морской акватории Горного Алтая и Салаира была меньше площади более молодого, среднеордовикского бассейна. Это свидетельствует о том, что начало и конец переходного аренигского этапа озаменовались отмеченными выше двумя событиями орогенеза.

Аренигский век был переходным и в истории развития алтае-салаирских фаунистических сообществ. В это время палеобасейн населяли, главным образом, пелагические сообщества граптолитов и хитинозой. Многочисленные сообщества граптолитов были представлены таксономически богатыми палеопопуляциями со значительной численностью экземпляров. Хитинозой встречались спорадически и их комплексы состояли из единичных таксонов. Бентосные сообщества были немногочисленны, с малой плотностью палеопопуляций и включали относительно небогатые сообщества трилобитов (обычно 3–5 таксонов) и брахиопод (2–3 таксона).

6. Второй этап ордовикской орогении в западной части АССО совпал с ранним лланвирном (нижняя часть бугрышихинской свиты и основание карасинской свиты на Горном Алтае, основание зайчихинской и карастунской свит на Салаире) (Сенников, Петрунина, 2000) (см. рис. 4). Он проявился как один эпизод, зафиксированный в базальных конгломератах или гравелитистых песчаниках, изменениях положения и ориентации впадин, резком увеличении площадей осадконакопления на Горном Алтае (особенно в северной и центральной его частях), превращении аккумулятивной зоны морской седиментации в Кузнецком Алатау в зону континентальной денудации (см. рис. 6).

Палеобиота после второго этапа орогении в западной части АССО претерпела следующие изменения. У пелагических групп (граптолитов и хитинозой) резко сократилось число сообществ, уменьшилась плотность палеопопуляций, заметно понизилось таксономическое разнообразие. В составе бентосных сообществ (брахиопод и трилобитов) после события на границе раннего и среднего ордовика отмечается заметная смена комплексов. Вновь появившиеся сообщества имеют значительно большее таксономическое разнообразие, а в их составе, наряду с космополитными таксонами, увеличивается число эндемичных форм. Популяции бентосных групп при этом достаточно многочисленны, а их плотность значительна.

7. В начале карадока произошло замедление общего погружения горноалтайской части окраины Сибирского континента. При некомпенсированном прогибании впадины внутреннего шельфа заполнились осадками, что привело к общему «нивелированию» дна палеобасейна (см. рис. 4–6). На это указывают прослой оолитовых известняков в основании ханхаринской свиты, свидетельствующие о масштабном выравнивании донного рельефа палеобасейна при отсутствии вертикальных дифференцированных движений отдельных его участков и его общей мелководности.

После отмеченных палеогеографических изменений на фоне начавшегося прогибания режим терригенного осадконакопления сменился смешанным терригенно-карбонатным. Количество фациальных обстановок резко возросло. В палеобасейне наряду с продолжавшими существовать грубо- и тонкотерригенными обстановками стали развиваться и занимать обширные площади карбонатно-терригенные и карбонатные (до

рифогенных) фациальные обстановки. Между относительно линейно вытянутыми «полосами» таких фациальных обстановок были широкие зоны переходных фаций (см. рис. 5).

В составе бентосных сообществ такое явление вызвало резкое обновление состава среди трилобитов и брахиопод. Появились рифолобы и рифостроители (водоросли, табуляты, строматопораты, мшанки, криноидеи). Плотность популяций бентоса при этом была высокой, а таксономическое разнообразие достаточно большим. Пелагические сообщества (граптолиты, хитинозои) встречаются на этом рубеже крайне эпизодически, плотность их популяций низкая, а таксономическое разнообразие не превышает 2–5 таксонов. Начиная с карадока палеобассейны Горного Алтая и Салаира были заселены всем возможным набором морских организмов — от нектонных и планктонных (конодонты, наутилоидеи, граптолиты, хитинозои, радиолярии) до бентосных (трилобиты, брахиоподы, остракоды, криноидеи, гастроподы, мшанки, табуляты, ругозы, строматопораты и др.).

8. В середине карадока в Алтае-Салаирском палеобассейне произошло кратковременное накопление грубообломочных осадков: конгломераты в средних частях ханхаринской, булхтинской и веберовской свит (см. рис. 4). В Горной Шории после значительного перерыва в осадконакоплении тремадокские отложения перекрываются верхнекарадокской тогинской свитой с конгломератами в базальных ее частях. Возможно, это следствие слабо изученного в западной части АССО одноактного эпизода орогении. Не исключено, что это связано и с общим глобальным повышением уровня Мирового океана, приведшим к трансгрессии и увеличению площадей морских акваторий, что повлекло за собой активизацию процессов денудации в областях сноса материала. Каких-либо палеогеографических перестроек и качественных изменений в структуре фациальных обстановок или миграций их границ, которые могли бы быть следствием рассматриваемого этапа орогении пока не зафиксировано. Не обнаружено «следов» этого орогенного эпизода и в палеобиотах.

9. В конце ордовика (середина и конец ашгилла) в западной части АССО общее относительно равномерное погружение всей территории шельфа стало дифференцированным. Внутренняя часть шельфа прогибалась более интенсивно, чем его внешняя бровка. Именно на этой бровке в позднем ашгилле на Горном Алтае и Салаире возникли крупные рифовые сооружения типа «карбонатных платформ» (см. рис. 4–7). Этот термин используется многими исследователями для обозначения зоны формирования вытянутых рядов отдельных барьерных и краевых рифов, часто сливающихся друг с другом в рифовые массивы и протяженные цепочки таких массивов.

Современные крупномасштабные рифовые сооружения, ярчайшим примером которых является Большой Барьерный риф в Коралловом море у восточного побережья Австралии, при проведении палеорекопструкций обычно служат актуалистическими примерами теплых палеобассейнов с интенсивным биогенно-карбонатным накоплением. Кроме того, палеозойские рифоидные сооружения на карбонатных платформах по аналогии с современными объектами указывают на низкие палеошироты бассейнов (от 10° до 20–25° с. или ю.ш.), оптимальные палеотемпературы (выше +18° и ниже +30° в течение всего года), нормальную соленость (около 35 ‰), прозрачность воды, а также на небольшие палеоглубины формирования таких построек (от 0 до 10–20 м, реже 40 м).

В верхах ордовика, в верхнем ашгилле, впервые на Алтае на краю шельфа формируется водорослево-биогермное бескаркасное рифовое сооружение, протягивающееся в виде цепочки выходов пород техеньской («орловский», «мутинский» и др. рифы) свиты более чем на 100 км (Сенников и др., 2001) (см. рис. 4–7). Породы этой свиты сложены, как правило, «чистыми» массивными, неслоистыми известняками, содержащими водорослевые биогермы (до 10–15 м в диаметре), редких кораллов, трилобитов и брахиопод. Мощ-

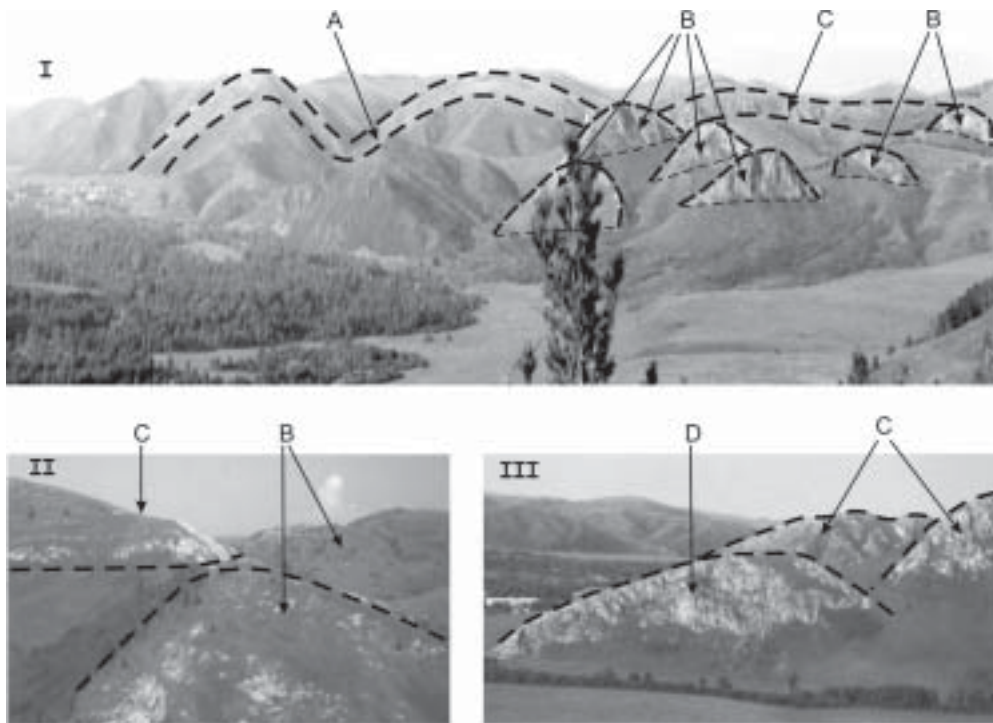


Рис. 7. Ордовикско-силурийско-девонские события формирования рифовых построек на карбонатной платформе (Горный Алтай).

I — Чинетинская группа рифовых массивов: А — позднеашгильский «чинеткинский» риф (техтенская свита), В — верхнелландоверийские рифы (полатинская свита), верхневенлокский риф «Шпиль» (чагырская свита).

II — Россыпногогорская группа рифовых массивов: В — верхнелландоверийские рифы (полатинская свита); С — верхневенлокский риф (чагырская свита).

III — Чагырская группа рифовых массивов: С — верхневенлокские рифы (чагырская свита), D — пражский риф.

ность техтенской свиты достигает 150–250 м. С учетом трассирования полей распространения техтенской свиты на Салаир по выходам веберовской («бобровский» и др. рифы) свиты суммарно алтае-салаирская «полоса» такого сооружения достигнет длины (здесь и далее оцениваются размеры в современном плане) более 400 км. По своей протяженности оно сравнимо с Большим Барьерным рифом. Другое, самое масштабное из ордовикско-силурийско-девонских рифовых сооружений, каркасное водорослево-коралловое рифовое сооружение, возникло в Алтае-Салаирском бассейне в позднем лландовери (см. рис. 4, 6, 7). Это полатинская («россыпногогорский» и др. рифы) и баскусанская («цветохинский» и др. рифы) свиты, представленные «чистыми», массивными, неслоистыми известняками, с редкими маломощными, невыдержанными прослоями глинистых пород с водорослевыми биогермами до 30–50 м в диаметре, обильными табулятами, ругозами, строматопоратами, мшанками и другими бентосными группами рифостроителей и рифолюбов. Длина рассматриваемой позднелландоверийской карбонатной платформы может быть оценена в 700–800 км, а ширина до 10–25 км. Мощности рифогенных образований этого уровня достигают 200–450 м. Продолжительность их формирования можно оценить в 400 тыс. лет. Скорости роста алтайских лландо-

верийских рифов составляют 1,3 м за 1 тыс. лет, что хорошо соотносится с цифрами 2 м за 1 тыс. лет, известными на современных рифах (Преображенский, 1986).

Рассматриваемые рифовые системы в западной части АССО характерны, кроме уже отмеченных позднего ашгилла и позднего лландовери, также для позднего венлока, среднего лохкова, праги, эмса (три стратиграфических уровня), позднего эйфеля, живета (два стратиграфических уровня), среднего и позднего фамена, раннего карбона (Елкин, Изох и др., 1994; Елкин, Сенников и др., 1994, 1997) (см. рис. 4, 6, 7).

В шельфовом Алтае-Салаирском палеобассейне по мере удаления от палеоберега начиная с конца ордовика устойчиво во времени и протяженно (многие десятки и первые сотни км) стали развиваться поясные фациальные зоны — груботерригенные (минимально узкая «полоса»), тонкотерригенные (тонкая «полоса»), смешанные терригенно-карбонатные (максимально широкая «полоса»), карбонатные и (или) рифогенные (широкая «полоса»), терригенно-карбонатные (узкая «полоса»), терригенно-карбонатные склоновых фаций с «олигостромовой» составляющей (тонкая «полоса»). Разделяющие их границы были достаточно четкими, со сравнительно узкими зонами переходных фаций. Все это свидетельствует о развитии Алтае-Салаирского палеобассейна в спокойном режиме пассивной континентальной окраины, начавшейся с аренига, окончательно стабилизовавшейся во всем регионе в конце ордовика и просуществовавшей для большей части этого палеобассейна по эйфель включительно.

Алтае-Салаирский позднеордовикский, силурийский и девонский палеобассейны населяли практически все группы бентосных, планктонных и нектонных организмов. Таксономический состав фауны был весьма разнообразен. Численность популяций достигает максимально возможных плотностей. Отмечаются сложные симбиотические связи и длинные пищевые цепочки. Наибольшая продуктивность (суммарная численность экземпляров отдельных видов) и максимальное биоразнообразие бентосных групп характерны для рифовых систем. Минимальная продуктивность и относительно низкое таксономическое разнообразие бентосных групп были свойственны прибрежным экосистемам. Средние величины продуктивности и биоразнообразия характерны как для бентосных, так и для пелагических групп в зарифовых палеобассейнах. В склоновых и предрифовых фациях такие показатели фаунистических сообществ несколько ниже.

10. В отличие от Алтае-Салаирского шельфового палеобассейна, развивавшегося в режиме пассивной окраины, Тувинский палеобассейн, в восточной части АССО, в среднем ордовике был подвержен вулканизму и орогению (см. рис. 4). Во время активного проявления эффузивной деятельности здесь (рис. 8) могли развиваться только локальные (верхняя часть мугураксинской свиты) популяции пелагических групп — радиолярий.

В ордовике Тувинского палеобассейна известно четыре регионально прослеживаемых уровня с грубообломочными породами (пестроцветными и сероцветными конгломератами) — в нижней половине аренига, на границах аренига/лланвирина и лланвирина-карадока, а также в основании ашгилла (Сенников, Казанский и др., 2000) (см. рис. 4). Площади и очертания Тувинского бассейна претерпевали значительные изменения после каждого этапа орогения. Такие «нестабильные», нередко с пониженной соленостью водоемы, отличающиеся от нормально морских акваторий, заселялись по пятнистому типу поселений только моноплакофорами, лингулидами, гастроподами и организмами неясной систематической принадлежности.

Если не принимать во внимание рассмотренный ниже единственный «подводный оазис», то в целом в составе и структуре всех остальных фаунистических сообществ ордовика и силура Тувы фиксируются следующие признаки: а) незначительная численность и ограниченность таксономического разнообразия, б) общее однообразие фауны,

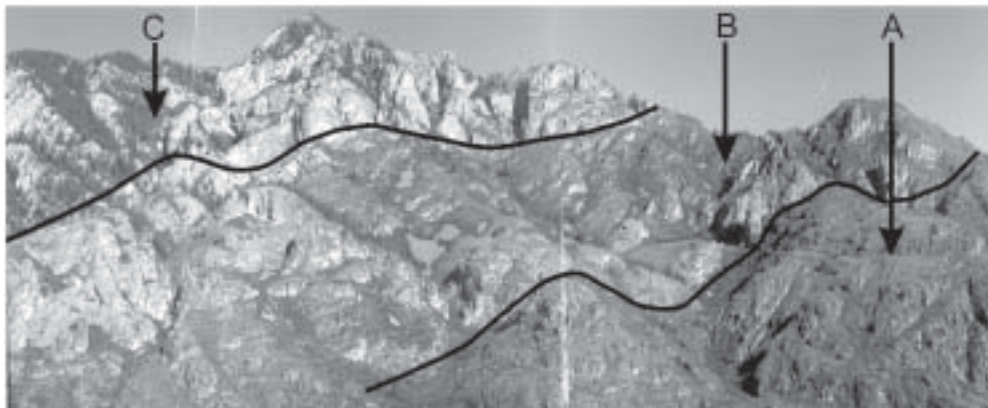


Рис. 8. Событие вулканизма в Тувинском средне-ордовикском бассейне (мугураксинская свита). А — нижнемугураксинская подсвита — основные эффузивы и туфы; В — верхнемугураксинская подсвита — кислые эффузивы, туфы и кремни.

в) отсутствие рифостроителей и редкость рифолюбов, г) бедность планктонных организмов, д) значительный эндемизм организмов при невысоком таксономическом уровне, е) распространение преимущественно монотаксонных фаунистических сообществ. Эти особенности характерны для палеобассейнов, развивавшихся в умеренных климатических поясах на средних широтах.

На фоне скудных морских фаунистических сообществ Тувы в одном небольшом по площади районе (тарлыкская свита малиновской серии) известен «подводный оазис» со значительной плотностью палеопопуляций. В нем развивались немногочисленные палеосообщества бентосных групп — трилобитов (более 30 таксонов), брахиопод (более 20 таксонов), наутилоидей, криноидей, мшанок, гастропод. Среди пелагических групп в этом «оазисе» существовали таксономически относительно богатые сообщества конодонтов со средним таксономическим разнообразием и средней плотностью палеопопуляций, а также единичные граптолиты и хитинозои (Сенников, Хлебникова и др., 2000). Несмотря на относительное богатство таксономического разнообразия, характерного для этого «оазиса», эндемизм тарлыкского сообщества составлял 40–50 %, а общий эндемизм на видовом уровне тувинских среднеордовикских и силурийских фаунистических сообществ мог достигать 70–80 % (Кульков и др., 1985).

11. В Западном Саяне в середине лланвирна проявился локальный орогенный эпизод, связанный с коллизией Тувино-Монгольского микроконтинента с Западно-Саянской вулканической дугой. Одновременно с этапом горообразования здесь сформировался специфический осадочный бассейн с толщами олистостромового генезиса (Сенников, Елкин и др., 2000). Сообщества бентосных организмов (брахиоподы, трилобиты, криноидеи, остракоды) состоят из представителей двух-трех групп, весьма скудных по таксономическому разнообразию. Представители пелагических групп (конодонты) встречаются лишь эпизодически. Рассматриваемый орогенный эпизод охватил только Западный Саян, а в Туве свидетельств орогении в виде псефитовых толщ или палеогеографических перестроек бассейна в середине лланвирна пока не зафиксировано.

12. Этап орогении на границе силура и девона, вероятнее всего, связан с аккрецией Тувино-Монгольского микроконтинента к алтае-саянской окраине Сибирского континента (Горный Алтай, Салаир, Кузнецкий Алатау, Минуса, Тува) (см. рис. 4, 6).

Фаунистически охарактеризованные пржидольские отложения (черноануйская свита) на территории Горного Алтая известны только в одном районе (пос. Черный Ануй), где они перекрыты девонскими конгломератами. На Горном Алтае пока не известны морские палеонтологически охарактеризованные разрезы низов лохкова (томь-чумышский горизонт Салаира). Не исключено, что с этой частью разреза можно соотнести отложения предположительно континентального генезиса. С границей силура и девона на Горном Алтае всегда сопряжены конгломераты, свидетельствующие о преддевонском размыве, перестройки структурного плана отдельных частей палеобассейна и резкое увеличение площадей морских палеоакваторий. На последнее обстоятельство указывает несогласное налегание девонских толщ на докембрийские, кембрийские, ордовикские и нижнесилурийские отложения.

На Салаире пржидольские отложения отсутствуют, и девонские образования трансгрессивно залегают на различных горизонтах силура. В районе г. Гурьевска морские нижнедохковские отложения (сухая и томьзаводская свиты томь-чумышского горизонта) залегают непосредственно на ордовикских (веберовская свита), а в районе с. Ново-Пестерево на кембрийских породах (Бахарев, 1984). Это доказывает, что силурийские толщи на Салаире имеют значительно меньшую площадь распространения, чем девонские. В Кузнецком Алатау и Горной Шории континентальные нижнедевонские отложения ложатся с несогласием на различные горизонты кембрия и ордовика, а в Минусинском прогибе нижнедевонские континентальные отложения залегают на нижнекембрийских и докембрийских толщах. При этом в основании девонского разреза в Кузнецком Алатау, Горной Шории и Минусе залегают эффузивные или эффузивно-осадочные образования.

На Рудном Алтае в большинстве фациальных зон девон начинается с фаунистически доказанных эмских отложений, обычно несогласно залегающих на нерасчлененных кембрийско-ордовикских образованиях (Бахарев и др., 2004). Возможно присутствие там лохковских и пражских отложений (Бахарев и др., 2004). Известные на Рудном Алтае поля выходов силурийских отложений пространственно не связаны с основными выходами девонских образований (Кульков, Козлов, 1978). Силур здесь, в отличие от всех других известных силурийских разрезов Алтае-Саянской складчатой области, имеет вулканогенно-осадочное строение.

В Туве достаточно широко развиты непрерывные пограничные отложения силура и девона в красноцветном, циклически построенном терригенном прибрежно-морском типе разрезов (хондергейская свита). В то же время есть ряд районов, где девон (саглинская свита) ложится на различные горизонты нижнего силура (лландовери - алавелыкская или элегестская свиты). В низах девона в Туве и Минусинской впадине фиксируются крупномасштабные излияния вулканитов (см. рис. 4). Возраст начала вулканизма по изотопным данным $407,5 \pm 0,2$ млн. лет (Бабин и др., 2004).

После аккреции Тувино-Монгольского микроконтинента на обширной территории (Горный Алтай, Салаир, Кузнецкий Алатау, Минусинский прогиб) возникли бассейны преимущественно морского осадконакопления. Значительное по площади опускание наблюдается в Уйменско-Лебедской структурно-фациальной зоне Горного Алтая, где девонские отложения (тюлемская и кубойская свиты верхней половины нижнего девона) перекрывают ордовикские образования. В силуре (за исключением небольшой площади распространения точильной свиты, условно относимой к самым низам силура) этот район был областью денудации и поставлял терригенный материал в соседнюю Ануйско-Чуйскую структурно-фациальную зону Горного Алтая, в которой развивался мелководный шельфовый бассейн. В Кузнецком Алатау разрез девона начинается с красноцветных континентальных терригенных отложений с туфовым материалом (крас-

ногорская свита), залегающих с несогласием на ордовикских (тремадокская тайменская свита) и кембрийских отложениях. В Горной Шории нижний девон, представленный вулканогенными и вулканогенно-терригенными образованиями (тельбесская серия), несогласно перекрывает кембрийские и ордовикские отложения.

Таким образом, с границей силура и девона на Салаире, Горном Алтае, в Кузнецком Алатау и Горной Шории связан рубеж резкого увеличения площади палеозойского шельфового морского бассейна на окраине Сибирского континента, по крайней мере, в 1,5–2 раза. На территории Минусинского прогиба фиксируется дифференцированное прогибание (Бабин и др., 2004), приведшее к образованию нескольких депрессионных структур — Южно-Минусинской, Северо-Минусинской, Сыдо-Ербинской и Назаровской впадин. Здесь после продолжительного перерыва (поздний кембрий-силур), во время которого данная территория представляла собой исключительно область денудации, произошли излияния лав (матаракская, имирская и др. свиты), потом стали накапливаться сначала континентальные (шунетская, сисимская и др. свиты), а затем и морские (таштыпская свита) образования.

Площади девонского бассейна на территории Тувы сравнимы с площадями, занимаемыми силурийскими и ордовикскими отложениями. В большинстве районов девон залегает на силуре, и в ряде мест зафиксированы непрерывные переходы между этими системами. В то же время имеется ряд районов, где девон ложится (со слабо выраженными несогласиями) на различные горизонты нижнего силура (пландовери-алавелькская или элегестская свиты). Тувинский террейн после аккреции на рубеже силура и девона не испытал каких-либо широкомасштабных поднятий или погружений по отношению к уровню Мирового океана. Обстановки осадконакопления на этом рубеже не меняются, а очертания Тувинского раннедевонского бассейна остаются такими же, какими они были в позднем силуре. В отличие от силурийского полностью амагматического этапа развития в Туве стал проявляться вулканизм, который одновременно развивался и в Минусинском прогибе.

Фаунистические сообщества в конце силура и самом начале девона в Тувинском бассейне были представлены только ихтиофауной, лингулидами, двустворчатыми моллюсками и остракодами. Исключительно малая часть из них относилась к морским сообществам, а остальные, вероятнее всего, заселяли континентальные пресноводные бассейны. Палеосообщества характеризовались дискретным типом поселений и низкой плотностью популяций. Высокое таксономическое разнообразие было свойственно только рыбным сообществам. Остракодовые сообщества имели среднюю численность таксонов, а двустворки и лингулиды были представлены единичными видами. Аналогичная картина сохранилась и в раннем девоне. Низы девона (лохков, прага) в Туве сложены красноцветными породами, содержащими только флористические остатки (кендейская, саглинская и др. свиты).

13. Граница силура-девона — конец режима пассивной континентальной окраины и начало вулканической деятельности (ранний девон — в Минусе, затем рубеж раннего и среднего девона на Горном Алтае).

Первый этап вулканической деятельности впервые после значительного перерыва на всей территории АССО фиксируется в Минусинской впадине, Западном Саяне, Кузнецком Алатау, Туве и в северо-восточной части Горного Алтая (Чулышманский сектор) (Шокальский и др., 2000). Этот этап был относительно кратковременным: в одних районах он начался в раннем девоне (лохков) (Бабин и др., 2004), а в других — в эмсе (см. рис. 4). В восточных районах Алтае-Саянской складчатой области он окончился в эмсе, а в западных районах этого региона — в эйфеле, проявившись, главным образом, в виде

континентальных излияний. Второй этап вулканической активности, охватившей Салаир, Горный Алтай, Рудный Алтай и Томь-Кольванскую область, начался в позднем эмсе и закончился в конце среднего девона, а в Рудном Алтае в позднем фамене (Шокальский и др., 2000). Это было время морских и наземных извержений.

Возможно, что значительная часть территории Рудного Алтая до начала второго этапа вулканической активности была областью денудации: отложения (корбалихинская толща), условно относимые там к лохкову и праге, охарактеризованы только фитопланктоном и спорами, что позволяет некоторым авторам не исключать их силурийского возраста. С началом вулканического этапа на Рудном Алтае появились морские бассейны терригенно-карбонатного, эффузивно-терригенного, реже эффузивно-кремнисто-терригенного осадконакопления, с единичными рифогенными образованиями (Бахарев и др., 2004).

Надо отметить, что в девоне АССО, как правило, на вулканогенно-осадочной свите залегает свита с крайне ограниченной фаунистической компонентой (единичные таксоны растений, гастропод, следов червей) и с пятнистым характером ее расселения. Только в вышележащей свите встречаются разнообразные группы, связанные друг с другом различными симбиотическими отношениями, т.е. развивается площадная экосистема. После окончания вулканической деятельности проходит длительный период, в течение которого первые пионерские поселения морских организмов успевают развиваться в устойчивые фаунистические сообщества. Исключением из этого правила являются биогермные и рифогенные постройки на вулканических дугах, которые могли развиваться без каких-либо «подготовительных перерывов» непосредственно (возможно, и параллельно) после окончания вулканической деятельности, т.е., залегать на вулканогенно-осадочных стратонах и внутри них.

Континентальная биота, появление которой приурочено к границе силура и девона, на самых ранних этапах своего развития была представлена, главным образом, растительными сообществами с низким разнообразием. Такая биота, несомненно, обладала малой продуктивностью, в связи с чем остатки растений в низах девона встречаются повсеместно относительно редко. На этом фоне трудно оценить влияние вулканической деятельности на флористические сообщества. Однако в отношении раннедевонского континентального вулканизма Минусинской впадины можно отметить следующее. Палеоботаники подчеркивают, что на фоне высокой скорости эволюции девонской флоры фиксируется значительное сходство растительных комплексов матаракской, шунетской, арамчакской и тонской свит и их относительное однообразие (Захарова, Ананьев, 1990). При этом наблюдается относительно высокая плотность флористических палеопопуляций при дискретном характере расселения и среднем таксономическом разнообразии.

14. Эмский век — время становления единого морского мелководного шельфового бассейна на территории Горного Алтая, Салаира и Кузнецкого Алатау, с одной стороны, и Тувы, Минусы и Рудного Алтая — с другой.

Предшествующие сценарии истории седиментационных процессов в обеих группах перечисленных регионов, как отмечалось выше, принципиально отличались друг от друга. Синхронизация смены фациальных обстановок и их значительное сходство наступили только после столкновения Тувино-Монгольского микроконтинента и Рудно-Алтайского блока с Сибирским континентом, т.е. после присоединения Тувы и Рудного Алтая к первой группе регионов. На уровне верхней праги — низов эмса в отдельных районах Тувы известны прибрежно-морские пестроцветные и сероцветные отложения (саглинская, барыкская свиты). Такие стратоны уже достаточно близки по своему строению к разновозрастным стратонам Горного Алтая (кыракташская свита) и Кузнецкого бассейна (красногорская свита). В них аргиллиты, включающие на нескольких стратиграфичес-

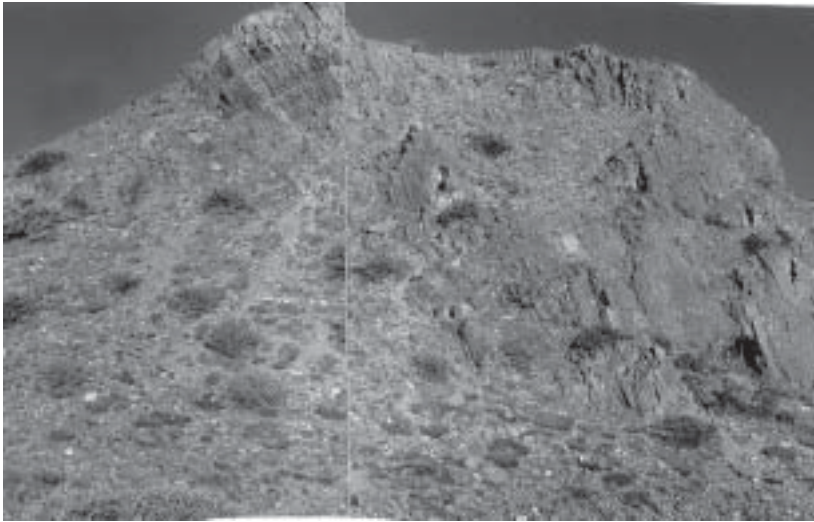


Рис. 9. Региональное эмское событие повсеместного формирования специфических однотипных карбонатных фациальных обстановок (слоистые «таштыпские» известняки) в Минусе, Туве, на Горном и Рудном Алтае и на Салаире (средняя часть разреза «Хам-Дыт» в юго-западной части Тувы).

ких уровнях, вероятно, синхронных для Тувы, Горного Алтая и Кузнецкого бассейна, остатки таксономически близких растений.

Не только континентальные, но и морские биоты приобрели элементы значительного сходства. Наиболее ярким примером может служить широко известный эмский таштыпский карбонатный (во многих районах рифогенный) тип разреза со специфическим богатым фаунистическим комплексом, который включает трилобитов, брахиопод, остракод, гастропод, двустворок, табулят, ругоз, криноидей, конодонтов и другие группы (см. рис. 4, 6, 9). Такой тип разреза известен по всей Туве и в Южно-Минусинской впадине (таштыпский горизонт), на Салаире (беловский и шандинский горизонты), на Горном и Рудном Алтае. В последнее время по новым находкам конодонтов таштыпская свита Тувы относится к верхам нижнего эмса и верхнему эмсу в полном объеме (Изох и др., 2001).

Начиная с конца раннего девона акватории в юго-западных регионах Сибири (Горный Алтай, Салаир, Кузнецкий Алатау, Рудный Алтай, Минусинская впадина, Тува) развиваются по одному сценарию (Елкин, Сенников и др., 1997). В различных участках крупного единого тепловодного окраинного бассейна Сибирского континента, хотя и несколько разномасштабно, но на одних и тех же стратиграфических уровнях проявлялись трансгрессии и регрессии, развивались богатые по численности и таксономическому разнообразию фаунистические сообщества, содержащие много общих элементов.

С эмса в Туве вместо мозаичного распространения фациальных обстановок начал формироваться линейный поясной характер их распределения. Эндемизм тувинских морских фаунистических сообществ, достигавший в ордовике и силуре 70–80% (Кульков и др., 1985), сократился до нескольких процентов.

15. Рассмотренный выше этап вулканических континентальных излияний в западных районах Алтае-Саянской складчатой области окончился в эйфельском веке. С его завершающей фазой связано достаточно масштабное по биопродуктивности развитие наземной растительности. Об этом свидетельствует древнейшее в АССО (начало ранне-

го эйфеля) проявление угленакопления, зафиксированное в прибрежных морских фациях на границе шандинского и мамонтовского горизонтов на Салаире, в районе г. Гурьевска, где обнаружен достаточно мощный (от 0,15 до 1,2 м) прослой угля (Стратотипические разрезы..., 1986). Следует отметить, что в этой части Алтае-Салаирского палеобассейна в зонах рифовых, зарифовых и межрифовых фаций девонские вулканические процессы практически не проявились.

16. На границе серпуховского и башкирского веков на территории АССО и Чарской зоны Казахстана закрылись структуры Палеоазитского океана (см. рис. 4). Для позднего девона – раннего карбона Чарской зоны характерно кремнисто-терригенное и базальтово-кремнисто-терригенное осадконакопление. Выделяемые на этом стратиграфическом уровне урумбаевская, арасанская, андреевская, карабаевская и верачарская свиты могут быть отнесены к глубоководным образованиям, сформировавшимся на ложе океана (Сенников и др., 2003). Последними из известных в Алтае-Саянской складчатой области морских глубоководных (океанических) фаунистических сообществ являются пелагические популяции радиолярий и конодонтов, встреченные в кремнистых породах выше указанных свит в Чарской зоне (Ивата и др., 1994; Iwata et al., 1997). Они имели низкую плотность и среднее таксономическое разнообразие.

Закрытие Палеоазиатского океана привело и к отмиранию мелководных шельфовых бассейнов, развивавшихся до этого момента на окраине Сибирского континента. На территории АССО морское осадконакопление завершилось на границе визе и серпухова. До этого события в Алтае-Салаирском палеобассейне на шельфовой окраине Сибирского континента накапливались терригенно-карбонатные (черемшанская свита Горного Алтая, абышевская, подъяковская и верхотомская свиты Кузбасса), реже карбонатные отложения (тайдонская и фоминская свиты Кузбасса). Морская палеобиота была представлена богатыми комплексами как бентосных, так и пелагических групп фауны. Заселение палеоакваторий фаунистическими сообществами было достаточно равномерным. При этом развивался площадной тип расселения многочисленных популяций со средней и высокой их плотностью. Позже на всей территории Алтае-Саянской складчатой области наступил континентальный режим.

Работа проводилась при финансовой поддержке РФФИ (проект 05-05-64674).

Литература

- Бабин Г.А., Владимиров А.Г., Крук Н.Н. и др. 2004. Возраст заложения Минусинских впадин (Южная Сибирь) // Докл. РАН. Т. 395. № 3. С. 367–370.
- Бахарев Н.К. 1984. Остракоды сухой свиты (нижний девон, Салаир) // Палеонтология и биогеография палеозоя Сибири. Новосибирск: Наука. С. 71–79.
- Бахарев Н.К., Сенников Н.В., Елкин Е.А. и др. 2004. Ключевые разрезы девона Рудного Алтая, Салаира и Кузбасса. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 103 с.
- Берзин Н.А., Колман Н.Г., Добрецов Н.Л. и др. 1994. Геодинамическая карта западной части Палеоазиатского океана // Геология и геофизика. Т. 35. № 7–8. С. 8–28.
- Диденко А.Н., Моссаковский А.А., Печерский Д.М. и др. 1994. Геодинамика палеозойских океанов Центральной Азии // Геология и геофизика. Т. 35. № 7–8. С. 59–75.
- Добрецов Н.Л. 2003. Эволюция структур Урала, Казахстана, Тянь-Шаня и Алтае-Саянской области в Урало-Монгольском складчатом поясе (Палеоазиатский океан) // Геология и геофизика. Т. 44. № 1–2. С. 5–27.
- Елкин Е.А., Сенников Н.В. 1998. Палеогеографические и палеоклиматические обстановки в позднем лландовери на территории Алтае-Саянской области и их геодинамическая интерпретация // Геология и геофизика, Т. 39. № 8. С. 1150–1153.

- Елкин Е.А., Сенников Н.В., Бахарев Н.К. и др. 1997. Периодичность осадконакопления в силуре и соотношения глобальных геологических событий в среднем палеозое на юго-западной окраине Сибирского континента // Геология и геофизика. Т. 38. № 3. С. 596–607.
- Елкин Е.А., Сенников Н.В., Буслов М.М. и др. 1994. Палеогеографические реконструкции западной части Алтае-Саянской области в ордовике, силуре и девоне и их геодинамическая интерпретация // Геология и геофизика. Т. 35. № 7–8. С. 118–143.
- Елкин Е.А., Изох Н.Г., Сенников Н.В. и др. 1994. Важнейшие глобальные седиментологические и биологические события в девоне Южного Тянь-Шаня и на юге Западной Сибири // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 2. № 3. С. 24–31.
- Захарова Т.В., Ананьев А.Р. 1990. О стратиграфическом положении быскарской серии девона Минусинского прогиба // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. Т. 65. Вып. 2. С. 44–50.
- Зыбин В.А., Сенников Н.В., Ивата К. и др. 2000. Новые данные по микрофауне и геологическому строению полей развития нижнекембрийской кремнисто-карбонатно-терригенной шашкунарской свиты, Горный Алтай // Геология и геофизика. Т. 41. № 4. С. 516–534.
- Ивата К., Ватанабе Т., Акияма М. и др. 1994. Палеозойские микрофоссилии из чарского пояса // Геология и геофизика. Том.35. № 7–8. С. 145–151.
- Изох Н.Г., Сенников Н.В., Елкин Е.А. и др. 2001. Находка полигнатид (конодонты) в таштыпской свите эмса (нижний девон) Тувы // Эволюция жизни на Земле. Томск: Изд-во научно-технич. лит-ры. С. 175–176.
- Изох Н.Г., Сенников Н.В., Обут О.Т. 2005. Находка на Горном Алтае нового уровня в зональной ордовикской конодонтовой шкале Алтае-Саянской складчатой области // Эволюция жизни на Земле. Материалы III Межд. симпозиума. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С. 125–127.
- Кульков Н.П., Владимирская Е.В., Рыбкина Н.Л. 1985. Брахиоподы и биостратиграфия верхнего ордовика и силура Тувы. М.: Наука. 208 с.
- Кульков Н.П., Козлов М.С. 1978. О стратиграфии и брахиоподах силура Рудного Алтая // Фауна и биостратиграфия верхнего ордовика и силура Алтае-Саянской складчатой области. М.: Наука. С. 57–84.
- Моссаковский А.А., Руженцев С.В., Самыгин С.Г., Хераскова Т.Н. 1993. Центральнo-Азиатский складчатый пояс: геодинамическая эволюция и история формирования // Геотектоника. № 3. С. 3–32.
- Петрунина З.Е., Сенников Н.В., Ермиков В.Д. и др. 1984. Стратиграфия и фауна нижнего ордовика Горного Алтая. М.: Наука. 124 с.
- Преображенский Б.В. 1986. Современные рифы. М.: Наука. 244 с.
- Сенников Н.В. 1996. Граптолиты палеозоя Средней Сибири (систематика, филогения, биохронология, биологическая природа, палеозоогеография). Новосибирск: Изд-во СО РАН, НИЦ ОИГГМ. 225 с.
- Сенников Н.В. 1998. Проявления глобального ордовикско-силурийского биотического кризиса в граптолитовых сообществах Средней Сибири // Геология и геофизика. Т. 39. № 5. С. 557–567.
- Сенников Н.В., Елкин Е.А., Изох Н.Г., Клец А.Г. 2000. Ордовикский молассовый комплекс юго-западной части Западного Саяна (манчурекская свита) // Геология и геофизика. Т. 41. № 1. С. 35–49.
- Сенников Н.В., Казанский А.Ю., Ермиков В.Д. и др. 2000. Сравнительный анализ седиментационных, палеозоогеографических и палеомагнитных данных по ордовика и силуру Алтая и Тувы // 300 лет горно-геологической службе России: история горнорудного дела, геологическое строение и полезные ископаемые Алтая. Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та. С. 195–200.
- Сенников Н.В., Обут О.Т. 2002. Тестирование зональной последовательности по хитинозоям на базе граптолитовых зон (ордовик, Горный Алтай и Московская синеклиза) // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 5. С. 51–63.
- Сенников Н.В., Петрунина З.Е. 2000. Седиментационные особенности и биостратиграфическое положение ниже-среднеордовикских стратонов Северо-Востока Алтая // 300 лет горно-геологической службе России: история горнорудного дела, геологическое строение и полезные ископаемые Алтая. Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та. С. 189–194.

- Сенников Н.В., Петрунина З.Е., Гладких Л.А. 2001. Лито- и биостратиграфическое расчленение ашгилла центральной части Горного Алтая. Актуальные вопросы геологии и минералогии юга Сибири: Материалы научно-практической конференции. Новосибирск. Изд-во СО РАН, НИЦ ОИГГМ. С.135–144.
- Сенников Н.В., Хлебникова Т.В., Алексеенко А.А. и др. 2000. Находка рода *Paraglossograptus* (граптолиты) в тарлыкской свите среднего ордовика Тувы (юг Западной Сибири) // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 2–3. С. 182–187.
- Стратотипические разрезы нижнего и среднего девона Салаира. Теленгитский надгоризонт: терригенно-карбонатные фации. 1986. Новосибирск: Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. 143 с.
- Шенгер А.М., Натальин Б.А., Буртман В.С. 1994. Тектоническая эволюция Алтаид // Геология и геофизика. Т. 35. № 7–8. С. 41–58.
- Шокальский С.П., Бабин Г.А., Владимиров А.Г., Борисов С.М. 2000. Корреляция магматических и метаморфических комплексов западной части Алтае-Саянской складчатой области. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Фил. «Гео». 188 с.
- Фанерозой Сибири. 1984. Том. 1. Венд, палеозой. Новосибирск: Наука. 190 с.
- Iwata K., Obut O.T., Buslov M.M. 1997. Devonian and Lower Carboniferous radiolarians from the Chara Ophiolite Belt, East Kazakhstan // News Osaka Micropaleontol. Spec. Vol. 10. P. 27–31.
- Yolkin E.A., Izokh N.G. 1999. Rates of evolution in Emsian (Early Devonian) conodonts and trilobite lineages // Bull. Soc. Paleontol. Ital. Vol. 37. No. 2–3. P. 335–338.

УДК 551.735

Двучленное деление каменноугольной системы

А.С. Алексеев

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,

Палеонтологический институт РАН

E-mail: aaleks@geol.msu.ru

В связи с принятием деления каменноугольной системы в глобальной шкале на две подсистемы аргументируется целесообразность перехода к двучленному расчленению и в общей шкале карбона России.

Ключевые слова: каменноугольная система, подсистемы, отделы.

К середине XX в. сложилась довольно редкая в современной стратиграфии ситуация, когда каменноугольная система в одной группе стран (государства Западной Европы и Америки) разделялась на две части (отдела), а в другой (СССР и ряд его сателлитов) — на три. Другими словами, трехчленное деление карбона, принятое в СССР, очевидным образом было противопоставлено двучленному делению в большинстве других стран. Трехчленное деление «по наследству» досталось и современной России. После распада СССР ряд сохранявшихся до этого расхождений в отношении положения границ некоторых ярусов был устранен, но подразделение на отделы осталось без изменений вплоть до настоящего времени. В начале 1990-х гг. Международная подкомиссия по стратиграфии карбона после периода долгих бесплодных обсуждений приступила к разработке и утверждению международной шкалы каменноугольной системы. К настоящему времени приняты важные решения, которые настоятельно требуют вернуться к дискуссии о делении карбона на отделы в отечественной общей шкале (Алексеев, 2003).

Решения 1988–2003 гг.

Фактически на протяжении более 100 лет независимо существовали три региональных шкалы каменноугольной системы: западноевропейская, восточноевропейская и североамериканская. В последней выделялись две самостоятельные системы (миссисипская и пенсильванская). Американские стратиграфы неоднократно предлагали принять разделение карбона на две самостоятельные системы и в глобальном масштабе, но с этим не соглашались европейские специалисты. В 1970-е гг. была выдвинута компромиссная идея о выделении двух подсистем, хотя впервые это предложение было опубликовано значительно раньше (Elias, 1952, 1960). Во время подготовки к 8 Международному конгрессу по стратиграфии и геологии карбона, который прошел в Москве в сентябре

1975 г., группа специалистов из ряда стран предложила совместить двучленное деление с трехчленным путем комбинации двух подсистем и трех отделов (один отдел в миссисипии и два отдела в пенсильвании) (Буроз и др., 1977; Ротай, 1978; Bourou et al., 1978a, b).

В 1988 г. Международная подкомиссия по стратиграфии карбона (SCCS) большинством голосов в 86% приняла решение о делении карбона на подсистемы, но названия последних не были приняты (Engel, 1989). Как потенциально пригодные наименования рассматривались, с одной стороны, миссисипий и пенсильваний, и нижний и верхний карбон — с другой. Поскольку к середине 1990-х гг. персональный состав SCCS существенно изменился, голосование по вопросу о названии подсистем, проведенное в 1997 г., не дало определенного результата, так как ни один из конкурирующих вариантов не набрал 60% голосов (Metcalf, 1998). Из-за обострения отношений между ведущими членами SCCS в октябре 1999 г. было открыто новое голосование, но не о названии подсистем, а для решения вопроса о том, должны ли эти два подразделения карбона рассматриваться как подсистемы или отделы, что возвращало ситуацию на 10 лет назад. Председатель Международной комиссии по стратиграфии своим решением отменил это голосование еще до его окончания, и 19 ноября 1999 г. теперь уже сама комиссия объявила повторное голосование, закрытое 21 декабря 1999 г. В ходе этого голосования необходимо было подтвердить решение о том, что два подразделения карбона есть подсистемы и определить их названия. В результате голосования значительное большинство членов подкомиссии (13 против 4) согласилось принять американскую номенклатуру (Metcalf, 2000). На этом борьба между западноевропейским и североамериканским подходами к стратиграфии каменноугольной системы завершилась скорее победой второго подхода, чем компромиссом между ними.

Таким образом, разделение каменноугольной системы на две подсистемы в международной шкале стало свершимся фактом и это потребовало решить вопрос об отделах и ярусах, то есть о наполнении шкалы реально работающими подразделениями.

В SCCS для обсуждения были представлены два варианта такого деления. Один из них был подготовлен председателем подкомиссии Ф. Геккелом (Heckel, 2001). Он предусматривал выделение в обеих подсистемах трех отделов, каждый из которых (за исключением верхнепенсильванского) включал по одному ярусу. Верхний пенсильваний в этом проекте объединял два яруса — касимовский и гжелский. Данное предложение с нашей точки зрения слишком формально и противоречит иерархической структуре стратиграфической шкалы. Позднее Геккел подчеркнул, что его шкала открыта для детализации и если впоследствии ярусы будут разукрупнены (как это было ранее в Западной Европе), то для них уже будут существовать готовые отделы.

Второй вариант предложил А.С. Алексеев (Alekseev, 2001), его более развернутое обоснование опубликовано на русском языке (Алексеев, 2003). В нем предполагалось разделить каждую подсистему на два отдела (турнейский и визейский в миссисипии, вестфальский и стефанский в пенсильвании). Каждый отдел содержал не менее чем два яруса (табл. 1). У этого варианта были свои преимущества. Прежде всего он включал термины из всех трех региональных шкал. Сохранение в нем таких терминов, как вестфал и стефан, позволило бы применять эту шкалу и на территории Ангариды, где морские отложения этого возраста распространены крайне ограниченно, а выделение более мелких единиц — морских ярусов — невозможно. Однако в таком случае потребовалась бы некоторая коррекция границ ряда западноевропейских подразделений, на что лишь немногие члены SCCS готовы были согласиться.

Таблица 2. Глобальная шкала и общая шкала карбона России

Ратифицированное глобальное расчленение карбона Heckel, 2004				Общая шкала карбона России Кагарманов, Коссова, 2003		
Система	Подсистема	Отдел	Ярус	Система	Отдел	Ярус
КАМЕННОУГОЛЬНАЯ	Пенсильванская	Верхний	Гжелский	КАМЕННОУГОЛЬНАЯ	Верхний	Гжелский
			302			Касимовский
		305	Средний		Московский	
		Средний			Московский	
					312	Средний
		Нижний	Башкирский			
	320	Нижний	Серпуховский			
	Верхний		Серпуховский			
			326		Средний	Визейский
	Средний		Визейский			
345		Нижний	Турнейский			
Нижний	Турнейский					
358						

Обсуждение обоих вариантов было очень вялым, лишь несколько исследователей высказались по этому вопросу. Поэтому осенью 2003 г. обе шкалы были выставлены на голосование (Work, 2004). Вариант Геккела поддержали 14 членов комиссии (из 19 голосовавших), а за вариант Алексеева были поданы только 3 голоса. В 2004 г. это решение было утверждено Международной комиссией по стратиграфии и Международным союзом геологических наук. Поскольку объем отделов был определен через соответствующие им ярусы с собственными названиями, которые были «комбинацией западноевропейских и русских наименований, ставшей общепринятой» (Heckel, 2004, с. 1), то без дополнительного голосования оказались утвержденными (ратифицированными) и ярусные подразделения каменноугольной системы (табл. 2). Таким образом, остается лишь закрепить с помощью «золотых гвоздей» нижние границы ярусов международной шкалы, чтобы последняя была окончательно сформирована.

Серия охарактеризованных выше решений привела к тому, что двучленное деление карбона оказалось юридически закрепленным в глобальной хроностратиграфической шкале, в связи с чем к нему и нам в России следует определить свое отношение.

Краткая история становления отечественной шкалы каменноугольной системы

Подробное изложение истории разработки стратиграфической шкалы карбона в Западной Европе и России-СССР можно найти в целом ряде работ, которые будут указаны ниже. Поэтому здесь мы ограничимся только краткими сведениями.

Самые ранние этапы становления стратиграфических шкал карбона обстоятельно рассмотрел Г.П. Леонов (1973). Его анализ показывает, что все эти шкалы носили сугубо региональный историко-геологический характер с выделением в качестве отделов и ярусов естественных интервалов разреза, разделенных крупными перестройками обстановок осадконакопления и, как следствие, сменами фаунистических и флористических комплексов.

В России трехчленное деление своими корнями восходит к последовательности морских каменноугольных отложений центральных районов Восточно-Европейской платформы (прежде всего Подмосковья) и западного склона Урала. Оно было намечено еще Р. Мурчисоном (Murchison et al., 1845), но получило полноценное биостратиграфическое обоснование по фораминиферам благодаря В.И. Мёллеру (1880). Последний не только выделил три горизонта (I. Нижний или эндотировый известняк; II. Средний или фузули-нелловый известняк; III. Верхний или фузулиновый известняк), но четко обозначил их как «три главные отдела» каменноугольной системы (Мёллер, 1880, с. 168).

Это деление на основании распределения брахиопод поддержал Ф.Н. Чернышев (Tschernichew, 1890). Он выделял А) известняки с *Productus giganteus*, *Productus striatus*, *Chonetes papilionacea* etc.; В) известняки со *Spirifer mosquensis* Fisch. и С) верхние каменноугольные известняки. Такое расчленение им было закреплено окончательно в 1902 г. Считается, что именно после этого трехчленное деление утвердилось в России окончательно, так как С.Н. Никитин еще в 1890 г. делил карбон на два отдела.

Однако надо иметь в виду, что до работ В.Е. Руженцева по аммоноидеям Южного Урала в верхний отдел карбона, по предложению М. Мюнье-Шальма и А. де Лаппарана (Munier-Chalmas, de Lapparent, 1893) часто называвшийся уральским, на практике и по определению включалась доартинская часть нижней перми. В таком объеме верхний отдел каменноугольной системы по фаунистической выразительности и относительной длительности был соизмерим с другими отделами, и его существование было оправдано.

Первая официальная схема расчленения каменноугольной системы в СССР была принята в 1951 г. Она предусматривала выделение трех отделов, что было подтверждено в схеме 1962 г.

В 1968 г. состоялся пленум комиссии по каменноугольной системе МСК, посвященный памяти Л.С. Либровича. Большинство его участников поддержало сохранение существовавшего в СССР расчленения на три отдела, хотя некоторые предлагали перейти к двучленному делению (Материалы..., 1971). Следующий пленум комиссии, прошедший в 1974 г., подтвердил это решение (Решение..., 1978). В 1981 г. в Новочеркасске состоялся выездной пленум каменноугольной комиссии. Он вновь отметил необходимость деления в шкале СССР карбона на три отдела (Предисловие, 1984). При разработке новой унифицированной схемы карбона Русской платформы в 1988 г. это принципиальное положение было сохранено (Кагарманов, Донакова, 1990).

В общей стратиграфической шкале карбона России (Кагарманов, 1998б; Кагарманов, Косовая, 2003) трехчленное расчленение сохраняется без изменений до настоящего времени.

Последовательными сторонниками разделения карбона на три отдела были почти все ведущие отечественные карбонеды: С.В. Семихатова (1929), Е.А. Иванова (1955; Иванова, Розовская, 1970), Д.Л. Степанов (1959), Л.С. Либрович и В.Д. Наливкин (Librovitch, Nalivkin, 1961), Г.Д. Киреева (1970), О.Л. Эйно́р (1971), Д.М. Раузер-Черноусова и С.Ф. Щербович (1974), А.П. Ротай (1976; Ротай, Степанов, 1975), Е.А. Рейтлингер (1975), И.С. Барсков (1998), А.Х. Кагарманов (1998а,б) и многие другие выдающиеся специалисты.

Двучленное деление карбона в работах отечественных карбонедов

Несмотря на доминирующее мнение о единственно правильном делении карбона на три отдела, далеко не все отечественные специалисты соглашались с таким выводом.

Н.П. Герасимов (1937а, с. 88) считал, что «каменноугольная система в соответствии с циклами осадконакопления распадается на отделы: динантский и московский». Уральский отдел он рассматривал как пермский (Герасимов, 1937б).

Г.И. Теодорович, который всегда публично поддерживал трехчленное деление, признавал, что «распределение хористит намечает деление карбона на два отдела, как это давно принимается в Западной Европе и Америке (миссисипиан и пенсильваниан), которые в последней часто принимаются даже как две самостоятельные системы» (Теодорович, 1957, с. 108).

Еще в 1963 г. А.Д. Миклухо-Маклай писал, что «... каменноугольная система должна состоять из двух отделов: нижнего, в составе которого имеются три яруса — турнейский, визейский и намюрский, и верхнего, разделяемого на два подотдела — нижний, состоящий из башкирского, нижнего и верхнего московского ярусов, и верхний подотдел, в состав которого входит один гжельский ярус» (Миклухо-Маклай, 1963, с. 16). Важно, что эта позиция Миклухо-Маклая была доведена им до международной общественности еще в 1958 г. (Miklukho-Maclay, 1961).

Наиболее последовательным защитником «двучленности» был В.Е. Руженцев (1965, 1974, 1975; Руженцев, Богословская, 1971, 1978; Ruzhencev, 1978), который сначала считал, что «планетарная стратиграфическая шкала» каменноугольной системы должна включать два отдела (нижнекаменноугольный и верхнекаменноугольный) и 9 ярусов. Позднее Руженцев предлагал согласиться с выделением двух подсистем с двумя отделами в каждой (табл. 1), которые в сумме содержат 10 ярусов.

О.И. Богуш и О.В. Юферев (1966, с. 68) пришли к выводу, что «целесообразно ... выделять в карбоне Верхояня два отдела: нижний (в прежнем объеме) и верхний, соответствующий среднему и верхнему карбону русской схемы». Позднее О.В. Юферев (1973, 1978) неоднократно подтверждал данный вывод, основанный на резком различии фаунистических характеристик этих двух частей карбона в пределах Ангариды и прилегающих к ней районов Сибири и Северо-Востока Азии.

В 1968 г. вышла статья Д.Л. Степанова, в которой он обстоятельно аргументировал необходимость перехода к двучленному делению карбона, хотя до этого и впоследствии не возражал против традиционного расчленения (Ротай, Степанов, 1975). Однако и позднее он не отказался от своего вывода, что верхний отдел карбона – это по существу лишь один ярус, а «...проведение границы среднего и верхнего палеозоя в основании среднего карбона представляет завуалированное признание двучленного деления каменноугольной системы» (Степанов, 1975, с. 294).

На пленуме Комиссии по каменноугольной системе, состоявшемся в 1968 г., В.А. Разницын (1971) предлагал два реально распознающихся в карбоне цикла рассматривать как системы — динантскую и собственно каменноугольную. При этом, по его мнению, средний и верхний отделы, принятые в СССР, могут быть сохранены, что позволит повысить ранг двух подъярусов московского яруса. В ходе второго пленума комиссии (1974 г.) Г.Е. Черняк, Р.В. Соломина и В.И. Устрицкий в особых мнениях предлагали выделять два отдела, так как верхний отдел отвечает лишь одному ярусу.

С.В. Мейен (1970) проанализировал развитие флоры в карбоне и перми и пришел к выводу о существовании внутри этого интервала всего лишь двух этапов.

О.Л. Эйно́р (1971, с. 67) в то же время признавал, что «в преобладающем большинстве районов Земли выделяются два этапа — нижний морского развития и верхний — лагунного (или континентального)», но смена обстановок часто растягивалась на целый век или более и практическое использование этого деления «встречает непреодолимые затруднения».

А.А. Султанаев (1974, 1975, 1978), обсуждая расчленение верхнего карбона Урала, пришел к выводу, что в этом интервале нельзя выделить более одного яруса с неясной нижней границей, в связи с чем он также считал необходимым принятие двучленного деления. Изучая стратиграфию и фораминиферы каменноугольных отложений северо-восточных районов европейской части СССР и Урала, к аналогичному выводу пришел В.А. Черных (1976).

И.С. Барсков и др. (1980) на основании резкой смены конодонтов в середине карбона пришли к выводу, что подошва генозоны *Hotoceras* может рассматриваться как граница систем.

Р.М. Иванова (1998, 2000) склонялась к делению «на два отдела, равные миссисипию и пенсильванию» (1998, с. 23).

На двучленное деление по крайней мере в международной шкале согласился В.И. Давыдов (2002), который позднее стал соавтором пояснительного текста о каменноугольной системе к новой версии глобальной шкалы геологического времени (Davydov et al., 2004).

Еще дальше пошел Ю.С. Папин (2002), который предложил рассматривать миссисипий и пенсильваний как самостоятельные системы.

Мы видим, что признание трехчленного деления было далеко не единодушным и это оставляет возможность вернуться к взвешенному обсуждению расчленения каменноугольной системы на отделы.

Главные подразделения карбона и их длительность

Еще в 1960-е гг. сложилось мнение, что позднекаменноугольная эпоха была намного короче остальных, хотя надежные определения возраста тогда отсутствовали. Сейчас есть возможность проверить этот вывод благодаря тому, что за последние годы длительность подразделений общей шкалы была существенно уточнена, датировки границ веков каменноугольного периода приобрели достаточно высокую надежность.

В последней версии шкалы геологического времени (Gradstein et al., 2004) общая длительность карбона определена в 60,2 млн. лет. Если оперировать принятым в России делением, то на ранний карбон приходится 41,1 млн. лет, средний — 11,6 млн. лет и поздний — всего 7,5 млн. лет. Таким образом, продолжительность позднекаменноугольной эпохи укладывается в среднее значение длительности одного века фанерозоя (5–7 млн. лет) и она в 5,5 раз короче раннего карбона.

Близкие значения приняты в так называемой шкале DCP 2003, разработанной под руководством М. Меннинга (Menning et al., in press). Суммарная длительность каменноугольного периода в ней принята равной 62 млн. лет (296–358 млн. лет). Ранний карбон длился 38 млн. лет, средний — 15 млн. лет, а поздний — лишь 9 млн. лет.

Анализ обеих новейших шкал показывает, что «поздний карбон» в его узком понимании действительно несоразмерен с ранним карбоном, тогда как объединение его со среднекаменноугольной эпохой в один хрон приведет к более сбалансированной конструкции всей шкалы.

Особенности срединнокаменноугольного рубежа

Массовое вымирание. Со срединнокаменноугольной границей совпадает резкая смена морских организмов, которая может рассматриваться как малое массовое вымирание (Алексеев, 2000). Существенные фаунистические изменения, имевшие место на этом рубеже, подчеркнули Б. Ричардс и др. (Richards et al., 2002).

Первой обратила внимание на существенное изменение фаун кораллов (в основном ругоз) на рассматриваемом рубеже Н.П. Василюк (1974). Однажды она даже отметила, что в Донбассе рубеж между нижним и средним карбоном (основание группы известняков D_7 , что несколько выше современного положения данной границы в подошве известняка D_5^8) может отвечать рангу границы между системами (Василюк, 1975). Эти данные были подтверждены О.Л. Коссовой (1995).

Важные события происходили среди брахиопод. Они были связаны прежде всего с вымиранием гигантопродуктид истриатиферид, существенным изменением среди спириферид.

Подробно изучена смена конодонт (Nemirovskaya, Nigmatdaganov, 1994), которая характеризуется исчезновением в башкирское время таких типично раннекаменноугольных родов, как *Gnathodus* Pander, *Lochriea* Scott и *Cavusgnathus* Harris et Hollingsworth, и появлением характерных для первой половины среднего карбона *Declinognathodus* Ellison et Graves и *Idiognathoides* Harris et Hollingsworth, а несколько позднее *Idiognathodus* Gunnell и *Streptognathodus* Stauffer et Plummer, доминировавших на протяжении остальной части карбона. Особое значение этого рубежа было подчеркнуто еще И.С. Барсковым и др. (1980).

Новейшие подсчеты показывают, что на родовом уровне этот рубеж выделяется весьма отчетливо — вероятность вымирания морских животных примерно в 2–3 раза выше фона (Sepkoski, 1986), при этом уровень вымирания родов составляет около 35%, а семейств — около 10% (Sepkoski, 1995).

Эвстатические колебания уровня моря и палеоклиматические изменения. Кли-мат большей части раннего карбона может быть охарактеризован как относительно теп-лый, соответствующий так называемой «теплой биосфере». В конце визейского и в серпу-ховском веке впервые фиксируются кратковременные высокоамплитудные эвстатические падения уровня океана, которые могли быть связаны с периодическим появлением ледни-ковой шапки в пределах Гондваны. Но наиболее резкое падение уровня произошло на рубеже раннего и среднего карбона (в начале башкирского века), что вызвало появление субглобального перерыва в морских последовательностях, сопровождавшегося формиро-вание палеопочв и кор выветривания. Башкирский век, по-видимому, был временем мак-симума позднепалеозойского оледенения (Alekseev et al., 1996), что подтверждают и ре-зультаты исследования изотопного состава кислорода в раковинах брахиопод (Mii et al., 2001; Grossman et al., 2002). С этого момента Земля переходит в состояние «холодной био-сферы», и вся остальная часть карбона характеризовалась частыми гляциоэвстатическими колебаниями уровня океана, что обусловило четко выраженную цикличность как мелко-водных карбонатных отложений, так и параллельных угленосных толщ этого времени.

Заключение

Таким образом, не существует научно обоснованных возражений против двучленного деления каменноугольной системы, поскольку это весьма существенный рубеж как в раз-витии органического мира, так и в эволюции внешних оболочек Земли. Поэтому в отече-ственной общей шкале целесообразно заменить средний и верхний отделы одним-един-ственным верхним отделом, воздержавшись на данном этапе от выделения подсистем.

В 1998 г. Межведомственный стратиграфический комитет России принял решение «сохранить принятое в России и ряде других стран трехчленное деление каменноуголь-ной системы на отделы и не возражать против параллельного использования двух под-систем» (Жамойда, Прозоровская, 1998, с. 21). Косвенно такое решение служит призна-нием фундаментальности срединно-каменноугольного рубежа.

Обычным возражением при всяком изменении стратиграфических шкал является утверждение, что «такое-то действие нарушает устоявшуюся номенклатуру, изменяет традиционные объемы подразделений и приведет к необходимости переделки многих сотен и тысяч геологических карт». Однако несмотря на этот аргумент, в отече-ственной истории изменения ярусной шкалы карбона с 1951 по 1974 гг. происходили с пери-одичностью примерно раз в десять лет, и ничего не случилось. С 1974 г. ярусное деление остается неизменным, но определения нижних границ турнейского, визейского и баш-кирского ярусов поменялись. Предлагаемая модификация сблизит нашу шкалу с гло-бальной и сделает общую ситуацию более ясной.

Данная работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты 03-05-64415 и 06-05-64783; и программы 25 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосфе-ры» проект «Эвстатические колебания уровня моря в фанерозое и реакция на них морс-кой биоты».

Литература

- Алексеев А.С. 2000. Типизация фанерозойских событий массового вымирания организмов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. № 5. С. 6–14.
Алексеев А.С. 2003. Ревизия общей шкалы каменноугольной системы // Литосфера. № 1. С. 3–12.

- Барсков И.С. 1998. История и принципы стратиграфии карбона России // Границы ярусов и биотические события среднего и позднего карбона. Всероссийское совещание. 7–13 августа 1998 г., Москва. Тезисы докл. М.: Моск. ун-т. С. 8–10.
- Барсков И.С., Алексеев А.С., Горева Н.В. 1980. Конодонты и стратиграфическая шкала карбона // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 3. С. 43–45.
- Богущ О.И., Юферов О.В. 1966. Фораминиферы карбона и перми Верхоянья. М.: Наука. 208 с.
- Буроз А., Вагнер Р.Т., Гордон М. и др. 1977. Предложения по созданию международной стратиграфической шкалы карбона // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 2. С. 5–24.
- Васильюк Н.П. 1974. Развитие кораллов на рубеже раннего и среднего карбона // Палеонтол. журн. № 4. С. 3–10.
- Васильюк Н.П. 1975. Роль кораллов в биостратиграфии карбона Донецкого бассейна // Стратиграфия и биогеография морей и суши каменноугольного периода на территории СССР. Киев: изд-во при Киевском гос. ун-те. С. 7–15.
- Герасимов Н.П. 1937а. О циклах осадконакопления в верхнем палеозое Пермского Приуралья и о границе карбона и перми // Международный геологический конгресс. XVII сессия. Тезисы докл. М.-Л.: ОНТИ. С. 87–88.
- Герасимов Н.П. 1937б. Уральский отдел пермской системы // Учен. записки Казанского гос. ун-та. Т. 97. Кн. 3–4. С. 3–68.
- Давыдов В.И. 2002. Каменноугольная система и современный статус ее подразделений // Стратиграфия и палеогеография карбона Евразии. Екатеринбург: Ин-т геол. и геохим. УрО РАН. С. 72–91.
- Жамойда А.И., Прозоровская Е.Л. 1998. Постановление МСК по докладу председателя комиссии МСК по каменноугольной системе А.Х. Кагарманова «Проблемы общей шкалы каменноугольной системы» / Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. СПб.: ВСЕГЕИ. Вып. 30. С. 20–21.
- Иванова Е.А. 1955. Основные вопросы биостратиграфии среднего и верхнего карбона Русской платформы // Иванова Е.А., Хворова И.В. Стратиграфия среднего и верхнего карбона западной части Московской синеклизы // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 53. С. 216–249.
- Иванова Е.А., Розовская С.Е. 1970. О подразделении каменноугольной системы на отделы // Проблемы стратиграфии карбона. Межведомственный стратиграфический комитет СССР. Труды. Т. 4. С. 17–28.
- Иванова Р.М. 1998. Граница среднего и верхнего карбона на Урале по фузулинидам // Границы ярусов и биотические события среднего и позднего карбона. Всероссийское совещание. 7–13 августа 1998 г. Москва. Тезисы докл. М.: Моск. ун-т. С. 22–24.
- Иванова Р.М. 2000. Зональная стратиграфия и границы среднего карбона на Урале по фузулинидам // Зональные подразделения карбона Общей стратиграфической шкалы России. Материалы Всероссийского совещания, 29–31 мая 2000 г. Уфа: Гилем. С. 44–46.
- Кагарманов А.Х. 1998а. О ранге подразделений общей (глобальной) шкалы фанерозоя и шкале карбона России // Границы ярусов и биотические события среднего и позднего карбона. Всероссийское совещание, 7–13 августа 1998 г. Москва. Тезисы докл. М.: Моск. ун-т. С. 30–32.
- Кагарманов А.Х. 1998б. Проблемы общей шкалы каменноугольной системы // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. СПб.: ВСЕГЕИ. Вып. 30. С. 21–28.
- Кагарманов А.Х., Донакова Л.М., ред. 1990. Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы с региональными стратиграфическими схемами, Ленинград, 1988 г. Каменноугольная система. Л.: ВСЕГЕИ. 40 с.
- Кагарманов А.Х., Косовая О.Л. 2003. Международный симпозиум «Биостратиграфическое обоснование ярусных границ каменноугольной системы Восточной Европы». Выездная сессия комиссии по каменноугольной системе // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. СПб.: ВСЕГЕИ. Вып. 34. С. 35–40.

- Киреева Г.Д. 1970. Изменение фораминифер у границ стратиграфических подразделений различных рангов // Проблемы стратиграфии карбона. Межведомственный стратиграфический комитет СССР. Труды. Т. 4. С. 41–46.
- Коссовая О.Л. 1995. Восстановление таксономического разнообразия кораллов *Rugosa* в среднем карбоне // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 2. С. 66–76.
- Леонов Г.П. 1973. Основы стратиграфии. Том 1. М.: изд-во Моск. ун-та. 530 с.
- Материалы постоянной стратиграфической комиссии по карбону СССР. 1971. Л.: ВСЕГЕИ. 81 с.
- Мейен С.В. 1970. Об основном делении каменноугольной системы по палеоботаническим данным // Проблемы стратиграфии карбона. Межведомственный стратиграфический комитет СССР. Труды. Т. 4. С. 46–56.
- Мёллер В.И. 1880. Фораминиферы каменноугольного известняка России // Материалы для геологии России. Т. 9. 182 с.
- Миклухо-Маклай А.Д. 1963. Верхний палеозой Средней Азии. Л.: изд-во Ленингр. ун-та. 329 с.
- Никитин С.Н. 1890. Каменноугольные отложения Подмосковного края и артезианские воды под Москвой // Труды Геол. комитета. 1890. Т. 5. Вып. 5. 182 с.
- Папин Ю.С. 2002. Позиция границы между миссисипием и пенсильвaniem в общей стратиграфической шкале // Стратиграфия и палеогеография карбона Евразии. Екатеринбург: Ин-т геол. и геохим. УрО РАН. С. 230–237.
- Предисловие. 1984 // Верхний карбон СССР. Межведомственный стратиграфический комитет. Труды. 1984. Т. 13. С. 3–4.
- Разницын В.А. 1971. О делении каменноугольной системы на отделы // Материалы постоянной стратиграфической комиссии по карбону СССР. Л.: ВСЕГЕИ. С. 66–67.
- Раузер-Черноусова Д.М., Щербович С.Ф. 1974. Некоторые вопросы касимовского яруса в свете изучения фузулинид // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 6. С. 91–103.
- Рейтлингер Е.А. 1975. Этапность как критерий проведения биостратиграфических границ на примере каменноугольной системы (по фораминиферам) // Стратиграфия карбона и геология угленосных формаций СССР. М.: Недра. С. 17–25.
- Решение II пленума комиссии МСК по каменноугольной системе. 1978 // Вопросы стратиграфии палеозоя (девон, карбон). Межведомственный стратиграфический комитет. Труды. Т. 6. С. 273–277.
- Ротай А.П. 1976. Некоторые общие вопросы стратиграфии карбона // Стратиграфия и палеонтология карбона. Труды ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 247. С. 3–15.
- Ротай А.П. 1978. Стратиграфия карбона СССР и проект Международной стратиграфической шкалы // 8 Международный конгресс по стратиграфии и геологии карбона. Труды. Том 1. Общие проблемы стратиграфии каменноугольных отложений. М.: Наука. С. 10–21.
- Ротай А.П., Степанов Д.Л. 1975. Стратиграфическая шкала каменноугольной системы, принятая в СССР // Основные черты стратиграфии карбона СССР. Л.: Недра. С. 23–38.
- Руженцев В.Е. 1965. Основные комплексы аммоноидей каменноугольного периода // Палеонтол. журн. № 2. С. 3–17.
- Руженцев В.Е. 1974. О позднекаменноугольных аммоноидеях Русской платформы и Приуралья // Палеонтол. журн. № 3. С. 32–46.
- Руженцев В.Е. 1975. Аммоноидеи и хроностратиграфия карбона Восточной Сибири // Палеонтол. журн. № 2. С. 28–44.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. 1971. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 133. 382 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. 1978. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 167. 338 с.
- Семихатова С.В. 1929. К вопросу о разграничении верхнего и среднего карбона // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 7. Вып. 3. С. 266–297.
- Степанов Д.Л. 1959. Каменноугольная система и ее основные стратиграфические подразделения // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 11. С. 52–65.
- Степанов Д.Л. 1968. Объем и ярусное подразделение верхнего карбона // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 4. С. 17–21.

- Степанов Д.Л. 1975. Основные проблемы дальнейшего изучения каменноугольной системы // Основные черты стратиграфии карбона СССР. Л.: Недра. С. 291–297.
- Султанаев А.А. 1974. О верхнем карбоне Урала // Сов. геол. № 3. С. 37–46.
- Султанаев А.А. 1975. Проблемы стратиграфии среднего карбона Урала и возможные пути их решения // Каменноугольные отложения Урала. Труды Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР. Вып. 121. Сборник по вопросам стратиграфии. № 25. С. 127–137.
- Султанаев А.А. 1978. О расчленении каменноугольной системы // Вопросы стратиграфии палеозоя (девон, карбон). Межведомственный стратиграфический комитет. Труды. Т. 6. С. 211–212.
- Теодорович Г.И. 1957. О книге Е.А. Ивановой и И.В. Хворовой «Стратиграфия среднего и верхнего карбона западной части Московской синеклизы» // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 5. С. 105–111.
- Черных В.А. 1976. Стратиграфия карбона севера Урала. Л.: Наука. 304 с.
- Эйнон О.Л. 1971. О количестве отделов в каменноугольной системе // Материалы постоянной стратиграфической комиссии по карбону СССР. Л.: ВСЕГЕИ. С. 67–68.
- Юферев О.В. 1973. Карбон Сибирского биогеографического пояса // Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 162. 278 с.
- Юферев О.В. 1978. Проект зональной и ярусной шкал каменноугольной системы // Биостратиграфия и палеобиогеография девона и карбона азиатской части СССР. Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 386. С. 146–158.
- Alekseev A.S. 2001. Stage subdivision of the Carboniferous System // Newslett. Carbon. Stratigr. N 19. P. 14–16.
- Alekseev A.S., Kononova L.I., Nikishin A.M. 1996. Devonian and Carboniferous of Moscow Syncline: stratigraphy and sea-level changes // Tectonophysics. 1996. Vol. 268. No. 1–4. P. 149–168.
- Bouroz A., Einor O.L., Gordon M. et al. 1978a. Proposals for an international chronostratigraphic classification of the Carboniferous // 8 Межд. конгресс по стратиграфии и геологии карбона. Труды. Т. 1. Общие проблемы стратиграфии каменноугольных отложений. М.: Наука. С. 36–52.
- Bouroz A., Wagner R.H., Winkler Prins C. 1978b. Report and proceedings of the IUGS Subcommission on Carboniferous Stratigraphy. Meeting in Moscow, 8–12 September, 1975 // 8 Межд. конгресс по стратиграфии и геологии карбона. Труды. Т. 1. Общие проблемы стратиграфии каменноугольных отложений. М.: Наука. С. 27–35.
- Davydov V.I., Wardlaw B.R., Gradstein F.M. 2004. The Carboniferous Period // Gradstein F., Ogg J., Smith A., eds. A Geologic Time Scale 2004. Cambridge Univ. Press. P. 222–248.
- Dunbar C.O. 1960. Historical geology. 2nd ed. N.-Y. 500 p.
- Elias M.K. 1952. New data on Dinantian-Namurian equivalents in America // 3 Congrès pour l'avancement des études de stratigraphie et de géologie du Carbonifère, Heerlen, 1951. Compte Rendu. T. 1. Heerlen. P. 189–201.
- Elias M.K. 1960. Marine Carboniferous of N. America and Europe // Quatrième Congrès pour l'avancement des études de stratigraphie et de géologie du Carbonifère, Heerlen, 15–20 septembre 1958. Compte Rendu. T. 1. Maestricht: Ernest van Aelst. P. 151–161.
- Engel B. 1989. S.C.C.S. ballot results // Newslett. Carbon. Stratigr. No. 7. P. 6–8.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. et al. 2004. A new Geologic Time Scale, with special reference to Precambrian and Neogene // Episodes. Vol. 27. No. 2. P. 83–100.
- Grossman E.L., Bruckschen P., Mii H. et al. 2002. Carboniferous paleoclimate and global change: isotopic evidence from the Russian Platform // Стратиграфия и палеогеография карбона Евразии. Екатеринбург: Ин-т геол. и геохим. УрО РАН. С. 61–71.
- Heckel P.H. 2001. New proposal for series and stage subdivision of Carboniferous System // Newslett. Carbon. Stratigr. No. 19. P. 12–14.
- Heckel P.H. 2004. Chairman's column // Newslett. Carbon. Stratigr. No. 22. P. 1–3.
- Librovitch L.S., Nalivkin V.D. 1961. Carboniferous deposits of the Urals // Quatrième Congrès pour l'avancement des études de stratigraphie et de géologie du Carbonifère. Heerlen, 15–20 septembre 1958. Compte Rendu. T. 2. Maestricht: Ernest van Aelst. P. 385–393.
- Menning M., Alekseev A.S., Chuvashov B.I. et al., in press. Global time scale and regional stratigraphic

- scales of Central and West Europe, East Europe, Tethys, South China, and North America of the Devonian-Carboniferous-Permian correlation chart 2003 (DCP 2003) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*
- Metcalf I. 1998. Secretary/Editor's report 1997–98 // *Newslett. Carbon. Stratigr.* No. 16. P. 4.
- Metcalf I. 2000. Secretary/Editor's report 1999–2000 // *Newslett. Carbon. Stratigr.* No. 18. P. 2–3.
- Mii H., Grossman E.L., Yancey T.E. et al. 2001. Isotopic records of brachiopod shells from the Russian Platform – evidence for the onset of mid-Carboniferous glaciation // *Chemical Geology*. Vol. 175. P. 133–147.
- Miklukho-Maclay A.D. 1961. Stratigraphy of the Carboniferous sequence in the Middle Asia // *Quatrième Congrès pour l'avancement des études de stratigraphie et de géologie du Carbonifère*. Heerlen, 15–20 septembre 1958. *Compte Rendu*. T. 2. Maestricht: Ernest van Aelst. P. 409–415.
- Munier-Chalmas M.M., de Lapparent A. 1893. Sur la nomenclature des terrains sédimentaires // *Bull. Soc. Géol. France*. T. 21. No. 3. P. 275–302.
- Murchison R.I., de Verneuil E., von Keyserling A. 1845. The geology of Russia in Europe and the Ural Mountains. Vol. 1. *Geology*. L.: Murray. 700 p.
- Nemirovskaya T.I., Nigmatdjanov I.M. 1994. The Mid-Carboniferous event // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. Vol. 168. P. 319–335.
- Richards B.C., Lane H.R., Brenckle P.L. 2002. The IUGS mid-Carboniferous (Mississippian – Pennsylvanian) global boundary stratotype section and point at Arrow Canyon, Nevada, USA // *Carboniferous and Permian of the World*. *Canad. Soc. Petrol. Geol. Mem.* No. 19. P. 802–831.
- Ruzhencev V.E. 1978. Written communication presented by W.B. Saunders // *Bouroz A., Einor O.L., Gordon M. et al. Proposal for an international chronostratigraphic classification of the Carboniferous: Discussion*. 8 Международный конгресс по стратиграфии и геологии карбона. *Труды*. Т. 1. Общие проблемы стратиграфии каменноугольных отложений. М.: Наука. С. 59–62.
- Sepkoski J.J. 1986. Global bioevents and the question of periodicity // *Global bio-events. A critical approach*. *Lecture Notes in Earth Sci.* Vol. 8. Berlin-Heidelberg: Springer. P. 47–61.
- Sepkoski J.J. 1995. Patterns of Phanerozoic extinction: A perspective from global data base // *Global events and event stratigraphy in the Phanerozoic: Results of international interdisciplinary cooperation in the IGCP Project 216 «Global biological events in Earth history»*. Berlin-Heidelberg: Springer. P. 35–52.
- Tschernichew. 1890. Notes sur le rapport des dépôts Carbonifères russes avec ceux de l'Europe occidentale // *Ann. Soc. Géol. Nord*. T. 17. P. 201–210.
- Wagner R.H., Winkler Prins C.F. 1991. Major subdivisions of the Carboniferous System // 11 Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère, Beijing, 1987. *Compte Rendu*. Vol. 1. P. 213–245.
- Work D.M. 2004. Secretary/editor's report 2003–2004 // *Newslett. Carb. Stratigr.* No. 22. P. 4–5.

УДК 563.533.1:551.736

Роудские аммоноидеи в северных районах земного шара

Т.Б. Леонова

Палеонтологический институт РАН, Москва

E-mail: tleon@paleo.ru

Рассмотрены особенности таксономического разнообразия роудских аммоноидей в северных районах земного шара. Проведен анализ данных по их стратиграфическому и географическому распространению. Дана характеристика основных местонахождений, предложены варианты экологической и биогеографической интерпретации имеющихся данных.

Ключевые слова: аммоноидеи, пермь, роудский ярус, северные районы, таксономическое разнообразие, стратиграфия, биогеография, экология.

В 1966 г. В.М. Ферниш (Furnish, 1966) ввел новый роудский ярус для самых верхних отложений нижнего отдела перми. В качестве стратотипа был выбран «первый известняковый член» формации Ворд – формация Роуд-Каньон в Стеклянных горах, имеющая четко выраженную фаунистическую характеристику, в первую очередь, по аммоноидеям. Ферниш (Furnish, 1973) указывал, что слои роудского яруса широко распространены в США (Техас, Нью-Мексико, Айдахо) и в Мексике. Также он отмечал разновозрастные комплексы аммоноидей в Арктической Канаде и Верхоянье. В.Е. Руженцев (1976) положительно оценил схему Ферниша и предложил свой, несколько модифицированный вариант глобальной шкалы перми. При этом он выразил мнение, что роуд может рассматриваться как первый ярус поздней перми. В дальнейшем такая трактовка получила широкую поддержку, и роудский ярус занял устойчивую позицию в основании верхней перми. В течение многих лет практически всеми специалистами он коррелировался с уфимским ярусом общей шкалы и с кубергандинским ярусом тетической шкалы перми. После принятия трехчленного деления перми роуд стал приниматься в качестве нижнего яруса средней перми, или гваделупского отдела международного глобального стандарта. Корреляции с ярусами других шкал оставались прежними.

Отложения роудского яруса достаточно широко распространены в северных районах земного шара. При обосновании их возраста и глобальной корреляции ведущую роль играют аммоноидеи. Широко используемые в низкоширотных регионах конодонты встречаются здесь чрезвычайно редко, а фузулиниды полностью отсутствуют. Региональные зональные схемы для средней части перми северо-востока России, Новой Земли, северной части европейской России строятся на основании данных по брахиоподам, двустворкам, остракодам, мелким фораминиферам, рыбам и флоре. Из-за большого разнообразия условий осадконакопления (от нормально-морских до лагунных и континентальных) и

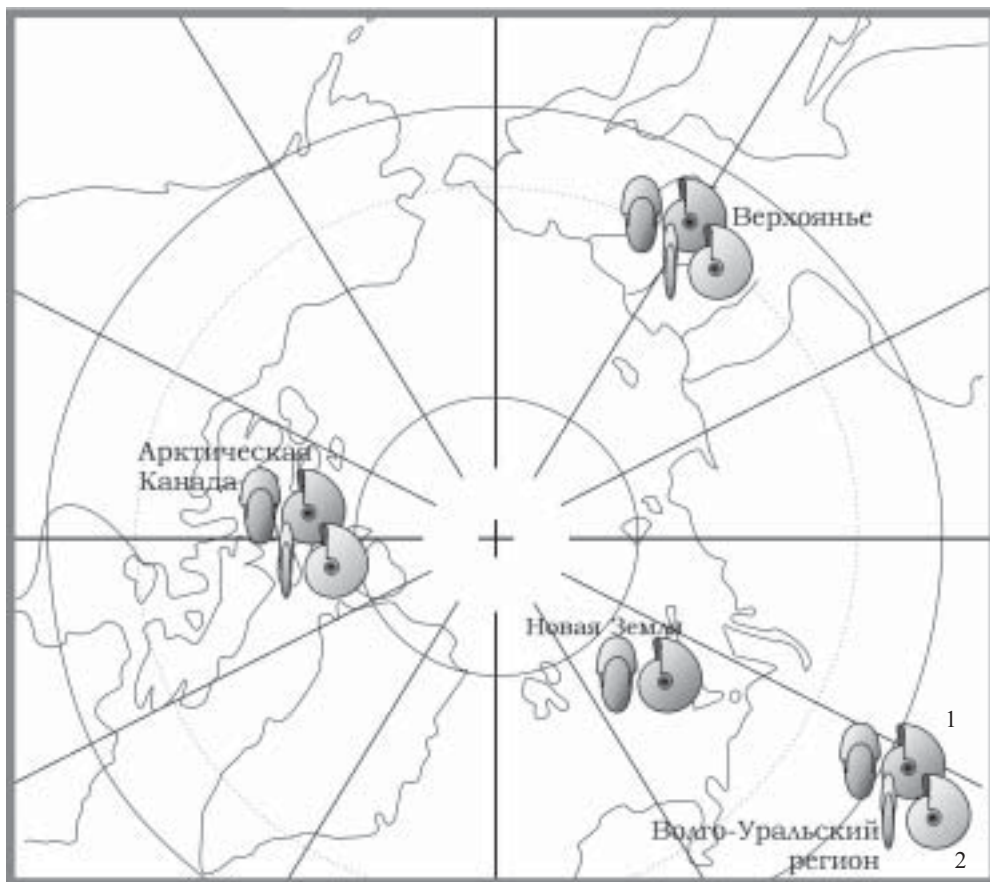


Рис. 1. Основные районы распространения и жизненные формы роудских амmonoидей в высоких широтах (на современной географической основе).

Условные обозначения: 1 — нектонные формы, способные к передвижению на большие расстояния (*Spirolegoceratidae*, *Pseudogastrioceratidae*); 2 — нектонные формы, способные к высокой маневренности и большим вертикальным миграциям (*Medlicottiidae*, *Mongoloceratidae*).

связанной с этим большой специфичности органических остатков часто возникают затруднения при сопоставлении различных схем. В связи с этим даже редкие находки амmonoидей, не столь жестко зависимых от условий узких экологических ниш, играют роль глобальных реперов.

Десять лет назад В.В. Нассичук (Nassichuk, 1995) сделал детальный обзор местонахождений амmonoидей из пермских отложений высоких широт земного шара. В качестве основных районов распространения роудских амmonoидей он указал Арктическую Канаду (формации Сэбин-Бэй и Ассистенс), северо-восток России: Хараулахский антиклинорий, северное Верхоянье (чинская свита), Западное Верхоянье (деленжинская свита), Аян-Юрхский антиклинорий и Центральный Охотский массив (хуренская свита), Центральный Омолонский массив (омолонская свита) и Новая Земля (кочергинская и геркинская свиты) (рис. 1, 2).

За прошедшие десять лет эти данные заметно пополнились. Значительно увеличилось число местонахождений и новых форм из Верхоянья (Кутыгин и др., 2002, 2004),

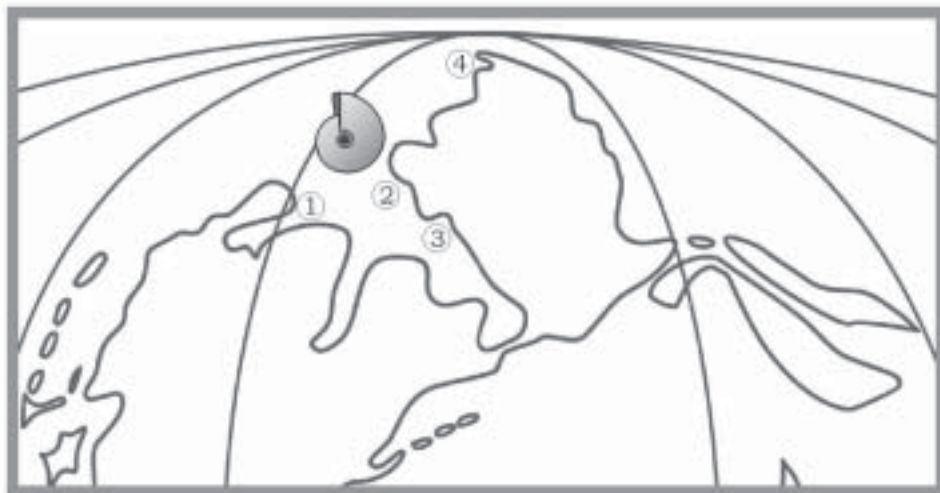


Рис. 2. Основные районы распространения роудских амmonoидей в высоких широтах (палинспастическая реконструкция по Ziegler et al., 1996).
Условные обозначения: 1 — Арктическая Канада, 2 — Новая Земля, 3 — Волго-Уральский регион, 4 — Верхоянье.

но самым серьезным открытием стала находка роудского комплекса амmonoидей в казанских отложениях Волго-Уральского региона (Леонова и др., 2002), которая заставила внести кардинальные коррективы в традиционные представления о соответствии роудского яруса уфимскому. В связи с этим открытием среди пермских стратиграфов разгорелась бурная дискуссия о реальности существования уфимского яруса.

Поскольку кунгурский ярус достаточно точно коррелируется с отложениями формации Катедрал-Маунтин Техаса, на которой залегает стратотип роудского яруса, а по новым данным по амmonoидеям (Леонова и др., 2002) и конодонтам (Черных, 2003; Черных, Силантьев, 2004) казанский ярус восточно-европейской шкалы хорошо соотносится с роудским, то для уфимского яруса просто не остается места. На Всероссийском совещании «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы», проходившем в Казани в 2004 году, МСК принял решение о проведении границы между нижним и средним отделом пермской системы в основании казанского яруса. Это решение вызвало появление нескольких публикаций, в которых оценка возраста и корреляции нижней части средней перми по амmonoидеям не всегда однозначна. В задачу предлагаемой статьи входит анализ имеющихся данных по этой группе.

Роудские амmonoидеи Бореального пояса достаточно бедны как в таксономическом, так и в количественном отношении (табл. 1). Находки их редки. Они относятся к четырём семействам: *Spirolegoceratidae*, *Pseudogastrioceratidae*, *Mongoloceratidae* (надсемейство *Poranocerataceae*) и *Medlicottiidae*, причем распространение первого связано, главным образом, с высокими широтами. В состав семейства *Spirolegoceratidae* входят *Epijuresanites*, *Sverdrupites*, *Anuites*, *Pseudosverdrupites* (подсемейство *Sverdrupitinae*) и *Archboldiceras*, *Gobioceras*, *Spirolegoceras* (подсемейство *Spirolegoceratinae*) (Леонова, Шиловский, в печати). Представители первого подсемейства известны только из северных районов северного полушария. Основными родами свердрупитин, которые имеют

Таблица 1. Распределение аммоноидей в пограничных отложениях нижней и средней перми в северных районах земного шара

ярус	Аркт.Канада	Новая Земля	Пай-Хой, Вайгач	Волго-Уральский регион	Северо-восток России
ровдский	<i>Sverdrupites amundseni</i> <i>S. harkeri</i> <i>Daubichites fortieri</i> <i>Biarmiceras sp.</i> <i>Medlicottia cf. postorbignyana</i> "Synartinskia" <i>belcheri</i>	<i>Sverdrupites bogoslovskayae</i> <i>S. harkeri</i> <i>Daubichites butakovensis</i> <i>Altudoceras boreum</i>		<i>Sverdrupites amundseni</i> <i>S. harkeri</i> <i>Biarmiceras esaulovae</i> <i>B. barskovi</i> <i>B. kremeshkense</i> <i>Medlicottia postorbignyana</i>	<i>Sverdrupites amundseni</i> <i>S. baraiensis</i> <i>S. harkeri</i> <i>Biarmiceras subtumarensense</i> <i>Daubichites goochi</i> <i>Anuities kosinskyi</i> <i>Pseudo-sverdrupites budnikovii</i>
кунгурский	<i>Neouddenites caurus</i> <i>Paragastrioceras subtrapezoidale</i>		<i>Epijuresanites vaigachensis</i> <i>E. primarius</i> <i>Tumaroceras dignum</i> <i>Medlicottia postorbignyana</i>	<i>Paragastrioceras kungurensense</i> <i>Uraloceras tchuvashchovi</i> <i>U. sofronizkyi</i> <i>U. alekense</i> <i>Thalassoceras sp.</i>	<i>Epijuresanites musalitini</i> <i>Tumaroceras kashirzevi</i> <i>T. volkodavi</i> <i>T. yakutorum</i> <i>Biarmiceras tumarensense</i> <i>Neouddenites caurus</i> <i>N. andrianovi</i> <i>Baraioceras stepanovi</i> <i>Paragastrioceras ruzhencevi</i>

достаточно широкое географическое распространение и в силу этого часто используются для стратиграфических корреляций, считаются *Epijuresanites* и *Sverdrupites*. *Anuities* и *Pseudoverdrupites* являются верхоянскими эндемиками; их единичные находки известны из редких местонахождений. Эти формы представляют интерес для оценки биоразнообразия цефалопод в палеобассейнах высоких широт и для биогеографического анализа.

Род *Epijuresanites* установлен Ю.Н. Поповым (1970) с типовым видом *E. musalitini* Попов, 1970 из тумаринского горизонта северо-востока России, относимых в то время к верхнеартинскому подъярису. По современным представлениям возраст такамкытской свиты Верхоянья, к которой приурочены находки *E. musalitini*, соответствует второй половине кунгурского века (Кутыгин и др., 2002, 2004). Кроме типового, в настоящее время известны еще три вида, каждый из которых установлен по единственному экземпляру. *E. pilnikovensis* Zakharov, 1997 описан из кунгурского (болорского) яруса Приморья (Захаров и др., 1997). *E. vaigachensis* Bogoslovskaya, 1997 найден в нижней части левкоркутской свиты о. Вайгач (Богословская, 1997), возраст которой соответствует иреньскому горизонту кунгурского яруса (Пухонто, 1998; Котляр и др., 2004). *E. primarius* А. Попов, 2005 описан из нижней части табьюской свиты Пай-Хоя, возраст которой определяется как кунгурский (соликамский) (Котляр и др., 2004; Попов, 2005). Как показывает этот список, все находки эпиюресанитов приурочены к отложениям кунгурского яруса высоких широт северного

полушария. До недавнего времени все специалисты по пермским амmonoидеям считали род *Epijuresanites* исключительно кунгурским (Богословская, 1984; 1988; 1997; Андрианов, 1985; Nassichuk, 1995; Кутыгин, 1996, 1999, 2000; Богословская, Школин, 1998; Кутыгин и др., 2002; 2004 и др.). Он фигурировал в роли рода-индекса для кунгурского века в ряде зональных схем перми (Богословская и др., 1999; Леонова, 1999).

В последнее время появилось несколько публикаций, в которых возраст *Epijuresanites* объявляется уфимским, хотя в пользу такого утверждения не приводится никаких новых данных (Богословская, Грунт, 2004; Грунт, 2005.). В качестве основного аргумента в пользу выделения особого уфимского этапа развития амmonoидей в этих работах приводится ортогенетический ряд видов *Epijuresanites*: *E. primarius* → *E. musalitini* → *E. vaigachensis*, основанный на прогрессивном усложнении умбиликальной лопасти. В морфологическом плане этот ряд выглядит вполне логично, но в качестве надежной основы для обоснования самостоятельности уфимского яруса рассматриваться не может, поскольку не подкрепляется стратиграфическими данными. Все три вида найдены не только в разных разрезах, но и в разных районах, удаленных друг от друга и от стратотипической местности. Из приведенных выше данных о положении находок в разрезах следует, что верхоянский вид *E. musalitini* древнее пай-хойского *E. primarius*, а достоверные сведения, подтверждающие более молодой возраст *E. vaigachensis*, в настоящее время отсутствуют.

Нельзя отрицать возможности, что *E. primarius* и *E. vaigachensis* принадлежали к разным филогенетическим ветвям внутри рода, одна из которых развивалась в сторону усложнения перегородки, а другая — в сторону сужения раковины, и эти виды могли существовать параллельно в разных палеобассейнах.

В любом случае, чрезвычайно скудный и разрозненный материал по эпиюрезанитам не позволяет делать объективных заключений о самостоятельности уфимского яруса и утверждать, что *E. primarius* характеризует нижнюю, а *E. vaigachensis* верхнюю половину уфимского яруса. Единственным достоверным выводом, основанным на изучении лопастной линии *E. vaigachensis*, можно считать подтверждение предположения Руженцева (1974) о происхождении свердрупитов от эпиюрезанитов (Богословская, 1997).

Наиболее вероятным центром зарождения семейства Spirolegoceratidae и последующего расселения его представителей в другие регионы Биармийской области считается Верхоянская провинция. Здесь был широко развит род *Tumaroceras*, предковый для семейства. Происхождение *Epijuresanites* от *Tumaroceras* в настоящее время может считаться доказанным. Руженцев (1974) сделал такое заключение на основании близости формы и скульптуры раковины, а проведенные Р.В. Кутыгиным (1999) онтогенетические исследования подтвердили это предположение. Широкое распространение и высокое разнообразие свердрупитин в этом регионе, наличие эндемиков, как и присутствие переходных форм, подтверждают предположение, что именно эта область была местом зарождения и диверсификации группы (Кутыгин, 2000; Леонова, Шиловский, в печати).

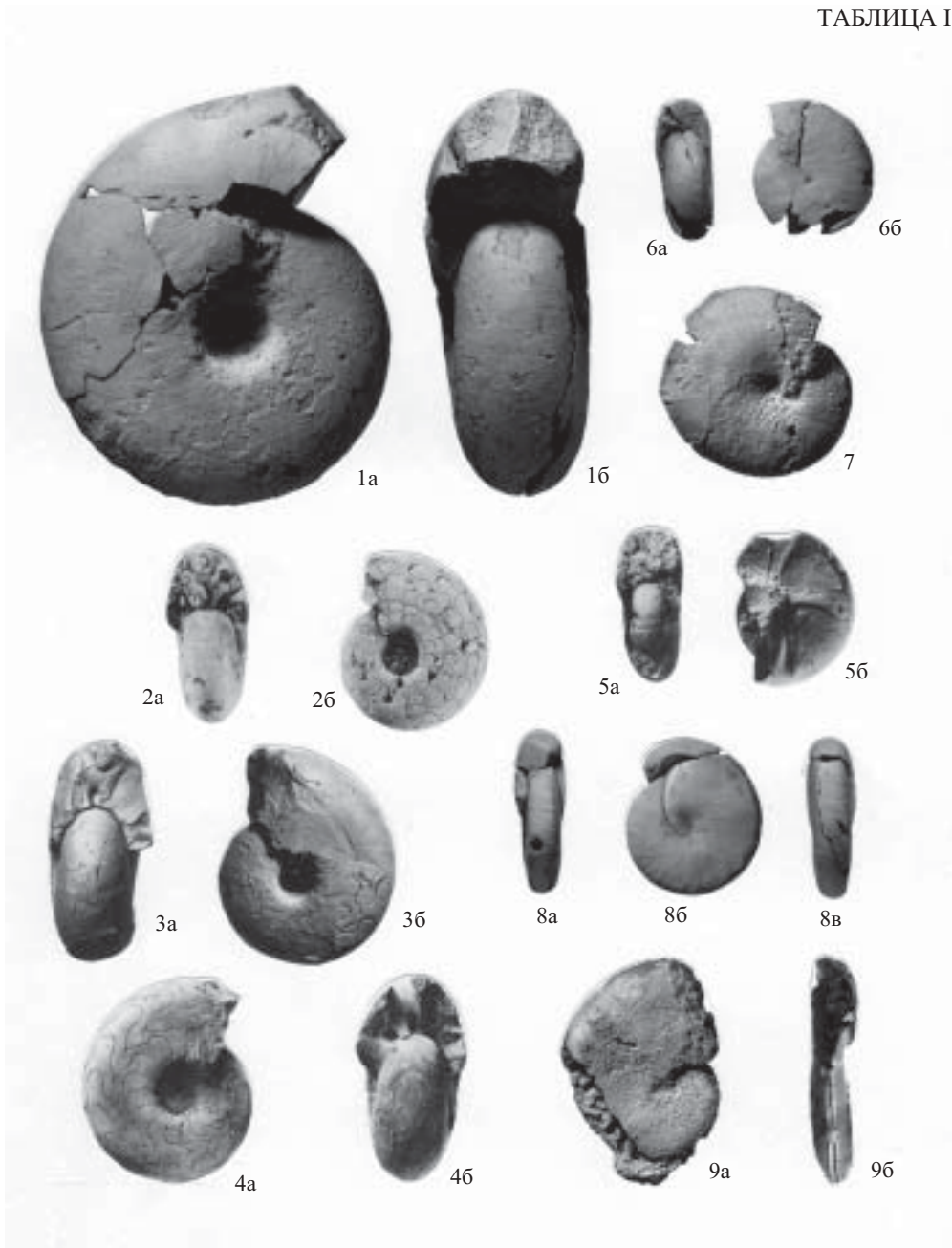
По мнению Кутыгина (Кутыгин и др., 2004) во второй половине кунгура, в такамкытское время, здесь появился *E. musalitini*, который сосуществовал с последним из тумароцерасов — *T. kashirzevi*. Отсюда началось распространение спиролегоцератид в другие части Арктической биогеографической области. Эпиюрезаниты проникли на запад, на территорию современных Пай-Хоя и о. Вайгач, а также на юго-восток — в Приморье. По-видимому, время существования этого рода было достаточно кратким, и хотя в области его зарождения пока не найдено форм, переходных между двумя родами, здесь достаточно быстро появились первые *Sverdrupites*, которые широко расселились в роудских бассейнах северных районов — Волго-Уральском, Ново-Земельском и Арктическо-Канадском.

Род *Sverdrupites* в настоящее время всеми специалистами признан как исключительно роудский. Его представители обнаружены во всех северных районах распространения роудских аммоноидей и являются надежным маркером для корреляции начала среднепермского отдела в Биармийской области. Внутри рода выстраивается филогенетический ряд из четырех видов: *S. harkeri* → *S. baraiensis* → *S. amundseni* → *S. bogoslovskayae* (Леонова, Шиловский, в печати), причем *S. harkeri* (табл. I, фиг. 1) и *S. amundseni* (табл. I, фиг. 2) распространены широко, а *S. baraiensis* и *S. bogoslovskayae* (табл. I, фиг. 3) являются эндемиками, при этом первый известен из Верхоянья, а второй — с Новой Земли. В Верхоянье, где свердрупиты собраны из многочисленных местонахождений, последовательность распределения их в разрезах в основном соответствует этому ряду. Выделяемый Кутыгиным в нижней части нижнеделенжинского подгоризонта черкамбальский подкомплекс содержит *S. harkeri*, а также *Pseudosverdrupites budnikovi*, *Biarmiceras subtumarensense* и *Anuities kosynskyi*, а бараинский подкомплекс (в верхней части нижнеделенжинского подгоризонта) — *S. harkeri*, *S. baraiensis*, *S. amundseni*, а также *Pseudosverdrupites* sp. nov., *Daubichites goochi*, *D.* sp. (Кутыгин и др., 2004). Сейчас достаточно сложно судить о самостоятельности вида *S. baraiensis*, поскольку материал по нему очень ограничен, в данном случае приходится просто принимать точку зрения его автора (Кутыгин, 1996). Как показали наши исследования достаточно представительной коллекции сведрупитов (около 40 экз.), собранной из одного слоя (казанский ярус Приуралья), эта группа подвержена значительной внутривидовой изменчивости, как в пропорциях раковины, так и в деталях очертания лопастной линии, особенно второй боковой лопасти (по происхождению умбиликальной) (Леонова, Шиловский, в печати). При недостаточном материале такая изменчивость может стимулировать выделение новых видов, являющихся синонимами существующих.

Все имеющиеся в наличии данные показывают на небольшую разницу в стратиграфическом положении видов *S. harkeri* и *S. amundseni*. По данным Нассичука (Nassichuk, 1970), в отложениях формации Ассистенс они найдены в разных местонахождениях, стратиграфическое положение которых он определил как «эквивалентное или слою с *S. amundseni* немного моложе». В карьере Кремешки оба вида найдены в одном слое, но число экземпляров *S. harkeri* в десятки раз превышает число *S. amundseni*. Такое же количественное соотношение особей этих видов наблюдается почти во всех регионах их распространения. Приведенные данные позволяют утверждать, что стратиграфическое распространение обоих видов достаточно близкое. Определенно более молодым представляется *S. bogoslovskayae*, найденный в геркинской свите Новой Земли. Здесь два вида свердрупитов (*S. harkeri* и *S. bogoslovskayae*) обнаружены в одном разрезе, в отложениях двух последовательных свит, и их возрастные соотношения сомнений не вызывают (Богословская и др., 1982). *S. bogoslovskayae* по морфологическим признакам (наиболее сложно расчлененной лопастной линии) вполне соответствует своему высокому стратиграфическому положению.

Семейство Pseudogastrioceratidae, весьма многочисленное в бассейнах Тетис, в северных районах представлено довольно скромно — всего двумя родами. Тем не менее, именно один из родов этого семейства, *Daubichites* (табл. I, фиг. 4) служит хорошим репером для корреляции роудского яруса на разных континентах и в разных биогеографических областях. Его виды найдены в Арктической Канаде, на Новой Земле и в Верхоянье, что позволяет проводить корреляции с формацией Роуд-Каньон Техаса (стратотип роудского яруса), формацией Фосфория (Айдахо), а также формацией Кулкилия Австралии и формацией Цзилинь Северо-Восточного Китая. Второй род псевдогастриоцератид — *Altudoceras*, известный из роудских отложений Северной Амери-

ТАБЛИЦА I



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ

Фиг. 1. *Sverdrupites harkeri* (Ruzhencev); КГУ, экз. № 835/31 ($\times 0,7$); Кировская обл., карьер Кремешки; казанский ярус.

Фиг. 2. *Sverdrupites amundseni* Nassichuk; GSC, экз. № 24227 ($\times 0,7$), о. Мелвилл; формация Ассистенс (Nassichuk, 1970, табл. 22, фиг. 1, 2).

Фиг. 3. *Sverdrupites bogoslovskayae* Leonova et Shilovsky; голотип № 3638/164 ($\times 0,7$); Новая Земля, восточное побережье о. Южного; роудский ярус (Богословская и др., 1982, табл. 7, фиг. 7).

Фиг. 4. *Daubichites fortieri* (Harker); GSC, голотип № 13772 (×0,7); о. Девон, п-ов Гриннелл; формация Ассистэнс (Nassichuk et al., 1965, табл. 3, фиг. 1, 2).

Фиг. 5. *Biarmiceras subtumarensе* (Andrianov); ИГАБМ, голотип № 55/574 (×1,4); верховья р. Барайы; казанский ярус, верхнемугочанская подсвита.

Фиг. 6. *Biarmiceras esaulovae* Leonova, Kutugin et Shilovsky; ГМ КГУ, экз. № 835/26 (×0,7); Кировская обл., карьер Кремешки, казанский ярус.

Фиг. 7. *Biarmiceras kremeshkense* Leonova, Kutugin et Shilovsky; ГМ КГУ, голотип № 835/29 (× 0,7); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 8. *Biarmiceras barskovi* Leonova, Kutugin et Shilovsky; ГМ КГУ, экз. № 835/5 (×1,05), местонахождение и возраст те же.

Фиг. 9. *Medlicottia postorbignyana* Bogoslovskaya; ГМ КГУ, экз. № В-835/4 (×0,7); местонахождение и возраст те же.

ки, в Биармийской области пока найден лишь в позднерудской геркинской свите Новой Земли.

Семейство Mongoloceratidae в рудских комплексах высоких широт представлено родом *Biarmiceras*. Находки его видов известны из Арктической Канады, Волго-Уральского региона и Верхоянья. На основании имеющихся данных можно сделать вывод о том, что отделение монголоцератид от попаноцератид произошло в Бореальных бассейнах. Ранние *Biarmiceras* очень близки к *Popanoceras*. Первый представитель этого рода — *B. tumarensе* был обнаружен в кунгурских (тумаринских), а генетически связанный с ним, но более продвинутый *B. subtumarensе* (табл. I, фиг. 5) — в рудских (деленжинских) отложениях Верхоянья. Более широкое развитие он получил в рудское время в других северных бассейнах: в Арктической Канаде и особенно в Волго-Уральском регионе, где известны три вида: *B. esaulovae*, *B. barskovi*, *B. kremeshkense* (табл. I, фиг. 6–8) (Леонова

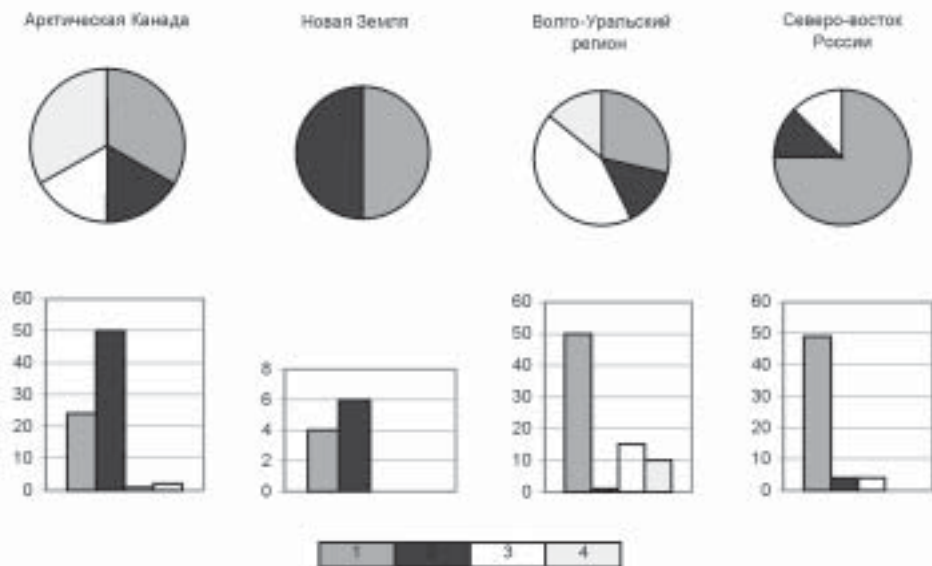


Рис. 3. Соотношение числа видов (круговые диаграммы) и особей (гистограммы в нижнем ряду) разных семейств аммоноидей по основным районам распространения. Условные обозначения: 1 — Spirolegoceratidae, 2 — Pseudogastrioceratidae, 3 — Mongoloceratidae, 4 — Medlicottiidae.

и др., 2005). Как и Sverdrupitinae, представители этого рода за пределами Арктической области не известны.

Медликоттииды менее распространены в отложениях роудского возраста рассматриваемой территории. *Medlicottia postorbignyana* (табл. I, фиг. 9) найдена в Арктической Канаде (единственный экземпляр) и в Волго-Уральском регионе (более десятка экземпляров). М.Ф. Богословская (1997) описала эту форму из кунгурских отложений Пай-Хоя по фрагментарному материалу. Отличия от предковой *Medlicottia orbignyana* заключаются в меньшей ширине раковины и в деталях развития первых четырех умбиликальных лопастей (Богословская, 1997). Поведенное нами изучение представительного материала из карьера Кремешки показало его большую близость к пай-хойскому виду как по форме раковины, так и по степени развития лопастной линии. Исследование канадского образца позволило сделать тот же вывод.

Наличие общих (*M. postorbignyana*) и близких, генетически связанных видов в кунгурских (*Biarmiceras tumarensis*) и роудских (*B. subtumarensis*) отложениях рассматриваемых районов свидетельствует о преемственности комплексов и подтверждает отсутствие большого временного интервала между ними.

Каждый из высокоширотных роудских комплексов аммоноидей имел свои особенности (рис. 1). Уже говорилось о наличии эндемичных родов и видов свердрупитин на северо-востоке России. Помимо этого, характерной чертой Верхояно-Колымской области является полное отсутствие медликоттиид, тогда как в других регионах они составляют небольшую, но обязательную часть комплекса, если материал достаточно представлен (Арктическая Канада, Волго-Уральский регион). Отсутствие медликоттиид может быть связано с особенностями обстановок, существовавших в этом бассейне.

В Арктической Канаде присутствуют почти все составляющие высокоширотного роудского комплекса аммоноидей (за исключением верхоянских эндемиков). Кроме этого, оттуда описан вид *Synartinskia belcheri* (Nassichuk, 1970). Первоначально род *Synartinskia* был описан из сакмарских отложений Урала (Руженцев, 1939), и его распространение было ограничено только этим ярусом. Впоследствии, при изучении артинских и кунгурских аммоноидей Памира, был описан вид *S. orientalis* из верхней части яхташского яруса (Левен и др., 1992). При описании памирского эндемика *Parasicanites* автором было высказано предположение о принадлежности канадского вида *S. belcheri* к этому роду (Леонова, 1985). Но при знакомстве с коллекцией Нассичука стало ясно, что канадская форма представляет собой совершенно особый род, по основным признакам принадлежащий подсемейству Sicanitinae семейства Meddlicottiidae. «*Synartinskia belcheri*» отличается от типичной *Synartinskia* значительно большей шириной раковины, широкой вентральной стороной с двумя рядами крупных выпукло-округлых бугорков (а не приостренных) и наличием вентро-латеральной борозды, а также очень широкими второй и третьей умбиликальными лопастями. От *Parasicanites* она отличается бугристой, а не гладкой, слабоогнутой вентральной стороной, менее развитой первой внутренней адвентивной лопастью и очень широкими второй и третьей умбиликальными лопастями. К сожалению, единственный экземпляр, представленный обломком раковины, не позволяет выделить хорошо обоснованный род; по-видимому, это дело будущего.

Отличительной чертой Волго-Уральского комплекса является почти полное отсутствие псевдогастриоцератид (в довольно представительной коллекции, насчитывающей более 150 экз., имеется только один образец, представляющий раковину юной особи, который можно отнести к этому семейству). В то же время в немногочисленном новоземельском комплексе псевдогастриоцератиды представлены двумя родами *Daubichites* и *Altudoceras*, но при этом отсутствуют *Biarmiceras* и медликоттииды (рис. 3). По-видимо-

му, эти отличия связаны не только с неполнотой сборов, но и с разной экологией рассматриваемых бассейнов.

В родское время рассматриваемая территория представляла собой систему бассейнов, достаточно компактно расположенных в умеренной климатической зоне. В ее составе выделяется «центральная глубоководная часть, фрагменты которой сохранились в Таймыро-Колымской и Новосибирско-Чукотской областях, а также на Новой Земле и Пай-Хое. Открытые шельфовые области — Свальбардско-Гренландский шельф, внутриконтинентальные эвапоритовые моря-заливы — Цехштейновый, Казанский бассейны» (Ганелин, 1997, с. 38). Как показывает анализ местонахождений амmonoидей, большая часть из них связана с относительно неглубокими акваториями. Такой вывод следует из характера вмещающих осадков, представленных глинисто-известковистыми, реже терригенными породами, в то время как наиболее глубоководными являются черносланцевые фации. Анализ местонахождений пермских амmonoидей Верхоянья показал, что все они располагались вдоль береговой линии этого бассейна (Кутыгин, 2004), по-видимому, в зоне шельфа.

Наиболее многочисленные и широко распространенные свердрупиты, а также псевдогастриоцератиды по внешней морфологии раковины (сильно увеличивающиеся обороты с изометричным сечением) относились, по-видимому, к нектонным формам, способным к достаточно активному плаванию. Жилая камера имела достаточный объем, чтобы обеспечить сильный пропульсивный толчок. Этой особенностью можно объяснить их широкое расселение. Менее распространенные *Biarmiceras* и *Medlicottia*, скорее всего, были приспособлены к быстрому маневрированию в сложных обстановках вблизи островных дуг, а также рифовых и зарифовых комплексов (карьер Кремешки). Сильно сжатые с боков раковины и очень большая поверхность прикрепления задней части мягкого тела к раковине (перегородке) позволяли им резко менять направление движения и глубину погружения. Перемещение их на большие расстояния вряд ли было возможно, поскольку объем жилой камеры был незначительным (рис. 1) Такая интерпретация морфологии раковины хорошо согласуется с географией находок амmonoидей и характером фаций местонахождений Арктическо-Канадского и Волго-Уральского бассейнов. Характерной особенностью рассматриваемых комплексов является отсутствие типичных планктонных и придонных жизненных форм, доминирующих в сообществах низких широт (рис. 3).

Проведенный Кутыгиным (2004) биогеографический анализ верхоянских амmonoидей показал широкие связи бассейнов этого региона с Новоземельским и Волго-Уральским. Присутствие в родских отложениях рода *Daubichites* он связывает с миграцией из Северо-Восточного Китая. По нашему мнению, этот список необходимо дополнить и свободными связями с бассейном Арктической Канады. Наличие общих видов (*Sverdrupites harkeri*, *S. amundseni*), а также близких видов родов *Daubichites* и *Biarmiceras*, составляющих основу комплекса, определенно свидетельствует об этом. Кроме этого, нельзя исключать возможности проникновения *Daubichites* из Свердрупского бассейна и дальнейшего его продвижения в бассейн Северо-Восточного Китая через Охотский и Омолонский бассейны в направлении, обратном предложенному Кутыгиным. Выяснить этот вопрос можно будет после получения более представительного материала.

Таким образом, высокоширотные бассейны начала средней перми были заселены сообществами амmonoидей, не очень богатыми по таксономическому составу, но имеющими весьма специфический облик, позволяющий с успехом использовать их для решения вопросов геологической корреляции и биогеографических реконструкций. Различные морфологические планы строения раковин позволяют определять их экологическую специализацию.

Статья подготовлена при поддержке программы Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», проект «Эволюция и средообразующая функция биоразнообразия».

Литература

- Андрианов В.Н. 1985. Пермские и некоторые каменноугольные амmonoидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука. 180 с.
- Богословская М.Ф. 1997. Амmonoидеи из пермских отложений Пай-хоя и острова Вайгач // Палеонтол. журн. № 6. С. 23–28.
- Богословская М.Ф., Грунт Т.А. 2004. Распределение брахиопод и амmonoидей в пограничных отложениях нижней и верхней перми России // Докл. Всеросс. совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы». Казань. Каз. ун-т, С. 35–38.
- Богословская М.Ф., Кузина Л.Ф., Леонова Т.Б. 1999. Классификация и распространение позднепалеозойских амmonoидей // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН. С. 89–125.
- Богословская М.Ф., Устрицкий В.И., Черняк Г.Е. 1982. Пермские амmonoидеи Новой Земли // Палеонтол. журн. № 4. С. 58–67.
- Богословская М.Ф., Школин А.А. 1998. Амmonoидеи // Биота востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми / Грунт Т.А., Есаулова Н.К., Канев Г.П. (ред.). М.: ГЕОС. С. 147–155, 245–251.
- Ганелин В.Г. 1997. Бореальная бентосная биота в структуре позднепалеозойского Мирового океана // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 5. № 3. С. 29–42.
- Грунт Т.А. 2005. Глобальная корреляция и восточноевропейские ярусные шкалы пермской системы: возможности применения в пределах внетропических зон осадконакопления // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 13. № 1. С. 41–55.
- Захаров Ю.Д., Олейников А.В., Котляр Г.В. и др. 1997. Первая находка раннепермского гониатита в Южном Приморье // Тихоокеанская геология. Т.16. № 5. С. 116–122.
- Котляр Г.В., Коссовая О.Л., Шишлов С.Б. и др. 2004. Граница отделов перми в разнофациальных отложениях севера европейской России: событийно-стратиграфический подход // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 12. № 45. С. 29–54.
- Кутыгин Р.В. 1996. Спиролегоцератиды (Ammonoidea) северо-востока России // Палеонтол. журн. № 4. С. 16–23
- Кутыгин Р.В. 1999. Кунгурские эпиюрезаниты (Ammonoidea) северо-востока России // Отеч. геология. № 4. С. 39–41
- Кутыгин Р.В. 2000. О системе кунгурско-уфимских гониатитов северо-востока России // Отеч. геология. № 5. С. 33–35.
- Кутыгин Р.В. 2004. Ареалы распространения пермских комплексов амmonoидей Верхоянья // Отеч. геология. № 5. С. 75–80.
- Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С., Клец А.Г. 2002. Слои с амmonoидеями пермской системы Верхоянья // Отеч. геология. № 4. С. 66–71.
- Кутыгин Р.В., Клец А.Г., Будников И.В., Бяков А.С. 2004. К обоснованию уфимского и казанского ярусов в Верхоянье // Докл. Всеросс. совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы». Казань. Каз. ун-т. С. 35–38.
- Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. 1992. Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира: фузулииды, амmonoидеи, стратиграфия // Тр. ПИН РАН. Т. 253. М.: Наука. 203 с.
- Леонова Т.Б. 1985. Некоторые медликоттииды (Ammonoidea) Памира // Ископаемые головоногие моллюски: Основные направления изучения. М.: Наука. С. 70–82.

- Леонова Т.Б. 1999. Пермские аммоноидеи. Система и эволюция. Автореф. дисс. уч.степ. докт. г.-м. наук. М.: ПИН. 40 с.
- Леонова Т.Б., Есаулова Н.К., Шиловский О.П. 2002. Первая находка казанских аммоноидей в Волго-Уральском регионе // Докл. РАН. Т. 383. № 4. С. 509–511
- Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П. 2005. Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства Roraiocerataceae Hyatt, 1900 (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. № 5. С. 20–29.
- Леонова Т.Б., Шиловский О.П. 2007. Развитие пермского семейства Spirolegoceratidae (Goniatitida, Ammonoidea) // Палеонтол. журн. (в печати).
- Попов А.В. 2005. Новый вид рода *Epijuresanites* (Ammonoidea) из пермских отложений Пай-Хоя // Палеонтол. журн. № 1. С. 18–19.
- Попов Ю.Н. 1970. Аммоноидеи // Стратиграфия каменноугольных и пермских отложений Северного Верхоянья / Тр. НИИГА. Т. 154. Л.: Недра. С. 113–140.
- Пухонто С.К. 1998. Стратиграфия и флористическая характеристика пермских отложений угольных месторождений Печорского бассейна. М.: Научн. мир. 132 с.
- Руженцев В.Е. 1939. Новый род *Synartinskia* из семейства Medlicottiidae // Докл. АН СССР. Т. 25. № 5. С. 460–463.
- Руженцев В.Е. 1974. О семействах Paragastrioceratidae и Spirolegoceratidae // Палеонтол. журн. № 1. С. 19–29.
- Руженцев В.Е. 1976. Позднепермские аммоноидеи на Дальнем Востоке // Палеонтол. журн. № 3. С. 36–50.
- Черных В.В. 2003. Глобальная корреляция артинского и кунгурского ярусов по конодонтам // Литосфера. № 1. С. 64–71.
- Черных В.В., Силантьев В.В. 2004. Конодонты казанского яруса среднего Поволжья // Докл. Всеросс. совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы». Казань. Каз. ун-т. С. 83–86.
- Furnish W.M. 1966. Ammonoids of the Upper Permian Cyclolobus-Zone // Neues Jahrb. Geol. Palaontol. Abhandl. Bd. 125. S. 265–296.
- Furnish W.M. 1973. Permian Stage names // Mem. Can. Soc. Petrol. Geol. № 2. P. 522–548.
- Nassichuk W.W. 1970. Permian ammonoids from Devon and Melville Islands, Canadian Arctic Archipelago // J. Paleontol. Vol. 44. № 1. P. 77–97.
- Nassichuk W.W. 1995. Permian ammonoids in the Arctic Regions of the world // The Permian of Northern Pangea. P.A. Scholle, T.M. Peryt, D.S. Ulmer-Scholle (eds.). Berlin: Springer. P. 210–235.
- Nassichuk W.W., Furnish W.M., Glenister B.F. 1965. The Permian ammonoids of Arctic Canada // Bull. Geol. Surv. Canada. № 131. P. 1–56.
- Ziegler A.M., Hulver M.L., Rowley D.B. 1996. Permian World Topography and Climate // Late glacial and Postglacial Environment Changes – Quaternary, Carboniferous-Permian and Proterozoic. N.Y.: Oxford univ. Press. P. 11–146.

УДК 564: 551. 762. 33 (084.4)

Условия формирования волжско-берриасской высокоуглеродистой баженовской свиты Западной Сибири по данным палеоэкологии

В.А. Захаров

Геологический институт РАН, Москва

E-mail: zakharov@ginras.ru; mzarctic@mtu-net.ru

Высокоуглеродистая баженовская свита Западной Сибири (площадью около 1 млн. км² и мощностью в среднем 30 м) характеризуется аномальными геохимическими, необычными палеонтологическими и физическими свойствами. В течение волжского и начале берриасского веков она формировалась в относительно глубоководном эпиконтинентальном Западно-Сибирском море. Анализ биоты и предполагаемый круговорот веществ в баженовском море не дает основания рассматривать его экосистему как уникальную по сравнению с экосистемами, одновременно существовавшими в арктической циркумполярной области. Высокое содержание растворенного органического вещества (РОВ) в породах баженовской свиты связано, по нашему мнению, с определенными палеогеографическими, гидрологическими и гидродинамическими характеристиками палеобассейна: огромными размерами зеркала (2,2 млн. км²), наличием псевдоабиссальной впадины (глубиной более 500 м), системой поверхностных и донных течений, низкой окружающей суши и вяло текущими процессами выветривания в условиях квазисубтропического семигумидного на севере и семиаридного на юге климата. Сохранению и консервации органического вещества в значительной степени способствовали режим «седиментационного голодания» во впадинах, полузамкнутый характер моря и наличие подводного порога на выходе его в открытый арктический бассейн. Благодаря вертикальным движениям на месте этого порога в придонном слое глубоководной впадины периодически возникали благоприятные для консервации органического вещества аноксидные условия. Стабильность описанной ситуации в течение почти 8 млн. лет способствовала устойчивому функционированию пелагической эвтрофной экосистемы, что привело к обогащению осадков органическим веществом.

Ключевые слова: черные сланцы, баженовская свита, высокоорганическое вещество, волжский и берриасский века, Западная Сибирь.

Баженовская свита по многим параметрам является уникальным геологическим телом в глобальном масштабе. Нигде на континентальной части Земного шара неизвестно осадочной толщи столь обширной по площади (около 1 млн. км²), устойчивой по мощности (в среднем 30 м), богатой органическим веществом (ОВ) (5% C_{орг.} в среднем), являющейся

одновременно нефтегенерирующей и коллектором нефти. Баженовская свита вмещает и промышленные залежи нефти (пласт 10₀ на Салымской и Сургутской структурах). Дебиты нефти в Салымском районе достигают 700-800 м³/сутки. Нефтеносность пород баженовской свиты установлена также на Малобалыкской, Студеной, Декабрьской, Надымской, Восточно-Моисеевской и др. площадях. Мощность высокоуглеродистых пород свиты достигает 60 м. Количество органического вещества в них составляет до 25%. Суммарное количество ОВ в породах волжского яруса и бореального берриаса оценивается в 4,0·10¹² тонн, а хлороформенных битумоидов 0,5·10¹² тонн. В сорбированном состоянии глины содержат 3,2·10¹² метана, 6,5·10¹² м³ гомологов метана и 0,6·10¹² м³ молекулярного водорода. Учитывая огромную площадь распространения баженовской свиты, ее следует рассматривать как один из потенциальных объектов дальнейших поисков промышленных залежей нефти. Возможно, что более половины объема баженовской свиты представляет собой баженовит — глинисто-карбонатно-кремнистая порода преимущественно биогенного происхождения (Вассоевич, 1972). Давно доказано, что основная масса РОВ в баженовской свите представлена планктоногенным сапропелем (Конторович и др., 1974).

Необычны и другие характеристики свиты. Она отличается от окружающих пород повышенной радиоактивностью, высокой степенью электропроводности, сопротивлению и пористости, аномально высоким содержанием органотфильных элементов: молибдена, цинка, кобальта, никеля, меди, сурьмы, марганца, бора, фосфора, ванадия, урана, тория и мышьяка и сульфидного железа (Конторович и др., 1974, 1975; Плуман, 1975; Гавшин, Бобров, 1982; Гурари, Гавшин, 1984; Условия..., 1988). Также весьма своеобразны встреченные в баженовской свите окаменелые остатки микро- и макробиоты. Среди них преобладают морские пелагические организмы: фитопланктон (диноцисты, празиофиты, кокколлиты), зоопланктон (радиолярии), нектон (головонogie моллюски — аммониты, теутиды — палеокальмары, белемниты и рыбы). Бентос представлен, в основном, лишь двумя родами двусторчатых моллюсков: бухиями и иноцерамами, являющимися биссусными сестонофагами высокого уровня, т.е. относящимися к эпифауне. Баженовиты, как правило, лишены остатков организмов, т.е. инфауны, для которой грунт является жизненно необходимым. Лишь недавно найдены очень мелкие (длиной несколько мм) следы жизнедеятельности (Захаров и др., 1998; Эдер и др., 2003).

Таким образом, как по композиционным и вещественным (литологическим и геохимическим), так и палеобиологическим параметрам баженовская свита уникальна. Означает ли это, что и экосистема, генерировавшая столь необычное геологическое тело, была исключительной по гидробиологическим параметрам и не имела аналогов в фанерозойской истории Земли?

Характеристики баженовской свиты и ее высокоуглеродистых аналогов

Почти два десятилетия назад были суммированы характерные особенности баженовской свиты и ее временных аналогов: тутлеймской и мулымьинской свит, которые должны объяснить модель экосистемы Западно-Сибирского бассейна. Эти особенности заключаются в следующем (Баженовский..., 1986, с. 81):

1) распространение на огромной площади (более 1,2 млн. км²) толщи маломощных (от 10 до 60 м, в среднем 30 м) высокоуглеродистых (от 2 до 20%, в среднем около 5% Сорг), преимущественно монтмориллонитовых глин, сформировавшихся в течение длительного времени (волжский и берриаский века общей продолжительностью более 8 млн. лет);

2) низкое содержание в высокоуглеродистых глинах крупнозернистой песчано-алевритовой фракции (0-10%, в среднем 5%) при отсутствии песчано-алевритовых пород;

3) высокое содержание в баженовитах свободного кремнезема в форме халцедона и опала (иногда до 25%, в среднем 10–15%), пиритного железа (до 90 % от общего железа), серы (до 6%);

4) резко повышенное содержание в баженовитах редких органических (уран, никель, кадмий, кобальт, молибден, мышьяк, ванадий, медь и др.) и рассеянных (бор, галлий, барий и др.) элементов;

5) обилие в баженовитах остатков пелагических организмов: радиолярий, зеленых, золотистых, пирофитовых микроводорослей, головоногих — аммонитов (10 родов) и теутид (более 8 родов), рыб (2 рода) при довольно бедном бентосе (6 родов двустворок, 1 род гастропод, 2 рода беззамковых брахиопод);

6) присутствие в баженовитах маломощных скоплений раковин бухий и иноцерамов, перемежающихся с более мощными интервалами, лишенными остатков бентоса;

7) отсутствие остатков микробентоса на большей части площади развития баженовита, редкость остатков и следов жизнедеятельности редуцентов: илоедов, хищников, падалеядов;

8) отчетливо выраженная асимметрия в распределении остатков беспозвоночных. Наиболее богатые по таксономическому составу и количественному изобилию ориктоценозы находятся вдоль западных и юго-западных окраин Западно-Сибирской плиты. Здесь насчитывается 80 видов (> 20 родов) аммонитов, 90 видов (40 родов) двустворок, 6 родов гастропод, 15 видов (7 родов) брахиопод. Ориктоценозы северо-восточного и юго-восточного обрамления качественно значительно беднее: 10 родов аммонитов, 6 родов (13 видов) двустворок, 1 род гастропод, 2 рода беззамковых брахиопод;

9) присутствие в ориктоценозах вдоль западного обрамления большого числа родов беспозвоночных, известных с территории Восточно-Европейской равнины, Северо-Западной Европы и Северо-Восточной Гренландии, обилие здесь крупнораковинных видов;

10) редкость бухий в породах волжского яруса Приполярного Урала.

Факторы среды

В геологической истории Земли не было, конечно, хотя бы двух бассейнов, аналогичных по своим характеристикам. Свои уникальные черты имел и баженовский бассейн. По данным палеоботаники, палеоэкологии и палеотермометрии на территории Западной Сибири в течение всего баженовского времени господствовал субтропический климат — семиаридный на юге и семигумидный на севере. Среднегодовая температура вод в эпипелагиали в раннебаженовское (средневожское) время вблизи северо-западного берега по данным изотопно-кислородной и Ca/Mg палеотермометрии, составляла +15...18 °С., вблизи северо-восточного +13...14 °С.. Температура придонных вод, судя по составу бентоса, могла опускаться до нескольких градусов (рис. 1).

Соленость вод баженовского моря по абсолютному показателю была близка к современной океанической. Биохимический анализ раковин средневожских устриц, обитавших в Северо-Сосьвинском бассейне, показал абсолютную соленость вод, равную 31,5 ‰ (Захаров, 1981; Захаров, Сакс, 1983). В открытой пелагиали она составляла 34,0 ‰. Качественный состав и количественные соотношения солей соответствовали таковым мирового океана того времени. Об этом свидетельствует состав биоты баженовского моря, в котором резко преобладали стеногалинные группы нектона: головоногие (аммониты, теутиды, белемниты), планктона (радиолярии, кокколитофориды, диноцисты,



Рис.1. Палеогеографическая схема Западно-Сибирского бассейна и смежных бассейнов на севере в баженовское (волжско-берриаское) время. Предполагаемые течения: теплые (длинные сплошные стрелки) и прохладные (пунктирные стрелки) поверхностные и холодные придонные (короткие стрелки). Затенена халистатическая зона. Суши — Сибирская, Казахская, Уральская и Таймырская показаны темно-серым цветом. Цифры в прямоугольниках — среднегодовая температура вод пелагиали (в град. Ц) по результатам изучения ^{218}O ; в овале — предполагаемые температуры придонных глубинных вод и абсолютная палеосоленность, высчитанная методом Ракера-Валентайна по раковинам устриц Палеогеография..., 1983.

птероспермеллы) и бентоса (бухии и иноцерамы). О морских условиях седиментации свидетельствуют также данные геохимии (Ушатинский, Зарипов, 1978). Высказывалось мнение об общем опреснении баженовского моря (Лебедев, Поплавская, 1973) и об образовании «баженовитов» (по содержанию в них бора) в центральной и северной частях Сургутского свода (а это Центральная впадина! — В.З.) в условиях сильного опреснения (Комплексные исследования..., 1978, с.97). С гидробиологических позиций эта точка зрения не выдерживает критики.

Палеобатиметрия

Как известно, не существует прямых индикаторов глубин ни среди организмов, ни минералов, ни пород. Батиметрия баженовского моря реконструировалась исследователями косвенными методами по катенам, фациальным рядам и аналогии с соседними впадинами (в частности, Хатангской). На территории современной Хатангской впадины разрезы волжского яруса и берриаса хорошо обнажены не только по окраинам, но и в центре. Для волжского века и берриаса по катенам бентоса, с учетом типов и характера осадков, реконструированы, по крайней мере, три биономические зоны — верхнесублиторальная, среднесублиторальная и нижнесублиторальная. Наиболее глубоководные временные аналоги баженовской свиты в Хатангской впадине выходят на поверхность на полуострове Нордвик (Захаров, Юдовный, 1974; Захаров, Шурыгин, 1979). Все три биономические зоны прослеживаются и в Западно-Сибирском бассейне. Кроме того, здесь установлены еще три биономические зоны в направлении к центру впадины (рис. 2). Если принимать наибольшие глубины нижней сублиторали в современных морях на отметках 200 м, то следующие зоны должны быть значительно глубже, поскольку погружение дна гипотетического бассейна большей частью идет по возрастающей. Эти глубины для Центральной впадины были определены отметками, превышающими 500 м. (Палеоландшафты..., 1968; Баженовский горизонт..., 1986; Условия..., 1988). Шесть батиметрических зон было выделено также по ассоциациям фораминифер (Киприянова и др., 1971). Палеоглубины вычислены авторами в интервале от 180 до 400 м. и более. В.С. Бочкарев (Бочкарев, Федоров, 1985; Бочкарев, 1999) расчетным путем определил максимальные

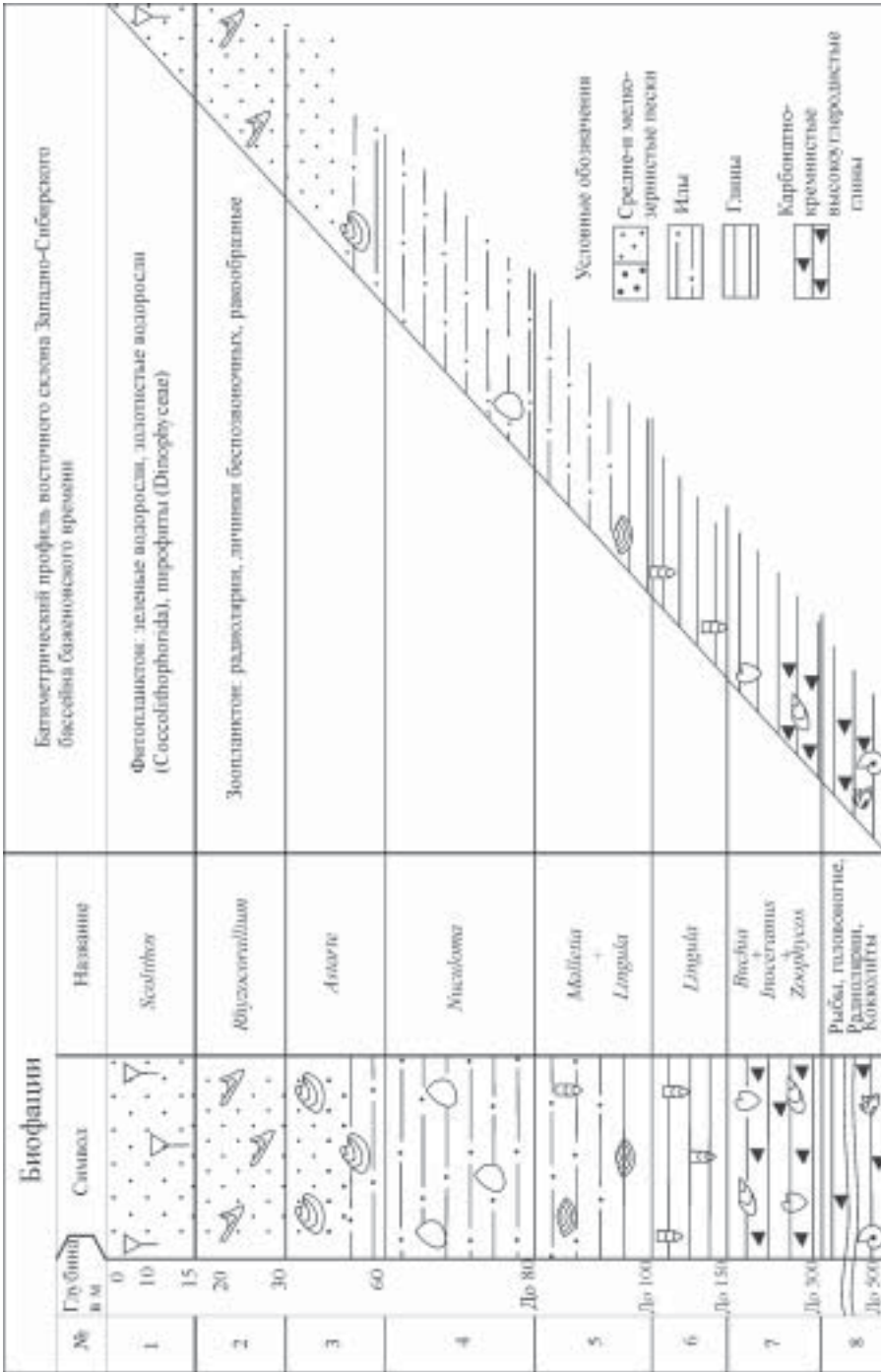


Рис. 2. Биофашии и модельный (принципиальный) батиметрический профиль восточного склона Западно-Сибирского бассейна баженовского времени.

глубины в районе Уренгоя, равные 700–750 м. Есть и противоположная версия, согласно которой баженовское море было мелководным. Это мнение противоречит как биологическим, так и геологическим фактам. Баженовиты, высокоуглеродистые породы баженовской свиты, в изобилии содержат остатки планктонных микроорганизмов: радиоля-

рий и разнообразного фитопланктона, который заселял пелагиаль баженовского моря и по аналогии с планктоном современных морей должен был совершать ежесуточные вертикальные миграции в толще воды до 200 м. Характерные для пород микрослой (толщиной в несколько мм и доли мм) прослеживаются на десятки и даже сотни метров, что свидетельствует об отсутствии волнений на поверхности дна. В породах не обнаружено следов темпеститов, образующихся в современных морях при штормах на глубинах до 80 м. Прибрежно-морские отложения, заполнившие впадину позднее, имеют толщину много сотен метров, что указывает на глубину формирования свиты.

Геоморфология дна и гидрология

В соответствии с реконструкциями многих исследователей эпиконтинентальное баженовское море по основным параметрам (площадь зеркала вод более 2,2 млн. км² и максимальные глубины, возможно, превышавшие 500 м) следует рассматривать как бассейн квазиокеанического типа. На месте современных Мансийской, Надымской мегавпадин и, возможно, Уренгойской котловины существовала вытянутая с севера на юг псевдоабиссальная Центральная впадина (Палеоландшафты..., 1968; Атлас..., 1976; Палеобиофации..., 1978; Захаров, Сакс, 1980, 1983; Бочкарев, Федоров, 1985; Баженовский..., 1986; Бочкарев, 1999). С запада, востока и юга баженовское море было окружено низкой равнинной сушей и имело сужающееся к северу грушевидное очертание (рис. 1). В широтном направлении дно баженовского моря было асимметричным: широким и пологим на востоке и юго - востоке (вблизи Сибирской суши), втрое более узким и крутым на западе и юго - западе (вблизи Уральского полуострова) (Палеобиофации..., 1978). На севере и северо - востоке баженовское море сообщалось с арктическим бассейном. Пролив на крайнем северо-востоке (на месте нынешней Усть-Енисейской впадины) был сравнительно мелководным и не оказывал существенного влияния на газовый режим

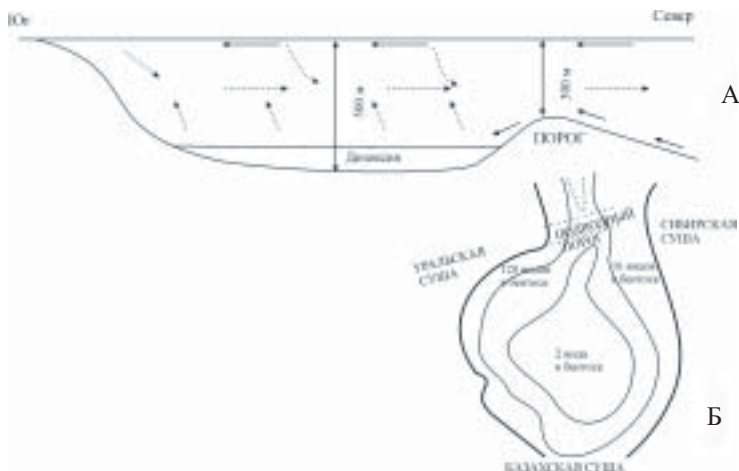


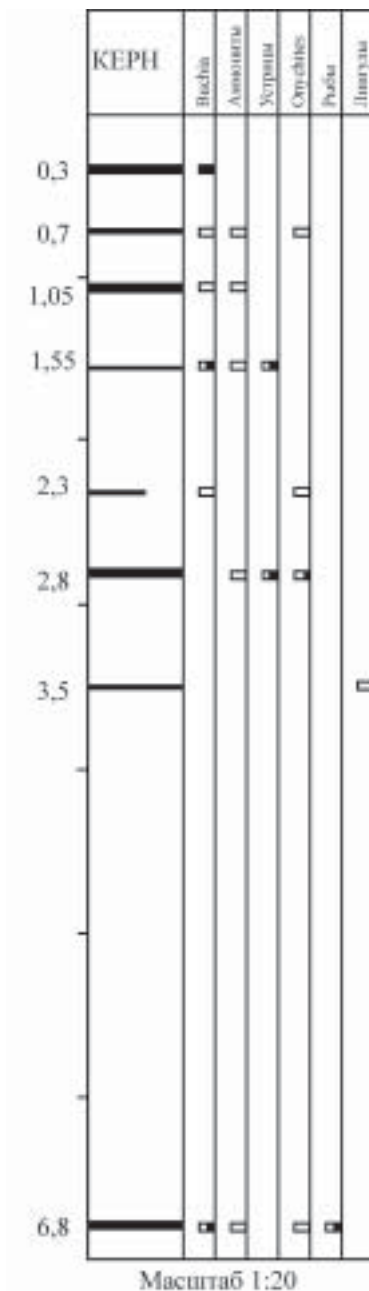
Рис. 3. Гидрологическая модель Западно-Сибирского моря баженовского времени в вертикальном срезе север-юг (А) и положение подводного порога на территории современного полуострова Ямал (Б). Стрелками показаны течения: длинными сплошными — поверхностные теплые, длинными пунктирными — нисходящие «тяжелые» и прохладные воды, короткими сплошными — холодные придонные воды, короткими пунктирными — восходящие.

придонных вод Центральной впадины.

Наибольший объем арктической воды поступал через северный проход (в районе современного п-ова Ямал), который был относительно глубоководным. Здесь, вероятно, существовало подводное поднятие (порог), вертикальные движения которого регулировали поступление водных масс и аэрацию на дне Центральной впадины (рис. 3, А, Б). О наличии поднятий свидетельствует отсутствие в разрезах на севере п-ова Ямал стратиграфических интервалов, соответствующих части или всей баженовской свите, и широкое развитие верхнеюрских песчано-алевритовых пород, составляющих нурминскую свиту (Кислухин и др., 2003). Размыты отложений (и образование седиментационных и стратиграфических перерывов) связываются с периодами расширения и углубления северного прохода и одновременно усилением течений. Этим же можно объяснить наблюдаемые особенности распространения крупных скоплений раковин бухий и иноцерамов в баженовской свите (рис. 4). Предполагается, что при опускании порога обогащенные кислородом воды из арктического моря проникали в Западно-Сибирский бассейн, и именно в это время бентосные моллюски заселяли дно впадин, а органическое вещество поглощалось фильтраторами, уничтожалось в процессе окисления и деструкторами. Подъем порога приводил к затруднению обмена вод, что способствовало образованию халистатических зон во впадинах, препятствовало расселению бентоса, но способствовало сохранению органического вещества.

Течения

В бассейне существовала сложная система течений: вдольбереговые, циклонические, конвекционные (сезонный климат), апвеллинг (асимметрия бассейна). Определяющим было теплое поверхностное течение, шедшее с севера и проходившее вдоль Уральского полуострова, отделявшего Западно-Сибирский бассейн от Тимано-Печерского (рис.1). Через северный пролив со стороны баренцевоморской акватории поступало теплое поверхностное течение, которое по мере продвижения на юг вдоль Уральского полуострова теряло свою силу и одновре-



Длина столбика керна — 7 м

Рис.4. Схематическая зарисовка колонки керна баженовской свиты Салымского района — типового для свиты. Полоски черного цвета — скопления остатков моллюсков, рыб и лингул. Баженовский..., 1986.

менно в соответствии с направлением западного склона моря отклонялось к востоку, создавая завихрения и круговые течения в эпипелагиали и образуя режим близкий к таковому в Черном, Средиземном и, возможно, Саргассовом морях. Холодные воды поступали через северные проливы благодаря глубинным противотечениям (Баженовский..., 1986). Наличие придонных течений можно предполагать, исходя из стратиграфических перерывов объемом до аммонитовой зоны внутри баженовской свиты (Межежников, 1983), а также присутствия песчаных пород, тесно ассоциирующих с типичными баженовитами, и наличия в их составе окатышей сидеритов и галечек глин (Условия..., 1988, с. 37–38). Предложенная система течений удовлетворительно объясняет некоторые закономерности в распределении донных моллюсков на площади. Так, богатство и разнообразие остатков беспозвоночных вдоль западных окраин палеобассейна и бедность и малочисленность их вдоль восточных объясняются теплыми течениями на западе и прохладными на востоке (рис. 1, 3). Биогеографическая структура полностью соответствует такому объяснению: низкобореальные таксоны преобладают на западе и юге, а высокобореальные и арктические — на северо-востоке и востоке палеобассейна. Об относительной тепловодности акваторий на северо-западе может свидетельствовать значительное возрастание карбонатности в этом направлении в пределах как впадины, так и внешнего ее обрамления (Филина и др., 1984). Редкость находок бужий в мелководно-морских отложениях на западе также связана с более высокими температурами на мелководье. Эти моллюски являются типичными бореальными. Именно низкими температурами вод можно объяснить изобилие их остатков (вплоть до ракушечников) в самых глубоководных (и, скорее всего, наиболее холодноводных) отложениях центральных частей впадины, куда периодически поступали придонные течения из арктического бассейна. Несомненно существовали и конвекционные течения за счет разности в плотности воды на поверхности и в придонных частях, а также из-за штормовых ветров (рис. 3, А). Многолетние циклонические круговороты свойственны халистатическим областям и современных морей (Рябинин, Богачук, 1977) и допускаются для Западно-Сибирского бассейна баженовского времени (Гурари, Матвиенко, 1980). Широкое площадное распределение и высокая концентрации РОВ в баженовской свите на месте предполагаемой псевдоабиссальной впадины лучше объясняется системой течений, а не апвеллингом, как считал А.В. Гольберт с соавторами (Палеобиофауны..., 1978).

Экосистема

Накопление ОВ обязано функционированию пелагической экосистемы, центральным звеном которой был фитопланктон. Ядро экосистемы бассейна состояло из разнообразных пелагических организмов-продуцентов (фитопланктона — празиофиты, кокколитофориды, динофлагелляты) и консументов (зоопланктона — радиолярии, личинки беспозвоночных, ?ракообразные; пелагические костистые рыбы — *Leptolepis*, *Pholidophorus*, аммониты, белемниты, палеокальмары и морские ящеры), а также бентосных двустворчатых моллюсков, фораминифер и остракод (рис. 5).

Огромное скопление ОВ в баженовском битуминозном горизонте следует связывать не столько с уникальностью экосистемы, сколько с длительностью ее функционирования. Эффективное функционирование экосистемы в течение 8 млн. лет стабильно поддерживалось круговоротом как живого вещества, так и питательного косного, привнесенного поверхностным течением из западной части Арктики, циклоническими течениями в толще глубоководной впадины, придонными противотечениями и сносом с окружающей

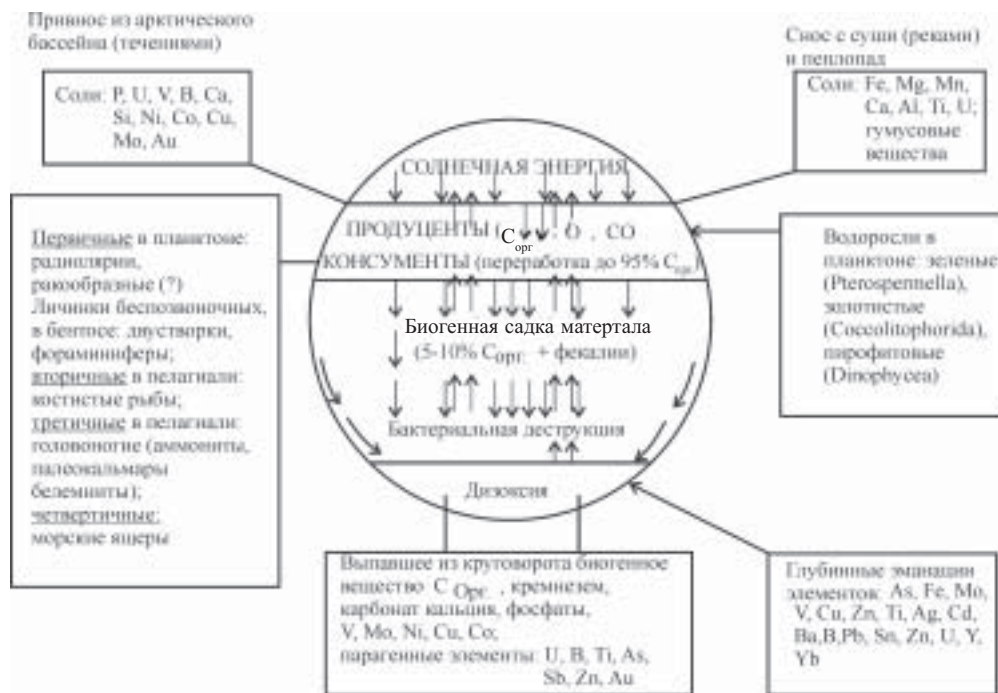


Рис. 5. Модель экосистемы баженовского моря. Стрелками показан круговорот энергии и вещества: направлены вниз — солнечная энергия и биогенная садка материала; направлены вверх — диффузия газов, конвекционные и донные течения. Баженовский..., 1986, Условия..., 1988.

пенепленизированной суши. Снос с пенеplена микроэлементов поддерживался благодаря глубокому химическому выветриванию в условиях умеренно-теплого гумидного климата (Палеоландшафты..., 1968; Палеобиофации..., 1978; Занин и др., 2003). Предполагается также привнос элементов с пеплами, о чем свидетельствует высокий Fe/Mn-модуль, и подводными эксгалляциями (Условия..., 1988). Экосистема была эвтрофной. Нормальные биологические циклы — жизнь и смерть индивидуумов, смена поколений, сезонные переработки и выбросы ОВ в пищевых цепях и пр. — обеспечивали поступление в осадок очень разнообразного в белковом и других отношениях ОВ (рис. 5). Выпадавшее из круговорота ОВ должно было составлять по данным современных биогеохимических циклов от 2 до 10% от всего продуцированного пелагической экосистемой (Лапо, 1987). В течение волжского века и берриаса в осадках Центральной впадины в условиях периодически возникавшей аноксии придонных вод накопилось около 18 млрд тонн органического вещества (Палеобиофации..., 1978). Слабое «разбавление» осажденного ОВ терригенным и терригенно - кремнистым материалом привело к аномально высоким содержаниям его в породе. Повышенная концентрация микроэлементов в битуминозных глинах также связана с функционированием прежде всего экосистемы пелагиали. Хорошо известна способность многих обитателей современных морей и океанов сосредотачивать в тканях отдельные химические элементы, при этом их концентрация в сотни и даже в тысячи раз превышает концентрации этих элементов в морской воде (Виноградов, 1967). Не случайно уровень радиоактивности, например, в Сальмском районе прямо коррелируется с содержанием Сорг. (Плуман, 1975; Гурари, Матвиенко,

1980). Поэтому есть все основания считать, что высокое содержание урана, молибдена, цинка, никеля, тория, меди и других органофильных микроэлементов в «баженовитах» связано с концентрационной функцией планктона, фосфор концентрировали рыбы и членистоногие, кальций — кокколитофориды и бентос, кремний - радиолярии и динофлагелляты, ванадий могли концентрировать не сохранившиеся в породах мягкотелые животные (предки современных асцидий). Разнообразные жизненно важные элементы поступали с суши и из глубинных источников. Многие из них вовлекались в круговорот экосистемы баженовского моря благодаря транспортировке вод течениями из открытого Арктического бассейна (рис. 5).

Преобладание биогенного осадконакопления над терригенным происходило в условиях низких скоростей седиментации: темп осадконакопления составлял 0,002–0,003 мм в год при скоростях прогибания 0,012–0,015 мм/год (Ушатинский, Зарипов, 1978). Буфером для терригенного материала служило мелководье на востоке и юге. Неравномерное распределение биогенных элементов по разрезу свидетельствует о довольно частой смене состояния биоты: цикличности биотических процессов, вызванных сезонными и другими событиями вплоть до космических. Однако эти пульсации не слишком отклонялись от некоего среднего состояния, и экосистема продолжительное время оставалась стабильной, находясь в состоянии динамического равновесия.

Возможные современные аналоги

В качестве современных аналогов, моделирующих условия формирования высокоуглеродистых осадков, обычно приводят Черное, Средиземное и Балтийское моря, существенно окруженные сушей и имеющие затрудненные связи с океаном, или краевые апвеллинговые зоны океанов вблизи берегов Перу, Намибии, Калифорнии, север-западной окраины Индийского океана, а также Калифорнийский залив и Скандинавские фьорды (Arthur, Sageman, 1994; Wignall, 1994). Накопление и сохранение высоких концентраций $C_{\text{орг}}$ в донных осадках всех перечисленных бассейнов связывается с дефицитом кислорода в придонных слоях: от полного его отсутствия (Черное море) до редукции лишь на границе осадок-вода (Балтийское море). Для четырех из пяти моделей, приведенных М. Артуром и Б. Сагеманом (Arthur, Sageman, 1994, рис.1), предусматривается наличие порога в месте соединения «углеродного» бассейна и океана, что нами предполагается и для Баженовского моря. В трех бассейнах, как и в Баженовском, наряду с биогенным идет терригенное осадконакопление, но только в одном (Черном море) биогенное играет существенную роль. Однако в Черном море на глубинах, превышающих 150м, нет макрофауны. На дне Балтийского моря известны поселения двустворчатых моллюсков и полихет. Представители этих же групп беспозвоночных населяли дно псевдоабиссальной впадины Баженовского моря, хотя в отличие от балтийских инфунальных двустворок баженовские относились к эпифауне, а стало быть не нуждались в кислороде под поверхностью осадок-вода. Следы полихет обнаружены в баженовской свите, но они, в отличие от балтийских, очень мелкие и, по-видимому, были распространены весьма ограниченно. Кроме того, водные массы Балтийского моря, в отличие от Баженовского, имеют невысокую соленость и более низкие температуры вод. Самое же главное, по палеоэкологическим и геохимическим данным, в придонных слоях Центральной впадины Баженовского моря периодически возникали халистазы — зоны, сильно обедненные кислородом или даже лишенные его полностью, т.е. воссоздавались условия, характерные не для Балтийского, а для Черного моря. Таким образом, в наши дни нет полных аналогов экосистемы Баженовского моря. Оно

представляло собой бассейн, гидрологические и гидробиологические особенности которого отдаленно напоминали, с одной стороны, таковые Черного моря, а с другой — Балтийского. Притом следует помнить, что Баженовское море было окружено совершенно иными ландшафтами, чем рассмотренные современные моря (Палеоландшафты ..., 1968; Атлас..., 1976).

К проблеме формирования углеродистых отложений

Описанная выше ситуация характеризует бассейн, его экосистему и условия формирования высокоуглеродистой толщи в общем плане. На самом деле картина была значительно многообразнее и сложнее. Об этом свидетельствует разнообразие в строении и составе битуминозных пород баженовского горизонта, как в разрезе, так и на площади (Баженовский... , 1986).

Даже самая однородная по многим характеристикам баженовская свита в Тамбейско-Омской зоне ее распространения разделена Ю.В. Брадучаном на 9 районов — каждый со своим типом разреза. Из общих закономерностей следует обратить внимание на постепенное понижение содержания $C_{орг.}$ в баженовской свите от центра впадины к периферии. Это дало повод выделить по степени битуминозности внешнюю и внутреннюю области (Брадучан, Лебедев, 1979). Внешняя область оконтуривает баженовскую свиту узкой полосой с востока, северо-запада и юга. С запада к баженовской свите примыкают последовательно две свиты: достаточно однородная по битуминозности тутлеймская и далее к Уралу менее однородная мулымьинская. Последняя может рассматриваться как внешняя область развития высокоуглеродистых пород баженовского горизонта. В этом же направлении — с востока на запад — битуминозная толща омолаживается. Возрастной диапазон баженовской свиты на большей части площади заключен в стратиграфическом интервале ниже-средневожского подъяруса — нижней части бореального берриаса., тутлеймской — средневожского подъяруса — нижнего валанжина, мулымьинской — средневожского подъяруса — нижнего готерива.

Описанные закономерности могут быть объяснены направленным изменением конфигурации бассейна баженовского времени в течение вожского века — раннего готерива (рис. 6). Максимум стояния воды в Западно-Сибирском морском бассейне пришелся на средневожское время — конец юрского периода. Затем, с начала мелового периода, примерно с ранней фазы бореального берриасского века, море начало сокращаться, отступая от Сибирской суши на запад. Заполнение осадками чаши началось уже в вожском веке, о чем свидетельствуют пресноводные отложения этого времени на юго-востоке плиты. Центральная впадина, занимавшая в вожское время большую часть Западно-Сибирского бассейна, в берриасе резко сократилась на востоке. Наиболее глубокая ее часть сместилась к западу. Эта тенденция сохранилась в валанжине (рис. 6). По нашему мнению, «скачок» в сокращении глубоководной зоны на востоке произошел в конце фазы *Hectoroceras kochi*. Именно этой зоной датируются последние высокобитуминозные слои в Салымском районе, где расположены типовые разрезы баженовской свиты (Баженовский..., 1986). Перекрывающие песчано-алевритовые мелководно-морские породы ачимовской свиты датируются на северо-востоке плиты верхней частью берриаса и частью нижнего валанжина (Захаров и др., 1999). Если учесть, что слои с аммонитами *Tollia tolli* (подачимовская пачка), считавшиеся ранее берриасом, в настоящее время относятся к валанжину, то возраст собственно ачимовской свиты ограничивается двумя — максимум тремя аммонитовыми зонами (это 2–3 млн. лет). Таким образом, заполнение глубоководной впадины осадками, поступавшими преимущественно с востока, произошло довольно

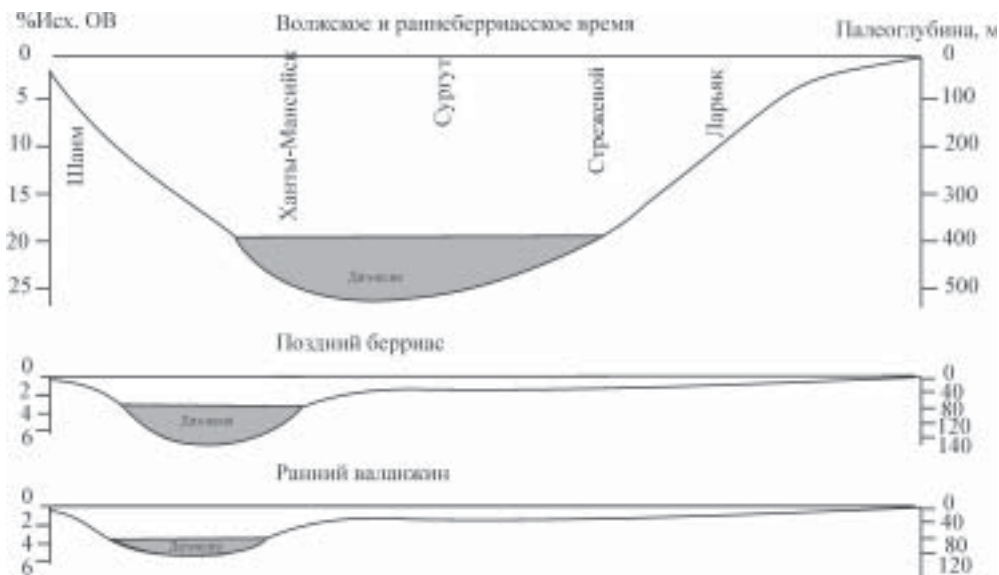


Рис. 6. Модельный профиль дна Западно-Сибирского бассейна вдоль широтного Приобья в конце юры и начале мела. Палеоглубины для волжского и раннеберриасского времени определялись, исходя из предположения, что увеличение содержания исходного органического вещества на 5% соответствовало углублению бассейна на 100м. При расчете палеоглубин для позднего берриаса и раннего валанжина считалось, что повышение исходного органического вещества на 2% должно было сопровождаться углублением бассейна на 40м. Расчеты исходного органического вещества взяты из публикаций: Конторович и др., 1974; Ушатинский, Зарипов, 1978 и др.

быстро (в геологическом времени). Большие глубины довольно быстро «отодвинулись» от Сибирской суши — самого существенного источника сноса. Площадь морской пелагиали, генератора высокоуглеродистых осадков, также быстро сократилась. Настоящие валанжинские баженовиты известны только в тутлеймской свите. Отсутствие до сих пор палеонтологических доказательств клиноформного характера ачимовской толщи (свидетельства «омоложения клиноформ» с востока на запад) объясняется чисто техническими причинами: слабой представительностью палеонтологического материала из-за бедности керна скважин, пройденных вкрест простирания «ачимовских тел».

Как отмечалось выше, баженовская свита по типам разреза разделена на 9 районов, в каждом из которых разрез свиты имеет свои особенности. Так, на большей части Салымского района, типового для свиты, в разрезе выделяются 4 пачки (снизу вверх): карбонатно-кремнистая (16,0 м), плитчато-аргиллитовая (3,0–8,0 м), кремнисто-известковая (10,0–15,0м) и глинистая (2,0–5,0м). Первая пачка обнимает три нижние зоны средневолжского подъяруса, вторая — две верхние этого же подъяруса, третья — верхневолжский подъярус, четвертая — нижнюю часть бореального берриаса, включая зону *Nectoroceras kochi*. Аналоги почти всех пачек прослеживаются только во внутренней области распространения свиты, но не были установлены во внешней. Животные и растения, идентифицированные по остаткам в каждой из пачек, довольно сходны по экологическим характеристикам: преобладают пелагические моллюски, рыбы, планктонные радиолярии, диноцисты, птероспермеллы и кокколиты (в берриасе), а бентосные представлены только двумя родами двустворчатых моллюсков — бухиями и иноцеррами. Это свидетельствует о том, что не было значительных перестроек экосистемы морского

бассейна баженовского времени и основные характеристики сохранялись в течение примерно 8 млн. лет. Первая и третья пачки, по сравнению с остальными, богаты радиоляриями, вторая отличается богатством бентосных групп, четвертая характеризуется наличием кокколитов. Исходя из предложенной гидродинамической модели и палеобиогеографической классификации моллюсков, можно предположить, что периоды расцвета радиолярий в пелагиали совпали с расширением и устойчивым долговременным существованием морских путей на западе. Именно в первой половине средневожского и в поздневожском времени ассоциации аммонитов в бассейнах Приполярного Урала и Западной Сибири были весьма сходны с таковыми Среднерусских и Тимано-Печорских морей (*Dorsoplanites*, *Kachpurites*, *Craspedites*). В конце же средневожского времени, а особенно в начале бореально-берриасского, Западно-Сибирский бассейн был населен выходцами из Арктики. В ассоциациях аммонитов здесь доминировали те же роды и даже виды, что на северо-востоке Гренландии и севере Восточной Сибири (*Laugeites groenlandicus*, *Praetollia*, *Hectoroceras*). В бентосе резко возросла роль арктических бужий и иноцерамов. Появление кокколитов в берриасе однозначно трудно объяснимо. Кокколиты отмечаются также в берриасе и нижнем валанжине тутлеймской и валанжине — нижнем готериве марьяновской свит. Сокращение размеров глубоководной акватории и некоторое обмеление бассейна, возможно, были как-то связаны с повышением комфортности для кокколитофорид. Могли ли этому способствовать большая прогреваемость вод в весенне-летние периоды или обогащение вод минеральными соединениями вследствие возрастания сноса? Это маловероятно.

Среди других особенностей высокоуглеродистых пород баженовской свиты следует упомянуть тонкое чередование на площадях ее типичного проявления двух типов пород: высокоглинистых, относительно низкоуглеродистых (и низкокремнистых) и низкоглинистых, относительно высокоуглеродистых (Условия..., 1988; Конторович и др., 1998; Занин и др., 1999). Ю.Н. Занин объясняет такое чередование «работой» мутьевых потоков (турбидитов), дистальные части которых, спустя долгое время, все же достигали Центральной впадины. Заметим, что такую же природу многие геологи приписывают и ачимовской толще (Левинзон и др., 2002). Если так было на самом деле, то турбидитовой седиментацией следует объяснять любое чередование пород разных типов в центральных относительно глубоководных частях палеобассейнов. Так, разрез вожского яруса, бореального берриаса и валанжина (т.е., возрастных аналогов баженовского горизонта) на полуострове Нордвик моря Лаптевых тоже представлен чередованием глин (бедных $C_{орг}$) и листоватых аргиллитов (содержащих 2–3 % $C_{орг}$) (Каплан и др., 1973). Пласты имеют толщину от нескольких дециметров в основании разреза, постепенно возрастая вверх по разрезу до первых метров. Одновременно происходит постепенное сокращение площади и, по-видимому, глубины в этой (срединной) части бассейна (Захаров, Юдовный, 1974). Если принять в качестве гипотезы турбидитовую седиментацию, то получается, что со временем возрастает активность турбидитов, поскольку увеличивается толщина пластов (и разреза в целом). Логичнее эти факты увязать с приближением суши — источника сноса терригенного материала. Поскольку чередование разных (обычно двух) типов пород характерно для большинства разрезов осадочных толщ по всему фанерозою на Земном шаре, то представляется, что причина должна быть единая, а объяснение универсальным. Оно связано с регулированием источника сноса. Наиболее лабильным фактором на Земле (в геологическом времени) является климат, колебания которого оцениваются, прежде всего, значениями температуры и осадков. Возможно, именно климатические причины были спусковыми механизмами, приводившими к смене режима осадконакопления в бассейнах геологического прошлого.

Заключение

В конце юры, в волжском (титонском) веке, на территории Западно-Сибирской плиты на площади около 1 млн. км² формировалась черносланцевая нефтематеринская и нефтеносная баженовская свита средней мощностью около 30 м. В ее высокоуглеродистых породах установлены макро- и микронеоднородности: по степени битуминозности, по обогащению карбонатами и кремнеземом, по содержанию элементов. Доля органогенного материала в этих породах, названных баженовитами, составляет не менее половины от общего их объема. Необычны палеонтологические характеристики свиты, заключающей в основном остатки пелагических организмов и таксономически бедного макробентоса, представленного, главным образом, биссусными двустворчатыми моллюсками-сестонгофагами: обитавшими лишь в юре и раннем мелу бухиями и иноцерамами.

Главными источниками сноса в Западно-Сибирский бассейн являлась пенеппенизированная Сибирская суша на востоке. С юга (Казахская суша) снос был значительно менее существенным: из-за сухого климата речная сеть, видимо, не была достаточно развита. Уральский полуостров не оказывал заметного влияния на формирование баженовитов. Терригенные крупнозернистые осадки сгружались на востоке и юге в широкой (до 300–400 км) и мелководной зоне шельфа, который служил буфером между наиболее крупными массивами Сибирской и Казахской суши и открытым морем. На суше господствовало химическое выветривание пород, что обуславливало низкие притоки терригенного материала (в основном в виде глинистой фракции). В Центральной впадине в течение продолжительного времени (до 8 млн. лет) существовал режим некомпенсированного, преимущественно биогенного, осадконакопления (Конторович и др., 1974; Ушатинский, Зарипов, 1978).

Западно-Сибирское море баженовского времени представляло собой грушевидно сужающийся к северу эпиконтинентальный бассейн площадью более 2 млн. км². В центре бассейна находилась вытянутая с севера на юг псевдоабиссальная впадина с глубинами более 500 м, на отдельных участках достигавшими 600–700 м и более (Бочкарев, 1999). На востоке (вблизи Сибирской суши) дно моря было относительно мелководным, широким и пологим, а на западе (вблизи Уральского полуострова) втрое более узким и крутым. На севере и северо-востоке море сообщалось с арктическим бассейном. В районе п-ова Ямал, вероятно, существовало подводное поднятие, вертикальные движения которого регулировали поступление водных масс и аэрацию на дне впадины. В частности, восстановительный режим придонных вод псевдоабиссальных впадин целиком определялся глубиной проливов, главным образом, северного. В период затруднения связей в придонных слоях возникали халистатические зоны. С северо-запада шло теплое поверхностное течение, которое под влиянием контура берега и склона поворачивало на восток и создавало круговые потоки в эпипелагиали, образуя режим близкий к таковому в Черном, Средиземном и, возможно, Балтийском морях. Существовали и конвекционные течения, включая слабый местный апвеллинг.

Субтропический климат — семиаридный на юге и семигумидный на севере — господствовал в течение всего баженовского времени. Среднегодовая температура вод в эпипелагиали составляла +15...+18 °С, а в придонных водах могла опускаться до нескольких градусов. Соленость баженовского моря по абсолютному показателю была близка к современной океанической.

Накопление ОВ на дне Западно-Сибирского моря в баженовское время было связано с функционированием, главным образом, пелагической экосистемы. Основным продуцентом ОВ являлся фитопланктон, первичными консументами были зоопланктон и донные моллюски, вторичными — костистые рыбы и головоногие. Конечным звеном в пищевых цепях могли быть морские ящеры (Баженовский горизонт..., 1986). Выпавшее из

круговорота ОВ должно было составлять до 5–7% от общего ОВ, продуцированного пелагической экосистемой. Судя по многочисленным, нередко обильным остаткам организмов в породах волжского и раннеберриасского возраста, экосистема была эвтрофной. Неравномерное распределение биогенных элементов по разрезу свидетельствует о довольно частой смене состояния биоты: микро- и макроцикличности в ее эволюции. Однако эти «пульсации» морской биоты не слишком отклонялись от некоего среднего состояния, и экосистема оставалась стабильной продолжительное время (примерно 8 млн. лет).

Таким образом, анализ биоты и предполагаемый круговорот веществ в Западно-Сибирском море баженовского времени не дают основания рассматривать его экосистему как уникальную по сравнению с экосистемами, одновременно существовавшими в арктической циркулярной области. Основным поставщиком ОВ являлась продолжительно функционирующая эвтрофная пелагическая экосистема. Нормальные биотические циклы снабжали осадки преимущественно сапропелевым ОВ. Высокое содержание РОВ в породах баженовской свиты связано, по нашему мнению, с определенными палеогеографическими, гидрологическими и геодинамическими характеристиками Западно-Сибирского палеобассейна того времени: огромными размерами зеркала, наличием псевдоабиссальной впадины, системой поверхностных и донных течений, низкой окружающей сушей и преобладающими процессами химического выветривания в условиях квазисубтропического семигумидного на севере и семиаридного на юге климата. Преобладание скорости прогибания дна над скоростью преимущественно биогенного осадконакопления приводило к накоплению органического вещества сапропелевой природы. Сохранению и консервации органического вещества в значительной степени способствовал полузамкнутый характер Западно-Сибирского моря и наличие подводного порога на выходе в открытый арктический бассейн. Благодаря вертикальным движениям на месте этого порога в придонных водах и под поверхностью осадков-вода периодически возникали анаэробные и дизэробные условия, благоприятные для консервации органического вещества.

В течение юрского периода на территории бореальной палеобиогеографической области в разные временные интервалы существовали полузамкнутые бассейны, напоминавшие Баженовский. Такие бассейны реконструированы нами в байосе и бате на баренцевоморском шельфе и в поздневолжское время на североморской акватории (Палеогеография., 1983). По своим размерам эти палеобассейны уступали Баженовскому в несколько раз. Следует заметить, что обе отмеченные территории также нефтегазоносны, как и Западно-Сибирская плита.

Литература

- Атлас и объяснительная записка к Атласу литолого-палеогеографических карт юрского и мелового периодов Западно-Сибирской равнины в масштабе 1 : 5 000000. 1976. Тюмень: ЗапСибНИГНИ. 85 с.
- Баженовский горизонт Западной Сибири. 1986. Новосибирск: Наука. 216 с.
- Бочкарев В.С. 1999. Палеобатиметрические условия формирования ачимовской толщи Западной Сибири // Геология, геофизика и разведка нефтяных месторождений. № 5. С. 23–27.
- Бочкарев В.С., Федоров Ю.Н. 1985. Палеобатиметрия Западно-Сибирского бассейна на конец времени накопления баженовской свиты // Строение и нефтегазоносность баженовской свиты Западной Сибири. Тюмень. С. 35–41.
- Брадучан Ю.В., Лебедев А.И. 1979. Дополнения к стратиграфии битуминозных отложений Западной Сибири // Пути повышения эффективности геолого-разведочных работ на нефть и газ в Тюменской области / Тр. ЗапСибНИГНИ. Вып. 48. Тюмень. С. 3–5

- Вассоевич Н.Б. 1972. Исходное вещество для нефти и газа // Происхождение нефти и газа и формирование их месторождений. М. Недра. С. 39–70.
- Виноградов А.П. 1967. Введение в геохимию океана. М.: Наука. 214 с.
- Гавшин В.М., Бобров В.А. 1982. Закономерности распределения микроэлементов в баженовской свите // Доманикиты Сибири и их роль в нефтегазоносности. Новосибирск: СНИИГГиМС. С. 76–91.
- Гурари Ф.Г., Гавшин В.М. 1984. Планктоногенные отложения фанерозоя, как показатель устойчивости содержания в морской воде редких и радиоактивных элементов // Эволюция осадочного рудообразования в истории Земли. М.: Наука. С. 123–133.
- Гурари Ф.Г., Матвиенко Н.И. 1980. Палеогеография баженовской свиты по распределению в ней урана // Перспективы нефтегазоносности юго-востока Западной Сибири / Тр. СНИИГГиМС. Вып. 275. Новосибирск: СНИИГГиМС. С. 81–91
- Занин Ю.Н., Замирайлова А.Г., Меленевский В.Н., Давыдов Д.Ю. 1999. О двух вещественно-генетических типах черных сланцев баженовской свиты // Докл. РАН. Т. 368. № 1. С. 91–94.
- Занин Ю.Н., Замирайлова А.Г., Левчук М.А., Писарева Г.М. 2003. К литологической характеристике верхнеюрских углеродистых отложений баженовского горизонта в западной части Западно-Сибирской плиты (Шаимский район) // Литосфера. № 2. С. 28–39.
- Захаров В.А. 1981. Бухиды и биостратиграфия бореальной верхней юры и неокома / Тр. ИГГСО РАН. Вып. 458. М.: Наука. 271 с.
- Захаров В.А., Занин Ю.Н., Замирайлова А.Г. 1998. Первая находка следов жизнедеятельности в высокоуглеродистых черных сланцах баженовской свиты Западной Сибири // Геология и геофизика. Т. 39. № 3. С. 401–406.
- Захаров В.А., Казаненков В.А., Богомоллов Ю.И. и др. 1999. Биостратиграфия неокома Северного Приобья // Геология и геофизика. Т.40. № 8. С. 1135–1148.
- Захаров В.А., Сакс В.Н. 1983. Баженовское (волжско-берриасское) море Западной Сибири // Палеобиогеография и биостратиграфия юры и мела Сибири / Тр. ИГГ СО РАН. Вып. 528. М.: Наука. С. 5–32.
- Захаров В.А., Сакс В.Н. 1980. Палеоэкология Арктического бассейна в юре и неокоме // Международный геол. конгресс. 26 сессия. Париж. Докл. сов. геол. Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука. С. 126–132.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н. 1979. Юрское море на севере Средней Сибири (по данным анализа сообществ двустворчатых моллюсков) // Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Тр. ИГГ СО АН СССР / Сакс В.Н., Захаров В.А. (ред.). Вып. 411. Новосибирск: Наука. С. 56–81.
- Захаров В.А., Юдовный Е.Г. 1974. Условия осадконакопления и существования фауны в раннемеловом море Хатангской впадины // Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Тр. ИГГ СО АН СССР. / Дагис А.С., Захаров В.А. (ред.). М.: Наука. Вып. 80. С. 127–174.
- Каплан М.Е., Юдовный Е.Г., Захаров В.А. и др. Условия накопления морских отложений п-ова Пакса, переходных между юрой и мелом (Анабарский залив) // Докл. АН СССР. 1973. Т. 209. № 3. С. 691–694.
- Киприянова Ф.В., Комисаренко В.К., Тылкина К.Ф. Батиметрия средневожского морского бассейна Западной Сибири // Свердловск: Средне-Уральское изд-во, 1971. С. 8–11. (Тр. Зап-СибНИГНИ; Вып.43).
- Кислухин В.И., Брехунцова Е.А., Шрейнер А.А. 2003. Особенности геологического строения верхнеюрских осадочных образований на полуострове Ямал // Геология, геофизика и разработка нефтяных и газовых месторождений. № 4–5. С. 30–34
- Комплексные исследования стратиграфии юры и нижнего мела Западной Сибири. М.: Наука. 1978. 438 с.
- Конторович А.Э., Меленевский В.Н., Занин Ю.Н. и др. 1998. Литология, органическая геохимия и условия формирования основных типов пород баженовской свиты (Западная Сибирь) // Геология и геофизика. Т. 39. № 11. С. 1477–1491.
- Конторович А.Э., Нестеров И.И., Салманов Ф.К. и др. 1975. Геология нефти и газа Западной Сибири. М.: Недра. 697 с.

- Конторович А.Э., Полякова И.Д., Стасова О.Ф. и др. 1974. Органическая геохимия мезозойских нефтегазоносных отложений Сибири. М.: Недра. 189 с.
- Лапо А.В. 1987. Следы былых биосфер. М.: Знание. 208 с.
- Левинзон И.Л., Брехунцов А.М., Бородкин В.Н. и др. 2002. Ачимовский турбидитовый комплекс севера Западной Сибири — крупнейший объект нефтегазодобычи в XXI веке // Российская Арктика: геологическая история, минерагения, геоэкология / Додин Д.А., Сурков В.В. (ред.). СПб.: ВНИИОкеангеология. С. 652-659.
- Лебедев И.В., Поплавская М.Д. 1973. Материалы к познанию палеогеографии Западно-Сибирской равнины в поздней юре. Тюмень: Индустр. ин-т. 19 с.
- Месежников М.С. 1983. К биостратиграфии верхнеюрско-неокомских битуминозных отложений Западной Сибири (баженовская свита и ее аналоги) // Палеобиогеография и биостратиграфия юры и мела Сибири / Захаров В.А. (ред.). М.: Наука. С. 32-46.
- Палеобиофации нефтегазоносных волжских и неокомских отложений Западно-Сибирской плиты. 1978. М.: Недра. 86 с.
- Палеогеография севера СССР в юрском периоде. // Боголепов К.В., ред. Новосибирск: Наука, 1983. 190 с. (Тр. ИГТ СО АН СССР; Вып. 573).
- Палеоландшафты Западной Сибири в юре, мелу и палеогене. 1968. М.: Наука. 152 с.
- Плуман И.И. 1975. Распределение урана, тория и калия в отложениях Западно-Сибирской плиты // Геохимия. № 5. С. 756-767.
- Рябинин А.И., Богачук В.М. 1977. К геохимии сероводорода в водах Черного моря // Геохимия. № 8. С. 1257-1264.
- Условия формирования и методика поисков залежей нефти в аргиллитах баженовской свиты. 1988. М.: Недра. 199 с.
- Ушатицкий И.Н. 1981. Литология и перспектива нефтеносности юрско-неокомских битуминозных отложений Западной Сибири // Сов. геология. № 2. С. 11-22.
- Ушатицкий И.Н., Зарипов О.Г. 1978. Минералогические и геохимические показатели нефтегазоносности мезозойских отложений Западно-Сибирской плиты. Свердловск: Среднеуральское кн. изд-во. 207 с.
- Филина С.И., Корж М.В., Зонн М.С. 1984. Палеогеография и нефтеносность баженовской свиты Западной Сибири. М.: Наука. 35 с.
- Эдер В.Г., Занин Ю.Н., Замирайлова А.Г. 2003. Ихнофоссилии баженовской и георгиевской свит верхней юры Западно-Сибирской плиты // Геология и геофизика. Т. 44. № 6. С. 517-524.
- Arthur M.A., Sageman B.B. 1994. Marine black shales: depositional mechanisms and environments of ancient deposits // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. Vol. 22. P. 499-551.
- Wignall P.B. 1994. Black shales // Oxford Monogr. Geol. and Geophys. Vol. 30. 127 p.

УДК 551.78:569 (477.74)

Событийность позднемиоценового диатомового осадконакопления в Керченско-Таманском прогибе

Ю.В. Ростовцева¹, Т.Ф. Козыренко², О.В. Япаскурт¹

¹Московский государственный университет

²Санкт-Петербургский государственный университет

E-mail: litology@geol.msu.ru

В результате проведенных литолого-микропалеонтологических исследований были получены новые данные о составе и характере распределения диатомей из верхнемиоценовых толщ Керченского и Таманского полуостровов, а также осуществлены различные палеоэкологические и седиментологические реконструкции. Установлено, что в конце сармата накопление изучаемых диатомосодержащих отложений происходило в условиях мелководного, опресненного морского бассейна, местами сильно заросшего водной растительностью, отличающейся составом микрофитоценозов. С действием морской трансгрессии было связано широкое распространение в начале раннего мэотиса планктонных морских и солоноватоводных видов диатомей. Обстановки седиментации во второй половине раннего мэотиса определялись тектоническим развитием региона, обмелением Керченской части водоема. В самом начале позднего мэотиса значительное опреснение описываемого бассейна обусловило формирование смешанного (с преобладанием пресноводных видов) по экологическому составу комплекса диатомей. С кратковременными поступлениями морских вод в солоноватоводный позднемэотический бассейн было связано распространение сообществ диатомей с обилием *Cymatosira savtchenkoi*, господством морских планктонных форм диатомей. Кратковременный приток морских вод в конце мэотиса был более заметным. В начале понта в результате смены режима седиментации установились особые условия обитания, определившие развитие моновидового комплекса диатомей с *Actinocyclus octonarius*.

Ключевые слова. Керченско-Таманский прогиб, верхний миоцен, диатомовые водоросли, седиментологические реконструкции.

В позднем миоцене в пределах Керченско-Таманского прогиба было широко развито диатомовое осадконакопление. Изучению диатомей из верхнемиоценовых отложений Керченского и Таманского полуостровов посвящены работы Д. Панточека (Pantocsek, 1902), А.С. Савченко (1911), А.Б. Миссуны (1913), А.П. Жузе (1949), И.В. Макаровой (1960), А.И. Прошкиной-Лавренко (1960), В.Г. Куличенко и А.П. Ольштынской (1980), Е.С. Александровой (2001), Т.Ф. Козыренко (2002) и Э.П. Радионовой (2004) и др. Эти исследования были направлены на установление таксономического состава ископаемых

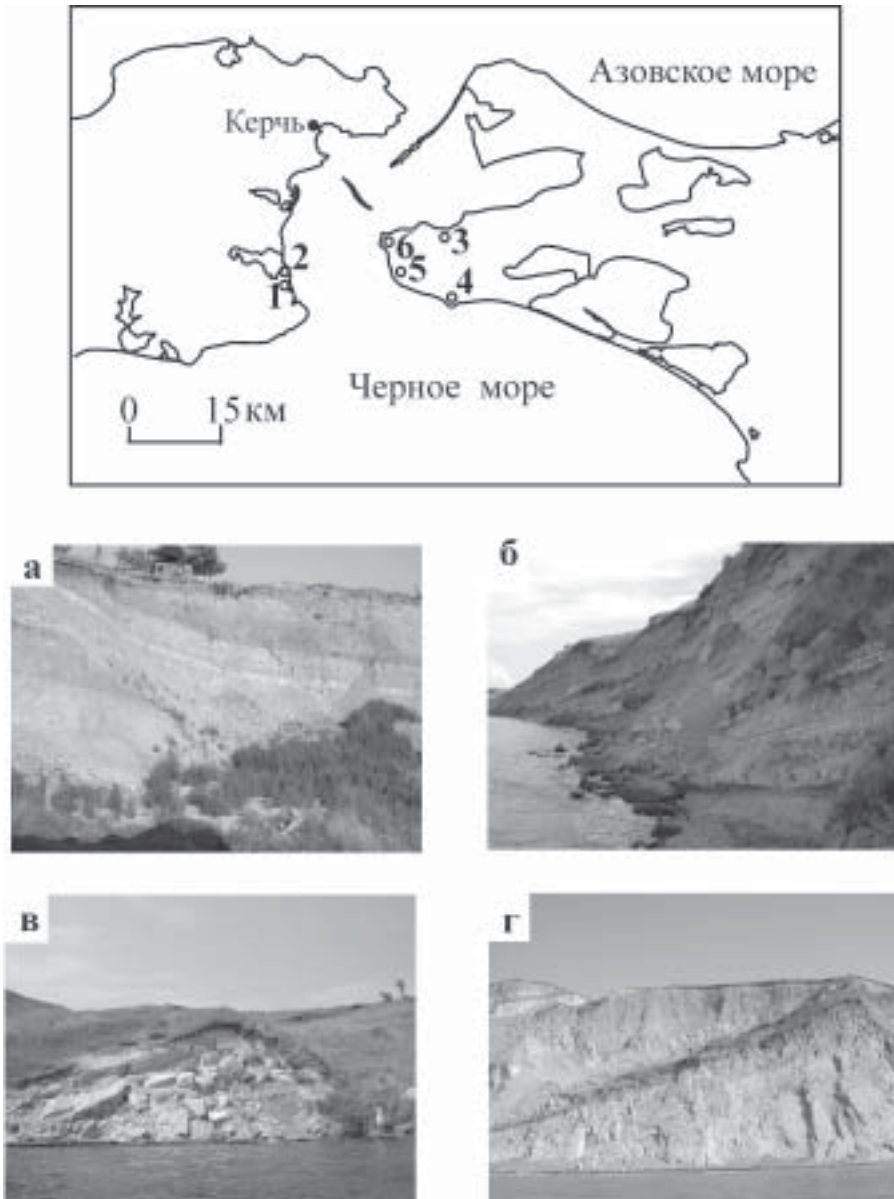


Рис. 1. Схема расположения изученных разрезов верхнемиоценовых отложений Керченского и Таманского полуостровов: 1 — с. Заветное, 2 — Яныш-Такыл, 3 — ст. Тамань, 4 — м. Железный Рог, 5 — м. Попов Камень, 6 — м. Тузла. Отдельные обнажения толщ: а — нижнего мэотиса (с. Заветное), б-г — верхнего мэотиса (Яныш-Такыл, ст. Тамань, м. Железный Рог соответственно).

диатомовых водорослей, выделение характерных комплексов флоры и создание региональной зональной стратиграфической шкалы неогена по диатомеям.

В рамках данной работы впервые изучение диатомовой флоры из верхнемиоценовых отложений Керченско-Таманского региона осуществлялось на основе детальных ли-

тологических исследований, с учетом цикличности толщ и событийности осадконакопления. Для получения более достоверных палеогеографических построений были проанализированы палеоценозы диатомей различных фациальных обстановок.

Изучение проводилось по 6 разрезам Керченского (с. Заветное, Яныш-Такыл) и Таманского (м. Тузла, м. Попов Камень, ст. Тамань, м. Железный Рог) полуостровов. За основу исследований были выбраны верхнемиоценовые диатомосодержащие отложения разрезов с. Заветное и Яныш-Такыл (вблизи оз. Тобечик), а также ст. Тамань и м. Железный Рог (рис. 1), позволяющие наиболее достоверно проводить сравнительный анализ комплексов ископаемых диатомей рассматриваемого региона. Эти толщи характеризуются достаточно хорошей обнаженностью, шириной представленных возрастных интервалов (верхи сармата, мэотис, понт, киммерий), относительной непрерывностью разрезов и фациальной контрастностью отложений. Верхнемиоценовые отложения, вскрытые в районе с. Заветное и Яныш-Такыл, накапливались в мелководной обстановке (верхняя сублитораль), а аналогичные толщи, развитые в окрестностях ст. Тамань и м. Железный Рог, формировались в более глубоководных условиях (верхняя и нижняя сублитораль). В первую очередь изучался фактический материал из прослоев диатомитов, пачек глинистых диатомитов и диатомовых глин.

Событийность позднемиоценового диатомового осадконакопления

Проведенные исследования позволили получить новые данные о составе и характере распределения диатомей в отложениях верхнего миоцена Керченско-Таманского региона, а также выявить особенности диатомового осадконакопления в рассматриваемой части палеобассейна в конце сармата, мэотисе и понте (Ростовцева, Козыренко, 2006) (рис. 2).

В конце сармата, на завершающей стадии накопления глинистых отложений катерлезских слоев¹, в пределах описываемого участка Еникальского пролива преобладали морские и солоноватоводно-морские виды диатомовых водорослей, представленные в основном бентосными формами (*Achnanthes brevipes* Ag., *Synedra fasciculata* (Ag.) Kutz., *Rhopalodia musculus* (Kutz.) O. Mull., *Surirella maeotica* Pant., *Dimerogramma minor* (Greg.) Ralfs и др.). Широкое распространение бентосных диатомей в составе позднесарматской флоры свидетельствует о развитии в это время в палеобассейне небольших глубин (верхи нижней сублиторали и мельче). Отсутствие или локальное распространение планктонных диатомовых водорослей, а также обломочный характер диатомовой флоры подтверждает наличие достаточно мелководной обстановки осадконакопления и указывает на периодическое активное действие волнения и различных подводных течений, способствующих взмучиванию и конседиментационному переотложению донных осадков. По преобладанию среди диатомовых обрастателей и свободно живущих в обрастаниях форм предполагается существование в водоеме обширных участков дна с густыми зарослями водорослей-макрофитов, отличающихся качественным составом микрофитоценозов. На площади выделяются комплексы диатомей с господством *Achnanthes brevipes* (разрез ст. Тамань, м. Железный Рог), *Synedra fasciculata* (разрез м. Попов Камень) и присутствием *Dimerogramma minor* (разрез с. Заветное). Высокое содержание тихопелагического (полубентического) вида *Paralia sulcata* (Ehr.) Cl. в изучаемых верхнесарматских отложениях Керченского полуострова позволяет реконструировать в этой области

¹ В статье использованы подразделения унифицированной региональной схемы неогеновых отложений южных регионов европейской части России (Объяснительная записка..., 2004), утвержденной МСК в 2004 г.

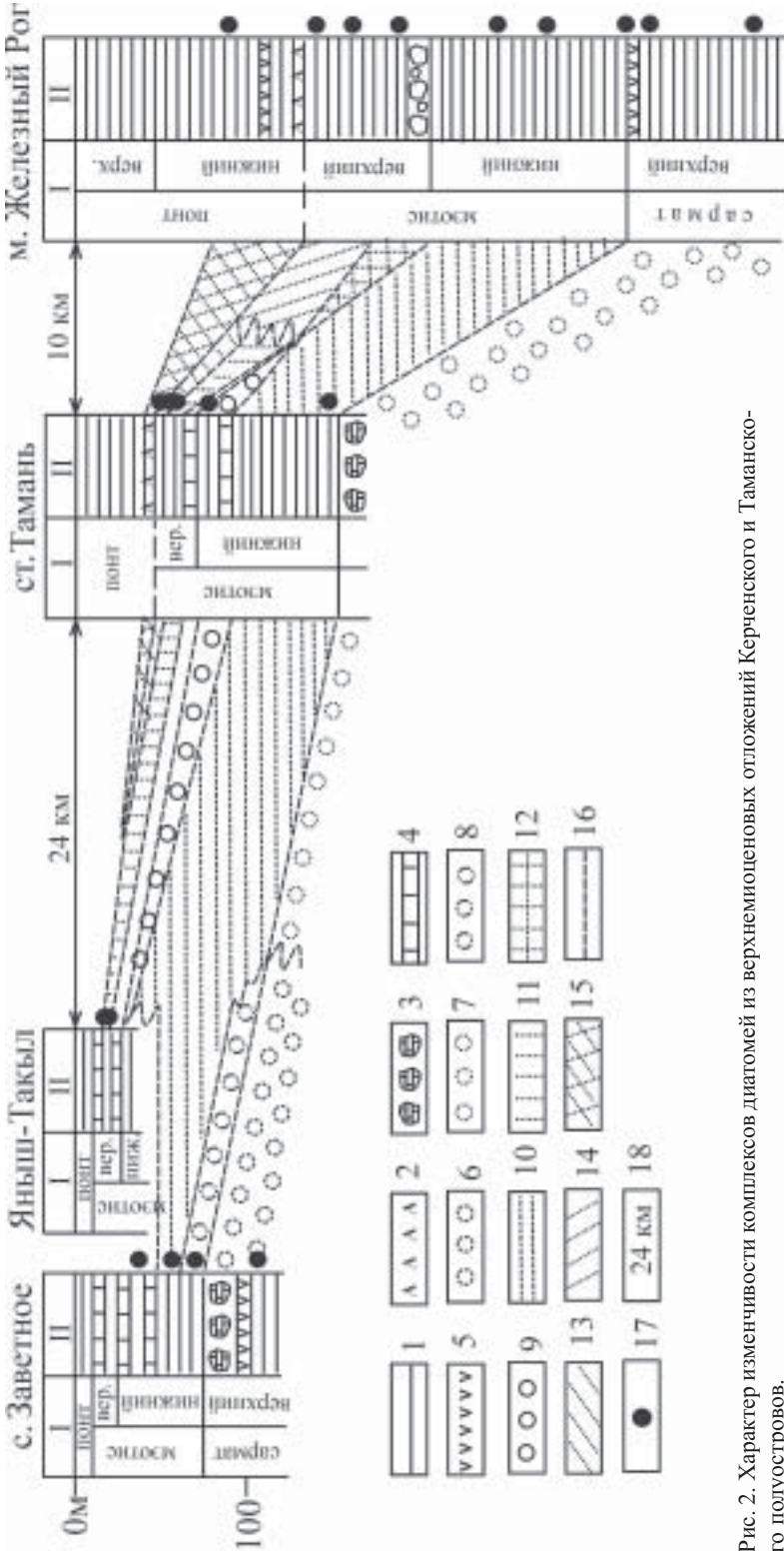


Рис. 2. Характер изменчивости комплексов диатомей из верхнемиоценовых отложений Керченского и Таманского полуостровов.

I — возраст; II — литологическая колонка. Условные обозначения: 1-5 — типы пород: глины и диатомиты (1), диатомиты с обилием *Actinoscyclus ostonarius* (2), известняки мшанковые (3) и оолитовые, раковинные, тонкозернистые (4), вулканический пелел (5); 6-15 — комплексы диатомей с преобладанием: морского тихоокеанического *Paralia sulcata* (6), солоноватоводно-морского бентосного *Actinanthus brevipes* (7), морского тихоокеанического *Actinorhynchus senarius* (8), солоноватоводно-морского бентосного *Surtrella fastuosa* (9), планктонных морских и солоноватоводных видов рода *Thalassiosira* (10), вымершего *Cymatosira savchenkoi* (11), пресноводных планктонных видов родов *Cyclostephanos* и *Cyclotella* (12), вымершего *Raphoneis maotica* (13), морского планктонного *Coscinodiscus radiatus* (14), эвригалинного *Actinoscyclus ostonarius* (15); 16 — предполагаемые границы распространения сообществ диатомей; 17 — места отбора отдельных образцов; 18 — расстояние между разрезами.

бассейна развитие более спокойных (затишных) по сравнению с другими участками водоема гидродинамических условий седиментации. Присутствие пресноводных видов (*Aulacosira praegrnulata* (Jouse) Simonsen и др.) в составе позднесарматской диатомовой флоры свидетельствует о поступлении в бассейн речных вод.

Согласно Л.Б. Ильиной и др. (1976), особенности позднесарматской фауны моллюсков указывают на замкнутый и полуморской характер бассейна, с соленостью вод не менее 5–8 ‰. Данные, полученные о составе позднесарматской диатомовой флоры, характеризующейся преобладанием морских полубентических и солоноватоводно-морских бентических видов диатомей и заметным содержанием пресноводных диатомовых, в целом согласуются с этими представлениями. Осадконакопление в конце позднего сармата происходило в условиях мелководного опресненного морского бассейна, местами сильно заросшего водной растительностью, с нестабильным гидродинамическим режимом.

В начале мэотиса состав диатомовой флоры изменился. В это время в пределах Таманского полуострова возникли обстановки седиментации, благоприятные для широкого распространения планктонных морских и солоноватоводных форм из родов *Thalassiosira* Cl. и *Chaetoceros* Ehr., обогативших ранее господствующую здесь бентосную флору. Среди бентосных форм большое значение приобрели обитатели грунтов – представители рода *Nitzschia* Hass (*N. panduriformis* Greg., *N. sigma* W. Sm. и др.). Такая смена сообществ диатомей в рассматриваемом районе, скорее всего, была связана с проявлением раннемэотической трансгрессии, принесшей планктон в пелагиаль, а также с увеличением глубин в палеобассейне.

На Керченском полуострове при развитии другого вида-доминанта продолжилось отмеченное еще в конце позднего сармата преобладание в составе кремневой флоры тихопелагических форм диатомей (разрез с. Заветное). Фитобентос по-прежнему оставался многочисленным и отличался большим богатством видов. Установившиеся в водоеме новые бионические условия здесь привели к обилию *Actinocyclus senarius* (Ehr.) Ehr., появлению истинно планктонных морских форм (родов *Coscinodiscus* Ehr. и *Chaetoceros*) и большому качественному разнообразию диатомовой флоры.

Высокая численность планктонного рода *Thalassiosira*, наличие в составе флоры планктонных видов рода *Chaetoceros* и единичных створок океанического *Coscinodiscus asteromphalus* Ehr. указывают на трансгрессивное поступление морских вод в раннемэотической бассейн. Относительно глубоководные условия осадконакопления (нижняя сублитораль) существовали в пределах Таманского полуострова. На территории же Керченского полуострова были распространены достаточно мелководные (верхи нижней сублиторали) обстановки седиментации с широким развитием фитобентоса, с участками дна, заросшими водной растительностью, и присутствием среди диатомовых-образателей в качестве доминирующих видов *Grammatophora spinosa* Pr.-Lavr. и *Dimerogramma minor*. Наличие створок пресноводных форм диатомовых водорослей (*Opephora martyi* Herib., *Cocconeis disculus* var. *diminuta* (Pant.) Sheshuk. и др.) свидетельствует о поступлении в водоем пресных вод.

К середине раннего мэотиса в описываемой части палеобассейна как на Керченском, так и на Таманском полуострове, среди диатомей установилось господство планктонных морских и солоноватоводных форм, представленных в основном видами рода *Thalassiosira*, в меньшей степени рода *Chaetoceros* (рис. 3, а). Сопутствующими формами являлись бентосные виды диатомовых водорослей, которые встречались в мелководных областях, а в наиболее глубоководных участках (м. Попов Камень) водоема практически отсутствовали. Среди фитобентоса в пределах Керченского полуострова преобладали морские и солоноватоводные формы диатомей, живущие в обрастаниях и свободно среди

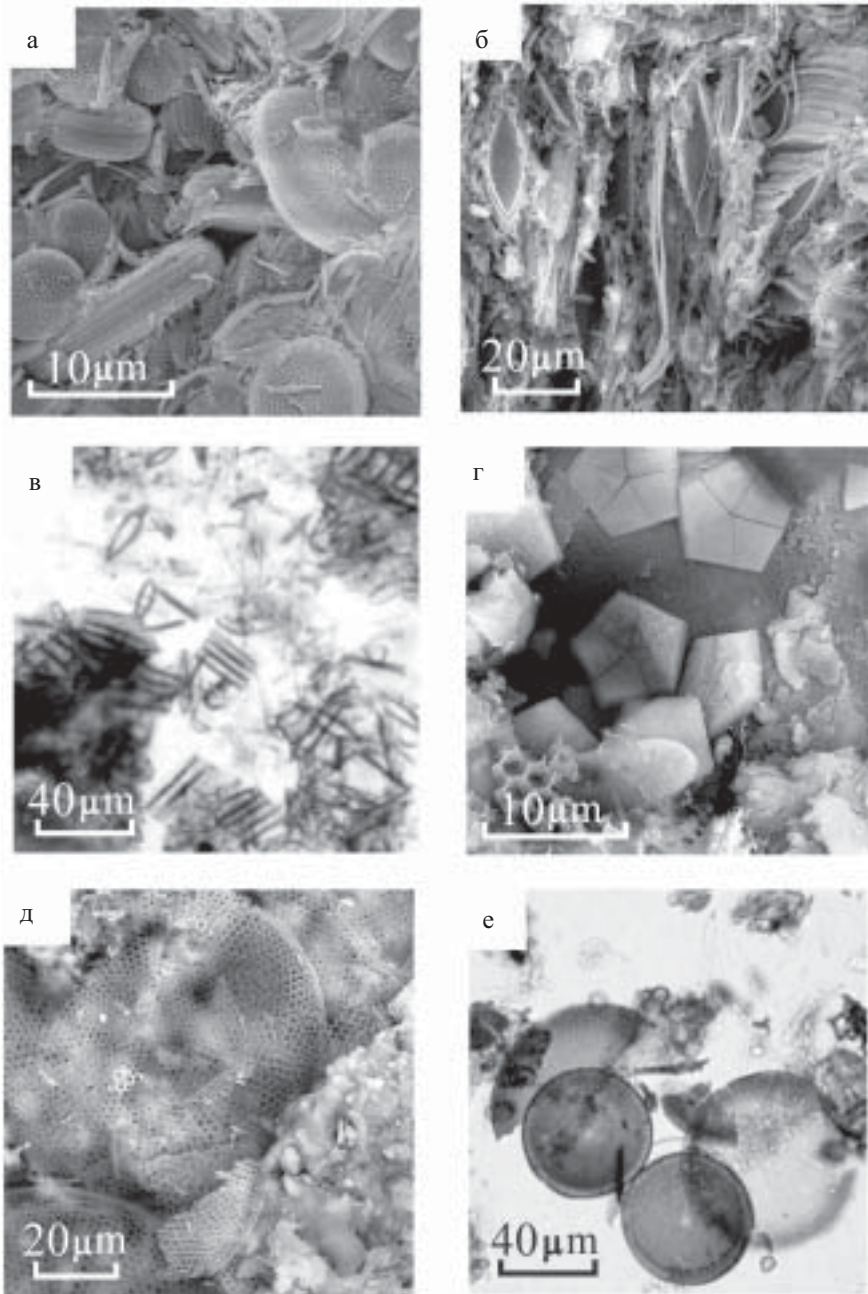


Рис. 3. Микрофотографии диатомей и наноплактона из изученных верхнемiocеновых отложений Таманского полуострова.

а — диатомит с обилием видов рода *Thalassiosira* (м. Железный Рог, нижний мэотис); б–в — диатомит с *Symbiosira savchenkoii* (м. Тузла, верхний мэотис); г–е — глинистый диатомит (м. Железный Рог, верхний мэотис) с *Braarudosphaera bigelowii* (г) и *Coscinodiscus radiatus* (д, е).

обрастаний (*Biddulphia tuomeyi* (Bail.) Roper + var. *tridentata* (Ehr.) Jouse, *Amphora proteus* Greg. и др.). На Таманском полуострове среди бентосных видов широким распространением пользовались морские и солоноватоводные обитатели грунтов: *Navicula digitoradiata* (Greg.) A.S., *Nitzschia panduriformis*, *N. sigma* и др. В бассейне в целом сохранилась установившаяся в самом начале мэотиса общая направленность увеличения палеоглубин. Гидродинамические условия, существовавшие в первой половине раннего мэотиса, были благоприятны для захоронения створок диатомовых водорослей. Повсеместное господство среди диатомей планктонных форм, выявленное в водоеме в этот период времени, объясняется, по-видимому, усилившимся влиянием раннемэотической трансгрессии морских вод.

Во второй половине раннего мэотиса отмечается очередное площадное перераспределение сообществ диатомей. На Керченском полуострове в изучаемых толщах верхней части нижнего мэотиса диатомовые водоросли отсутствуют или содержатся в незначительном количестве. В отложениях встречаются битые створки преимущественно морских бентосных видов диатомей (*Biddulphia tuomeyi* и др.). В это время в рассматриваемом районе осаждение глинистых осадков сменилось накоплением детритовых и оолитовых известняков, формирующихся в результате волновой деятельности. Возникшие гидродинамические условия были неблагоприятными для обитания диатомовой флоры. Смена режима осадконакопления была связана с начавшимся обмелением этой части палеобассейна, вызванного проявлениями орогенеза, ростом подводных поднятий, обусловленным, по-видимому, действием в Горном Крыму восходящих тектонических движений. На Таманском полуострове диатомовое осадконакопление продолжилось, но развитие сообществ диатомей было неоднородным. В более глубоководных (нижняя сублитораль) и удаленных от Керченской части участках водоема (м. Железный Рог) по-прежнему преобладали ранее существовавшие здесь планктонные виды диатомей. Обмеление сказалось на росте численности и разнообразии бентосных форм диатомовой флоры. В смежных с Керченским полуостровом частях палеобассейна (ст. Тамань) стали доминировать бентосные виды диатомей, представленные преимущественно морскими и солоноватоводными формами: *Surirella fastuosa* Ehr., *Diploneis notabilis* (Grev.) Cl., *Navicula humerosa* Vreb. и др. Планктонные виды (родов *Thalassiosira* и *Chaetoceros*) диатомовых водорослей были распространены в меньшей степени. Накопление осадков здесь происходило в пределах нижней и низов верхней сублиторали, в условиях конседиментационного перетолжения донных осадков (Ростовцева, Гончарова, 2005, 2006). Присутствие пресноводных форм диатомовых водорослей (*Diatomella balfouriana* Grev., *Cocconeis placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl., *Aulacosira praegranulata*) указывает на приток речных вод в это время в водоем. Заметные содержания *Biddulphia tuomeyi* и *Diploneis notabilis* свидетельствуют о распространении в бассейне теплых морских вод.

В раннем мэотисе, в целом, осадконакопление протекало на фоне трансгрессии морских вод, вызванной восстановлением связи Восточного Паратетиса с водами Мирового океана. Поступление морских вод в рассматриваемом бассейне отразилось на составе диатомовой флоры, приведя к широкому распространению планктонных сообществ диатомей, среди которых встречались морские формы *Coscinodiscus asteromphalus*, *Chaetoceros danicus* Cl., *Thalassiosira eccentrica* (Ehr.) Cl. и др. В конце раннего мэотиса осадконакопление во многом определялось особенностями тектонического развития региона, проявлением орогенеза, обмелением Керченской части палеобассейна и возникновением в этой области водоема неблагоприятных условий для осаждения диатомовых осадков. Соленость раннемэотического моря в пределах Эвксино-Каспия,

основываясь на анализе моллюсков, могла достигать 13–18 % (по Ильиной и др., 1976), что также подтверждается составом диатомовой флоры.

В начале позднего мэотиса произошла резкая смена обстановок седиментации. В районе м. Железный Рог в основании верхнего мэотиса выделяется комплекс диатомей с численным преобладанием пресноводных видов, свидетельствующий о значительном опреснении водоема и интенсивном поступлении речных вод. Пресноводные диатомовые водоросли представлены планктонными формами: видами родов *Cyclostephanos* Round (*C. sp.sp.*) и *Cyclotella* Kutz. (*Cyclotella aff. temperiana* (Log.) Log. и др.), в меньшей степени бентосными формами: видами рода *Epithemia* Breb. (*E. turgida* (Ehr.) Kutz., *E. sorex* Kutz., *E. hyndmannii* W. Sm. и др.). Формирование этого диатомового сообщества, по-видимому, было связано с проявлением активной деятельности рек, русла которых выдвинулись в сторону моря в самом начале позднего мэотиса. По периферии подводных речных выносов, в области насыщенной питательными веществами и отличающейся меньшей мутностью вод возникали благоприятные условия для обитания различных по экологии диатомовых водорослей. Здесь происходило смешение пресных и более соленых вод, обуславливающее существование в составе единого сообщества морских, солоноватоводных и преобладающих в этом фитоценозе пресноводных форм диатомей. Опреснение рассматриваемой части водоема могло быть вызвано проградацией русла палео-Дона, что косвенно подтверждается наличием в северо-восточных областях Таманского полуострова (в пределах Анастасиевско-Троицкой, Курчанской разведочных площадей) в отложениях верхнего мэотиса мощных горизонтов мелкозернистых авандельтовых песков, сложенных платформенным терригенным материалом.

В результате значительного опреснения позднемэотического бассейна сформировался солоноватоводный комплекс моллюсков, указывающий на возможную соленость вод около 5–10 ‰ (по Ильиной и др., 1976).

В отложениях низов верхнего мэотиса на Керченском полуострове (Яныш-Такыл) и в западной части Таманского полуострова (ст. Тамань, м. Тузла) выявлено развитие другого комплекса диатомей, с обилием *Cymatosira savtchenkoii* Pr.-Lavr. и высокой численностью морских и солоноватоводных планктонных видов родов *Thalassiosira* и *Chaetoceros* (рис. 3, б, в). В этом фитоценозе бентосные формы диатомей, отличающиеся высоким разнообразием, встречаются в меньших количествах. Широкое распространение среди фитобентоса обрастателей и живущих среди обрастаний форм (*Grammatophora spinosa*, *Dimerogramma minor* и др.) свидетельствует о наличии в рассматриваемой части водоема в это время богатой подводной (сублиторальной) растительности. По заметному содержанию в составе диатомовых обитателей грунтов реконструированы более глубоководные обстановки осадконакопления в пределах Таманского полуострова. По присутствию морских форм диатомей *Chaetoceros danicus*, *Dimerogramma minor* и др., а также, согласно данным Э.П. Радионовой и Л.А. Головиной (Radionova, Golovina, 2004), наличию океанических видов *Azpetia komurae*, *Thalassiosira trifulta*, *Nitzschia miocenica*, *N. prolongata* и нанопланктона *Coccolithus pelagicus* и *Reticulofenestra* sp., а также *Braarudosphaera bigelowii*, предполагается, что формирование этого сообщества диатомей было связано с кратковременными поступлениями («заплесками») морских вод в солоноватоводный позднемэотический бассейн (Ростовцева, Гончарова, 2005, 2006) (рис.3, г). Толщи верхнего мэотиса отличаются циклическим строением, подчеркнутым неоднократным развитием пачек диатомовых осадков. В цикличности слоев глинистых диатомитов отражается периодичность кратковременных поступлений в водоем морских вод, не меняющих солоноватоводный характер бассейна. Влияние притока морских вод, прежде всего, сказывалось на видовом составе микрофлоры и

было незаметным или отражалось в последнюю очередь на сообществах макрофауны, что до сих пор отмечено лишь на Керченской полуострове и в Грузии (Рионский залив) (Невесская и др., 1986; Щерба и др., 2001). Подпрудживание описываемой части водоема сначала пресными водами рек, а затем кратковременные поступления морских вод создавали благоприятные условия для широкого распространения планктонных диатомей. Возможно, с особыми биологическими условиями, возникшими в результате кратковременного проникновения морских вод в солоноватоводный бассейн была связана вспышка формообразования *Cyrtosira savtchenkoi*.

В конце позднего мзотиса в описываемом палеобассейне на Керченском полуострове диатомовое осадконакопление практически прекратилось. В это время здесь возобновилось формирование известковых детритовых отложений. Установившаяся высокая подвижность вод препятствовала образованию диатомовых осадков. На территории Таманского полуострова обитали сообщества диатомей с доминирующими видами *Rhaphoneis maeotica* (Milov.) Sheshuk. et Gleser. (ст. Тамань) и *Coscinodiscus radiatus* Ehr. (м. Железный Рог) (рис.3, д, е). Господство и широкое развитие морских планктонных форм диатомей (*Coscinodiscus radiatus* и др.) свидетельствует об усилившемся влиянии на осадконакопление морских вод, периодически проникающих в позднемзотический бассейн.

В раннем понте возникли особые условия, наиболее благоприятные для развития моновидового комплекса диатомей с *Actinocyclus octonarius* Ehr. Диатомовое осадконакопление проявилось только в пределах Таманского полуострова. В направлении от м. Железный Рог в сторону ст. Тамань наблюдается резкое сокращение мощности слоев, содержащих *Actinocyclus octonarius*. На Керченском полуострове в изучаемых отложениях понта диатомовая флора не обнаружена. Моновидовой состав диатомовой флоры, по-видимому, является отражением установившихся в начале понта биологических условий, способствующих расцвету только одной эвригалитной формы диатомей и не подходящих для обитания большей части диатомовых. На последующих этапах развития рассматриваемого бассейна диатомовые осадки не накапливались.

Выводы. Верхнемиоценовые отложения Керченско-Таманского региона отличаются неоднородным составом и неравномерным распределением комплексов диатомей, отражающих изменчивость существовавших в прошлом фациальных обстановок. Наиболее полно диатомовой флорой охарактеризованы верхнемиоценовые толщи Таманского полуострова (разрезы ст. Тамань и м. Железный Рог), где преобладали в основном относительно глубоководные (нижняя сублитораль) условия седиментации. В пределах Керченского полуострова в изучаемых отложениях верхов нижнего и верхнего мзотиса, а также понта диатомовые водоросли отсутствуют или встречаются в незначительном количестве. Диатомовое осадконакопление в этой части бассейна (разрез с. Заветное) прерывалось из-за значительного обмеления водоема и возникновения гидродинамического режима, неблагоприятного для обитания микрофлоры. Бентосные сообщества диатомовых наиболее широко были распространены в конце сармата, повсеместное доминирование планктонных форм диатомей отмечается в середине раннего и в начале позднего мзотиса. В основании верхнемзотических отложений в единственном разрезе м. Железный Рог выявлен комплекс диатомовых водорослей с численным преобладанием пресноводных видов. По составу микрофлоры установлено, что формирование прослоев чистых диатомитов связано с обильным развитием планктонных видов диатомей. Прослой чистых диатомитов в исследуемом районе являются показателем распространения в бассейне относительно глубоководных обстановок седиментации (в основном в преде-

лах нижней сублиторали). Влияние притока пресных вод на характер диатомового осадконакопления было более существенным на Таманском полуострове.

В конце сармата накопление изучаемых диатомосодержащих отложений происходило в условиях мелководного, опресненного морского бассейна, местами сильно заросшего водной растительностью, отличающейся составом микрофитоценозов, при нестабильном режиме вод. Широкое распространение в описываемом водоеме в начале раннего мэотиса планктонных морских и солоноватоводных видов диатомей было обусловлено действием морской трансгрессии, проявившейся при восстановлении связи Восточного Паратетиса с водами Мирового океана. Во второй половине раннего мэотиса обстановки седиментации определялись в большей степени тектоническим развитием рассматриваемого региона, проявлением орогенеза, обмелением Керченской части палеобассейна и прекращением в этой области водоема диатомового осадконакопления. В самом начале позднего мэотиса произошло значительное опреснение описываемого бассейна, что нашло отражение в формировании смешанного (с присутствием пресноводных, солоноватоводных и морских видов) по экологическому составу комплекса диатомей. С кратковременными поступлениями морских вод в солоноватоводный позднемэотический бассейн было связано распространение сообществ диатомей с обилием *Symatosira savtchenkoi*, господством морских планктонных форм диатомей. В цикличности верхнемэотических диатомовых отложений отражается периодичность проникновений морских вод. Кратковременный приток морских вод в конце мэотиса был более заметным. С установившимися в результате смены режима седиментации особыми условиями обитания было связано развитие моновидового комплекса диатомей с *Actinocyclus octonarius* в самом начале понта.

Авторы выражают искреннюю признательность Т.К. Жаковщиковой, И.А. Гончаровой, М.Н. Щербаковой, Л.А. Головиной, Э.П. Радионовой, А.П. Ольштынской, Н.И. Стрельниковой, С.В. Попову за ценные консультации и содействие в исследованиях. Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП “Интеграция” ЭО198/671 в рамках тематических исследований, проводимых кафедрой литологии и морской геологии МГУ на Таманском полуострове.

Литература

- Александрова Е.С. 2001. Материалы к позднемиоценовой диатомовой флоре Таманского полуострова // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. № 19. С.105–108.
- Жузе А.П. 1949. Диатомовые третичных отложений // Диатомовый анализ. Л.: Госгеолгиздат. С.114–152.
- Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Парамонова Н.П. 1976. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии (поздний миоцен – ранний плиоцен). М.: Наука. С. 125–147.
- Козыренко Т.Ф., Радионова Э.П. 2002. Возможности использования диатомей для создания региональной зональной шкалы неогена (на примере верхнемиоценовых отложений Таманского п-ва) // Методические аспекты палинологии: X Всерос. палинол. конф. М. С. 112–113.
- Куличенко В.Г., Ольштынская А.П. 1980. Микрофлористическая характеристика верхнемиоценовых отложений юга Украины // Геол. журн. Т. 40. № 6. С. 136–140.
- Макарова И.В. 1960. К флоре диатомовых водорослей неогена Таманского полуострова // Вестн. ЛГУ. Вып. 1. № 3. С.79–89.
- Миссуна А.Б. 1913. Beitrag zur Kenntniss der fossilen Diatomeen Sudrusslands // Сборник в честь двадцатипятилетия научной деятельности Владимира Ивановича Вернадского. М. С.1–39.

- Невеская Л.А., Гончарова И.А., Парамонова Н.П. и др. 1986. История неогеновых моллюсков. М.: Наука. 208 с.
- Объяснительная записка к унифицированной региональной стратиграфической схеме неогеновых отложений Южных регионов Европейской части России 2004. / Л.А. Невеская и др. М.: ПИН РАН. С. 38–42.
- Прошкина-Лавренко А.И. 1960. Новые и интересные диатомовые водоросли из мэотических отложений Причерноморья // Бот. матер. Отд. споров. раст. Т. 13. М-Л. С.54–66.
- Радионова Э.П., Головина Л.А. 2004. Новые данные по изучению диатомей и наннопланктона из мэотическо-понтических отложений Таманского полуострова // Проблемы стратиграфии фанерозою України. Київ: Гнозис. С. 180–182.
- Ростовцева Ю.В., Гончарова И.А. 2005. Литолого-стратиграфическое обоснование расчленения разреза верхнемиоценовых отложений (мэотиса-понта) у станицы Тамань (Таманский полуостров) // Біостратиграфічні критерії розчленування та кореляції відкладів фанерозою України, Київ: Гнозис. С. 251–256.
- Ростовцева Ю.В., Гончарова И.А. 2006. Литолого-палеонтологическая характеристика верхнемиоценовых отложений Таманского полуострова (на примере разреза станицы Тамань) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. № 1. С. 15–26.
- Ростовцева Ю.В., Козыренко Т.Ф. 2006. Особенности позднемиоценового диатомового осадконакопления в Керченско-Таманском прогибе // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. № 4. (в печати).
- Савченко А.С. 1911. Ископаемые диатомовые водоросли Таманского полуострова // Известия киевск. студенческого кружка исследователей природы. Киев. Вып.1. С. 1–15.
- Щерба И.Г., Ильина Л.Б., Хондкариан С.О. 2001. Мэотический этап развития Восточного Паратетиса и его складчатого обрамления // Докл. РАН. Т. 381. № 5. С. 656–660.
- Pantocsek J. 1902. Die Bacillarien des Klebschiefers von Kertsch // Зап. СПб. минералог. общ. Сер.2. Ч. 39. Вып.2.
- Radionova E.P., Golovina L.A. 2004. New diatom and nannofossil records from the Maeotian — lowermost Pontian deposits of the Tamanskii Peninsula (Black and Azov Sea) / Uss. 4 Internat. congress. Environment and Identity in the Mediterranean. The Messinian Salinity crises revisited. Abstr., Corte, July 19–25. P. 73.

УДК [111+141.155] : [551+57.01]

Стратиграфия и палеонтология как науки исторические: взгляд «сверху»

С.С. Лазарев

Палеонтологический институт РАН, Москва
E-mail: marianna@paleo.ru

Феноменальный мир, в который погружены мы (рефлексирующая материя), есть материализация разнообразнейших процессов как нескончаемой череды относительно стабильных состояний с состояниями хаоса. Интенсивность процессов, составляющих «объекты» разных наук, очень разная. Эволюция Вселенной начиналась с появления дофеноменального мира — мира физических «процессов», мира отношений («числа» в самом широком смысле), мира идеального и вечного в масштабе Вселенной как наследия исходно идеального (если угодно, Божественного) и непроцессуального Первоначала. С этими еще ненастоящими (монотонными) «процессами» — фундаментом феноменального Бытия — связана самая точная наука физика с ее физическим (по сути, математическим) временем (t) — временем Ньютона и Эйнштейна. Эволюция материи есть формирование все более сложных (неоднородных) и многообразных процессов. Эволюция науки в самых общих чертах повторила «филогенез» Бытия. Процессуальность Бытия и сознания — причина того, что в исторических науках нет и не может быть окончательных (абсолютных) истин. Такого рода относительность есть качественное непостоянство, т.е. нечто иное по сравнению с релятивизмом в физике. Эволюционно-философский подход к сложному (трехипостасному) понятию «время» объясняет бесперспективность не прекращающегося до сих пор стремления к точности, однозначности и окончательности в исторических науках.

Ключевые слова: бытие, сознание, наука, время, эволюция, стратиграфия, палеонтология.

*Всякое подлинное историческое рассмотрение
есть также подлинная философия,
иначе это будет просто накоплением фактов.*

О. ШПЕНГЛЕР

Необходимо новое философское удивление перед всем.
М.М. БАХТИН

Любые наши научные представления (кроме математических истин) всегда неокончательны (неабсолютны); они, как и все в нашем бытийном мире, подвержены изменению, развитию. Строго говоря, мы имеем дело не столько с объектами (и с понятиями), сколько с процессами. Эта статья о том, что для успешной эволюции знаний необходим не только взгляд «снизу» (со стороны исключительно фактологии), но и взгляд «сверху» (со стороны методологии и даже философии).

Если необходимость первого из них (фактология плюс формальная логика) вполне понятна и тривиальна, то взгляд «сверху» нередко рассматривается как второстепенный и даже необязательный. Здесь я попытаюсь обосновать противоположную точку зрения: взгляд «сверху» не менее необходим, чем взгляд «снизу»; оба взгляда взаимодополнительны для поддержания баланса в развивающихся науках, в данном случае — стратиграфии и палеонтологии (или шире — геологии и биологии). Наука — это не столько фактология, сколько ее осмысление (понятия и их эволюция) и, как отмечал А.А. Любищев, любому «монблану» фактов можно противопоставить «гималаи» других. Вся история науки есть переосмысление фактологии.

Взгляд «снизу» базируется главным образом на рецептивности, т.е. на чувственном восприятии объектов непосредственно; напротив, взгляд «сверху» призван использовать общую культуру познания, накопленную многовековой историей человеческого творчества. Впрочем, даже подход «снизу», т.е. изучение сугубо локальных и конкретных проблем в чистом виде невозможен: любой исследователь всегда смотрит на конкретные объекты не пустыми глазами. Предвзятость (определенная субъективность) неизбежна, все дело в характере этой предвзятости — в общекультурном багаже. Смее утверждать, что научный сотрудник, не интересующийся методологическими проблемами своей науки — узкий и часто самодовольный ремесленник.

Конечно, рост детализации исследования сам по себе способствует не только расширению, но и углублению понимания соответствующих объектов-процессов. Однако новые глубины открываются только тому, кто в состоянии «воспарить» над фактологией. До сих пор не прекращаются попытки обвинить А. Эйнштейна в плагиате: ведь математическая сторона СТО уже была подготовлена работами А. Пуанкаре, Х. Лоренца и др. Но именно самый общий взгляд «сверху» позволил Эйнштейну понять и обосновать философский смысл физического релятивизма.

Ниже я попытаюсь объяснить необходимость не столько «стереоскопического» (рецептивно-ментального) видения научных проблем, что для большинства и так очевидно, сколько необходимость методолого-философского подхода к научной проблематике. Последнее становится особенно важным сейчас, когда мы все поставлены в условия «не до жиру». В нашей стране философия была дискредитирована длительной монополией марксизма-ленинизма. Сейчас все можно, но у молодых специалистов уже нет времени «поднять голову» — нужно «рыть землю», нужно выживать. Проще сделать красивую компьютерную презентацию: ведь очень полезная компьютерная эстетика может заслонить или даже заменить все остальное. Компьютер имеет одно несомненное достоинство — он экономит время.

Кстати, для стратиграфов (не только молодых) философский вопрос «что есть время?» оказался роковым, поскольку многим из них он кажется надуманным, а ответ на него очевидным: ведь в стратиграфии есть время и абсолютное, и относительное — все как у физиков. Итог печальный. Вы не ошиблись, если подумали: автор имеет в виду хроностратиграфию. Впрочем, не только хроностратиграфию.

Итак, набираем максимальную высоту, чтобы увидеть проблемы нашего исторического Бытия с почти вневременного («божественного») «колеса обозрения», имя которому философия.

Общая аксиоматика взгляда «сверху»

Все цепочки причинно-следственных связей в разных науках сходятся на проблемах их методологии, но первоисточник (место их схождения) и первопричину нужно искать еще выше — в самых общих проблемах философии. Какой-либо одной, общепри-

нятой философии не существует, поэтому очень важно «угадать» такую первооснову (аксиоматику), которая была бы для многих самоочевидной.

Такая аксиоматика, по-моему, может быть основана на одном самом общем и очевидном свойстве нашего материального (бытийного) мира — на его процессуальности: все окружающие нас вещи (феномены) не обладают абсолютной стабильностью — все меняется, все имеет историю, начало и конец. В этом смысле М. Хайдеггер (1993) приравнял Бытие и Время (время процессуальное). Процессуальность всего, что составляет наше Бытие, означает временность, конечность и относительность — три ипостаси бытийной процессуальности, которые были приняты ранее (Лазарев, 2004 и др. статьи) в качестве аксиом для того, чтобы отличать сущности бытийные от небытийных (инобытийных), божественных¹.

Мы не можем знать, что такое Инобытие (Бог), но можем выразить некое представление о нем в апофатической форме. Так мы получаем три антиномии-аксиомы, разграничивающие бытийные и небытийные сущности: временное – вечное, конечное – бесконечное, относительное — абсолютное. Или иначе: все, что относится к Бытию, временно, а значит, конечно и относительно; наоборот, вечное, бесконечное и абсолютное — три ипостаси запредельного Инобытия.

Эту общую аксиоматику полезно иметь в виду даже для того, чтобы не «изобретать» для разных наук свои параллельные принципы: презумпция одновременности (Мейен, 1974) и презумпция достоверности филогенетических реконструкций (Расницын, 1988) становятся очевидными (и «гомологическими») следствиями аксиомы относительности Бытия. Любые научные положения (даже строгие законы в физике) презумпционны, т.е. относительны. Уже это показывает, что «заоблачные высоты» философствования имеют отношение к методологическим, а в конечном итоге и к практическим проблемам конкретных наук. Например, для меня (нефизика) невидимая квантованность («зернистость») материального микромира очевидна, если я руководствуюсь аксиомой конечности; или, например, из трех конечных вариантов истории раздувающейся Вселенной (Линде, 1985) приемлемым может быть только вариант замкнутой (а значит — конечной) Вселенной.

Еще Зенон Элейский своими парадоксальными загадками-апориями продемонстрировал по существу несовместимость свойств Бытия и Инобытия или точнее – незаконность перенесения инобытийных свойств (непрерывность, бесконечность) на бытийную процессуальность. Принятие трех аксиом делает несостоятельной «безупречную» логику зеноновских загадок². Обратное наложение привычных нам понятий на инобытийные сущности тоже приводит к абсурду: «Точка, линия, окружность и шар есть в бесконечности одно и то же» (Лосев, 1994).

Ситуация в современной стратиграфии (хроностратиграфии), если смотреть на нее с «философских высот», аналогична зеноновским «фокусам» совмещения в единой модели (МСШ) двух принципиально различных понятий, фигурирующих под одним названием «время», но имеющих отношение в одном случае к Бытию, а в другом — к Инобытию. Ахиллес был обречен на неподвижность логикой Зенона; стратиграфию, в случае успешного завершения аналогичного проекта, ожидает тот же недуг.

¹ Здесь не место обсуждать проблему разграничения запредельных понятий «Небытие – Инобытие» или «Абсолют – Бог»; об этом см. Лазарев, 2006б.

² Зеноновские парадоксы показывают также, что безупречная логика может вступать в явное противоречие со здравым смыслом жизненного опыта: никто не будет сомневаться в том, например, что Ахиллес догонит черепаху.

Истина и истины для булгаковских Иешуа и Пилата — разные понятия: Иешуа сам Истина (единая и абсолютная), у Пилата — множество противоречивых (относительных) истин. То же относится к понятиям «Время» (единое, универсальное) и «время» (множество противоречивых времен-процессов). Первое из них — непрерывная и однородно монотонная длительность, модель которой — прямая линия как «кусок» («вырезка») бесконечной инобытийной Вечности, второе — качественно неоднородная процессуальность, модель которой — ступенчатость, отражающая разномасштабную этапность соответствующего процесса (Лазарев, 2002, 2004). Таким образом, диалог Иешуа и Пилата демонстрирует в художественной форме несовместимость Вечности (абсолютной) и Времени (относительного, бытийного).

Проблема объективности научного познания

Уже из принятой аксиоматики следует, что научное сознание (познание), будучи процессом, не может стать стабильным (завершенным, окончательным) и только в этом смысле оно лишено объективности. А раз так, то здесь уместнее использовать термин «относительность» (ипостась процессуальности), а понятие «объективность» — перенести на то первоначало, на ту триадную аксиоматику, которая обуславливает («запускает») всю процессуальность. Она есть условие процессов и условие объективности их познания, ибо здесь — начало всякой процессуальности: и онтологической, и гносеологической. Это изначальная, а потому высшая априорность, которая уже не требует вопроса «почему?»; на ней замыкается (исчезает) вся проблематика, приобретая абсолютный характер и сливаясь с категорией веры.

Понятие «объективность» стало для многих синонимом независимости изучаемых (наблюдаемых) объектов от нашего сознания (от наблюдателя): некая материальная данность, существующая независимо от наших суждений. Это, конечно же, так, но я надеюсь, никто не будет возражать, что каждое воспринимаемое нами явление (вещь) еще и непостоянно, а его онтологическая процессуальность — более общее и безусловное (безотносительное) свойство нашего мира (вещей), чем наблюдаемая (гносеологически зафиксированная) стабильность — мираж, который рано или поздно развеивается.

Стабилен, по-видимому, только дофеноменальный мир микрофизики (первооснова всех «вещей» — наследие Вечности), который вечен в масштабе Вселенной. Впрочем, элементарные частицы никто не видел непосредственно: это сущности, сконструированные сознанием. Наука имеет дело прежде всего с понятиями, в основе которых совсем не обязательно должно находиться нечто материальное (математика — наука о несуществующем, о небытийном, о безвременном — «божественная» наука).

Объективность сознания в «чистом виде» (объективность идеальная, абсолютная) может быть только объективностью вневременной (непроцессуальной), т.е. объективностью приложенной к объектам либо понятиям, лишенным внутренних противоречий (замкнутых). В материальном мире, строго говоря, существуют только процессы, в основе которых всегда находится противоречивость (неоднозначность). Каждый из нас в любой момент времени «абсолютно» объективен как объект, но если кинематографически вырезать разные, удаленные друг от друга «кадры» человека-процесса, то оплодотворенная яйцеклетка, зародыш, новорожденный и т.д. окажутся «разными объектами» одного процесса. То же самое относится к любой материальной объективности-относительности. Например, суждение «это — стол» приобретает статус безусловно истинного, если мы отбросим (редуцируем) всю предшествующую и последующую процессуальность данного «объекта» и сфокусируем все внимание на достаточно узком интервале времени существования

соответствующего «куска материи». Расширив временной интервал объекта – процесса, мы получаем разные «объекты», такие как, например, дерево или семя, из которого оно выросло; золу (после сжигания отслужившего стола) и т.п.

Любой процесс можно субъективно расчленить на объективно воспринимаемые этапы–объекты, так что временной объем этих этапов для разных субъектов может быть очень разным: «еще стол» в моем понимании может расцениваться как «уже мусор» в понимании моей жены. Аналогичная субъективность (точнее — относительность) в оценке процессуальности геологической летописи (расчленение и корреляция) ведет к нескончаемым дискуссиям среди стратиграфов и это нормально, если учесть, что растет объем стратиграфических признаков и меняются оценки их значимости. Ведь все это связано с познанием, которое тоже процесс.

Таким образом, в бытийном мире вещей (феноменов) объективна безусловно только сама процессуальность (историчность) — источник непостоянства и относительности. Все «объекты» материального мира есть следствие процессуальности и, как таковые, они всегда относительны. Поэтому понятие «относительность» есть третий (дополнительный) член антиномии «объективность – субъективность» в нашем процессуальном мире: объективна онтология процессуальности, но субъективна гносеология ее дискретного восприятия.

Только там, где онтологически нет процессуальности, появляется «призрак» безотносительности («абсолютная объективность» и жесткость научных законов). Таковы вневременные, идеальные истины математики (в них нет внутренних противоречий); почти таковы всемирные законы физики: рычаг Архимеда (провозвестника физики), законы Ньютона, законы квантовой механики и т.п. действуют везде и всегда, т.е. безотносительно. Но в исторических (процессуальных) науках, таких как геология и биология, ситуация принципиально иная. В них нет жестких законов, подобных физическим. Так, из более чем двадцати эмпирически установленных закономерностей эволюции органического мира (Раутиан, 1988) только правило перемежающегося равновесия имеет всеобщий характер, но оно отражает общую особенность процессуальности как таковой (любой процессуальности): череда стазисов с относительно краткими интервалами преобразований (общая модель — см. Лазарев, 2002, 2004).

Философский подход к триаде «объективность – субъективность – относительность» имеет самое непосредственное отношение к проблеме границ в палеонтологической и геологической летописи. Сложнейшая симптоматика системных (экологических) кризисов биосферы (Каландадзе, Раутиан, 1993) вызвала иронию у позитивистски настроенных сотрудников нашего Института, что, конечно, обусловлено их верой в достижение более определенных и простых решений, подобных таковым в точных науках. Однако процессуальность как таковая всегда размывает определенность границ классифицируемых структур, причем недостижимость окончательных решений обусловлена относительностью, возведенной в квадрат: на процессуальность онтологическую накладывается процессуальность гносеологическая. Стратиграфические схемы – это структуры классификационные (содержательные), а потому они всегда будут оставаться относительными (неокончательными).

Относительность и природа сознания. Как возможно познание?

Термины «сознание» и «познание» имеют общий корень в прямом (лингвистическом) и переносном (историческом) смыслах: слово «сознание» делает акцент на стабильную составляющую процесса (сознание как общий для нас итог знания), а слово

«познание» — на его динамическую составляющую. Проблема объективности сознания уже обсуждалась: объективность содержится в истоках процессуальности всего Бытия (в исходной, неподвижной аксиоматике), а находит свое выражение в относительности любого этапа в любом процессе; это своего рода «субъективная объективность». Для тех, кто привык только к двузначной (альтернативной) логике, такое понятие сложновато; мне остается отмахнуться: «весьма сожалею, но ничем помочь не могу». Быть может, кому-то поможет авторитет идеолога диалогизма и незавершенности истории всей современной культуры в ситуации постмодерна М.М. Бахтина (1992, с. 237), который еще в 1924 г. и безо всякой опоры на аксиоматику осознал и хорошо выразил объективность культуры в ее тотальной незавершенности: «Объективность есть только объективность становления культуры». Это было сказано в контексте обсуждения основного труда И. Канта («Критика чистого разума»).

Учение Канта стало ключевым для понимания рефлексии Бытия (для понимания понимания) и в XIX–XX вв. сказалось на идеологии всех сколько-нибудь значимых философских направлений (Гайденко, 1997). Тексты его главных работ («Критик») очень трудны для понимания, и я сумел что-то понять в них только благодаря работам отечественных философов. Для желающих погрузиться в «мир Канта» я советовал бы начать с книг А.В. Гулыги (1981) и Н.В. Мотрошиловой (1991), а затем для более глубокого погружения очень полезны работы П.П. Гайденко (1997, 2000).

По Канту, познание синтетично по сути и двухкомпонентно в своей основе, как и любой отдельно взятый процесс, например, процесс эволюции (Раутиан, 1988). Кант не пользовался термином «процесс», хотя двухкомпонентность познания это и есть двухкомпонентная структура его процесса. Первый компонент (источник) познания — созерцание — то, что связано с чувственным опытом, с пассивной рецептивностью. Для того, чтобы «включить» второй, активный компонент познания (а он, как и любой процесс, имеет три фазы), необходимо для начала (первая фаза) максимальное погружение в предмет исследования, что связано с частичным «забыванием» всего второстепенного, наносного, постороннего, случайного — состояние, сходное с медитацией. В.В. Налимов даже рекомендовал научным сотрудникам использовать медитативные тренинги, способствующие любым видам творчества. Когда эта сосредоточенность на предмете изучения достигнет максимума (максимум «забывания» лишнего), начинается следующая активная, творческая фаза сознания — фаза появления инсайтов, суть которых — обнаружение новых связей между пассивными элементами чувственного опыта. Что касается третьей фазы «запоминания», то это есть фаза подгонки (встраивания) нового к исходной основе — регулировка измененной системности.

По Канту, сущность процесса познания состоит в том, что новые научные суждения берутся не из элементов чувственного опыта, не из данности непосредственно (того, что мы наблюдаем), а из связей между ними — из активности самого сознания. Подчеркну, что Кант говорит здесь всего лишь о рассудке, устанавливающем причинно-следственные отношения, а не о разуме — высшем этаже сознания, который дальше отстоит от реальности. Свое открытие Кант сравнивал с коперниканским переворотом: движется активное сознание, а не пассивная чувственность восприятия. Научное суждение берется из недр самой науки, а не из данности непосредственно. Это значит, что новые суждения возникают не из многообразия чувственного опыта непосредственно, а из сугубо ментальных связей этого многообразия. Разумеется, чем больше мы имеем исходных опытных (чувственных) данных, тем легче (при прочих равных условиях) «родить» новое суждение; но сам механизм этого рождения — в голове, в творческом (активном) воображении. Воображение у Канта есть посредник между многообразием чувственности и

категориями рассудка. Как таковое, оно не есть «голое» фантазирование, но есть творчество по конструированию нового варианта единства из имеющегося многообразия.

Хотя Кант и разделил своим анализом источник познания на две части, но его тезис об активности именно внутренней составляющей этого источника (сознания) есть, по существу, понимание инсайта как ментального и живого видения — некий предвестник феноменологии (Э. Гуссерль) как учения об очевидности жизненного мира с ее эйдетической интуицией (эйдос здесь — наглядное изваяние смысла). Ведь еще И. Гёте, младший современник Канта, «видел идеи». А еще раньше К. Линней говорил о том, что род определяет признаки (а не наоборот), и это тоже имеет отношение к проблеме наглядного «созерцания идей». Кстати, творческая способность к «прозрению идей» есть основная ценность (качество) научного сотрудника, которая далеко не всегда совпадает с количеством его печатных статей.

Кант ввел термин «идея», который нуждается в пояснении, ибо идея — это особый род понятий. В любом случае мышление есть познание посредством понятий. Но в одном случае понятие есть понятие эмпирическое, которое использует чувственный опыт непосредственно, а в другом случае используются понятия «чистые» — те, в основе которых находится рассудок (а не чувственный опыт). Эти чистые понятия Кант называл идеями, в них целое определяет части (целое раньше части). И далее, что особенно важно в контексте стратиграфии: Кант различал идеи математические (имеют дело с величинами) и идеи динамические (в которых целое отличается не по величине, а по роду).

В стратиграфии отдельно взятый стратон сам по себе (вне контекста иерархии) — понятие эмпирическое, основанное на синтезе стратиграфически значимых (и чувственно воспринимаемых) признаков. А вот стратиграфические шкалы (любые шкалы) — это уже идеи — идеальные конструкции, состоящие из разных стратонов. Более того, эти конструкции основаны на идее иерархической классификации. И что особенно важно, любая стратиграфическая (геохронологическая) «шкала», если следовать Канту, есть идея не математическая, а динамическая (целое тут отличается по роду, а не по величине). Совсем другая идея — шкала хронометрическая: она основана на количественных (математических) понятиях. Хроностратиграфия есть по существу методика скрещивания двух принципиально различных идей: фиксация содержательных (неизбежно динамических, изменчивых) понятий с помощью понятий количественных, математических (в идеале вневременных) — непроцессуальных. Эталон в хроностратиграфии есть размер той камеры заключения, в которую пожизненно заточается идея стратона, а размер камеры точно соответствует размеру живой идеи на момент ее заточения. Холокост какой-то, прости, Господи.

Эволюция Бытия, время времени

В привычном нам феноменальном мире, где царит многообразие и изменчивость, мы обречены использовать универсальное, внереферентное, математическое (идеальное) время (t) для оценки длительностей самых разных процессов. В Новое время часы стали настолько распространенным механизмом измерения длительностей, что основная особенность этого механизма (точность, определяемая степенью монотонности работы соответствующего механизма) стала психологически отождествляться с онтологией времени вообще. Математически абсолютная точность нам недоступна, ибо соответствующего эталона в нашем тотально относительном мире нет и быть не может (ведь если бы он и был, мы никогда не могли бы узнать об этом). Хотя сейчас точность измерения длительностей достигла 250 аттосекунд (одна аттосекунда равна одной миллиардной от одной миллиардной секунды), но даже такая фантастическая точность «кажется веч-

ностью по сравнению со временем Планка, которое составляет 10^{-43} сек. и считается наименьшей длительностью» (Лабрадор, 2003). Время (постоянная) Планка мыслимо только теоретически (идеально), хотя именно оно есть минимально возможный интервал длительности в еще не совсем бытийном мире (в микромире). В этом смысле физика микромира чрезвычайно близка к непрерывности (беспредельной непрерывности) Инобытия. Не случайно, что в этой сфере физики, где Бытие самым непосредственным образом «соприкасается» с Инобытием, возникли методологические проблемы, имеющие явно выраженную философскую окраску (Зельдович, 1988; Гейзенберг, 2004; Кулаков, 2004 и др.).

С невидимого (дофеноменального) мира, мира отношений и начиналась эволюция материи — появление первых элементарных физических процессов: гравитационных, слабых, сильных, электромагнитных, а затем и образование элементарных частиц, ядер, атомов (Линде, 1985).

Граница Инобытия и самых первых форм физического Бытия не совсем ясна: здесь появляется вектор состояния (комплексная волновая функция), а с другой стороны, спонтанная активность микрообъектов — своего рода лейбницева монады (Копейкин, 2003).

Инобытие (Небытие), будучи вечным и неизменным (абсолютным), есть, безусловно, первоисточник, прародитель временного и конечного Бытия. Поэтому материализм — это, прежде всего, вера в инобытийные свойства материи (вечность и бесконечность) (Лазарев, 2006б). Свойство вечности (неизменности) первых физических процессов, очевидно, есть наследие Инобытия, но эта «вечность» реализуется только в масштабе Вселенной. Первичность Инобытия логически очевидна, во-первых, в силу принятой аксиоматики, а во-вторых, ее можно рассматривать как монистический взгляд на эволюцию Бытия.

Дофеноменальный микромир есть первоматерия, погруженная в физический, «мерцающий» вакуум, неотделимый от микромира. Исходные физические процессы вечны в масштабе Вселенной и практически соответствуют монотонно однородному времени (для выявления возможной неоднородности необходима точность, которая бы более чем в миллиард раз превышала длительность аттосекунды). Такое время по сути своей — идеальное математическое (ньютоново) время — t .

Итак, физический микромир — мир дофеноменальный, это — невидимый фундамент всего феноменологического здания Бытия. Это — наследие однородного и вечного Инобытия, первый из трех наиболее крупных пространственно-временных этапов в эволюции Бытия (см. таблицу — нижняя строка). Здесь еще не было настоящих процессов, они представлены лишь своей стабильной составляющей, растянутой на всю длительность существования Вселенной. Можно сказать, что здесь Бытие еще не бытийное (не процессуальное). Потому-то здесь царит число как наследие исходной гармонии, неподвижности (непроцессуальности); потому-то и время здесь — однородное, математическое время (t), геометрическая модель которого — прямая линия. Нижняя строчка таблицы есть система априорности Канта в узком смысле (без законов Ньютона и геометрии Евклида): «число — пространство — время» как максимально общие философские идеи — это только изначальное условие процессуальности, ее фон; здесь онтология и гносеология неразделимы. Время здесь, будучи «куском» Вечности, всегда однородно, т.е. абсолютно. Относительность, введенная Эйнштейном — это относительность совсем другая, количественная, обусловленная необходимостью точных замеров (по отношению к наблюдателю с хронометром, помещенным в начало координат).

Неоднородность среди физических и химических объектов появляется при наложении (синергии) нескольких процессов, но это всего лишь первые шаги настоящей процессуальности, которую представители точных наук открыли для себя («переоткрыли»), по

Таблица 1. Структура тринитарного Бытия

Материя	Время	Пространство
3 Сознание: идеальный эпифеномен	Рефлексионное	Рефлексия структурных отношений
2 Вещи (феномены)	Процессуальное	Структурные (латеральные) отношения вещей
1 Энергия – масса (дофеномены, «число»)	Абсолютное	Абсолютный объем (вместилище)

И. Пригожину) только в середине XX в. Появление неоднородностей (интервалов с хаосом), прерывающих однородную длительность, сделало соответствующие физико-химические процессы непредсказуемыми, и в этом — суть «новой» науки синергетики — науки о сложности. Однако сложность (синэргийность) в геологических и биологических процессах несравнимо выше. Весь феноменальный (наблюдаемый) мир «вещей» — мир неоднородной процессуальности и нарастающей синергийности, сложности (вторая строка табл. 1). Геометрическая модель настоящей процессуальности — ступенчатость (неоднородная ломаная линия) (Лазарев, 2002, 2004).

И наконец, апогей эволюции (высшая сложность) — это процесс, осознавший сам себя — сознание как эпифеномен материального (вторичное идеальное). Геометрическая модель этой высшей сложности процессов — сгущающаяся ступенчатость, что выражает общее стремление к ее сглаживанию до прямой линии.

Таблица 1 отражает триадную структуру Бытия в ее самой общей форме: эволюционная триадность (три строки) исходной (априорной) триадности (нижняя строка). Триадность — основа диалектического развития Бытия, возникновение которого связано с появлением Первотриады. О соотношении Бытия с Абсолютом (Небытием) и Инобытием (Богом) — см. Лазарев, 2006б. Триадную структуру, изображенную на таблице, пронизывает (с пересечением границ) общая последовательность появления разных по природе процессов: физические → химические → минеральные и геологические → биологические → рефлексионные. Эта последовательность совмещавшихся друг с другом процессов сопровождалась ростом многообразия и локальности соответствующих феноменов. Если исходные физические процессы вездесущи (повсеместны и вечны) в масштабе Вселенной, то конечные процессы (сознание) — наиболее редкие и, не исключено, что на планете Земля они уникальны не только для нашей Галактики, но и для всей Вселенной.

Общий смысл Бытия, как мне кажется, можно извлечь из общей тенденции процессуальности: от времени универсального (математического), т.е. от абсолюта рационального → через многообразие времен-процессов, которые все более и более насыщались хаосом (синергийная динамика «поглощала» число) → до абсолюта иррационального (мораль как преодоление локальности, преодоление времени-процесса) (Лазарев, 2006б). Таким образом, рациональность изначально дана «свыше» как условие Бытия (условие процессуальности). Можно сказать: в начале были ритмы, а точнее — в начале были монотонные ритмы. Эволюция есть все более сложное структурирование исходных физических «процессов» (исходной ритмики) — путь от рационального начала ко все более сложным и многообразным формам иррационального, а сознание — это высший процесс, призванный самостоятельно завершить синтез исходной рациональности с высшими формами иррациональности (мораль) — замыкание рационального с иррациональным. Такое замыкание есть фрактальный аналог схлопывания Вселенной.

Из всех этих «заоблачных высот» философии можно сделать два важных вывода, имеющих отношение к науке и, в частности, к стратиграфии и биологии.

I. Понятие «время» трехипостасно: 1 — физическое время (t), время исходных, однородных «процессов» Вселенной, время универсальное (монотонная длительность) — то, что можно адекватно измерить, если выбрать по возможности однородный «процесс». Теоретически наиболее совершенный эталон (минимальный предел длительности) есть постоянная Планка, но он практически недостижим; это — математический (идеальный) эталон, необходимый и достаточный для точных наук. 2 — время процессуальное, т.е. качественно разнородное и внутреннее время индивидуального процесса или группы качественно неразличимых процессов: сколько групп процессов, столько и времен. Чем более сложны процессы, тем призрачнее надежды найти для них общий эталон или даже эталон для сопоставления разных по качеству этапов одного и того же процесса. Детлафы в биологии (Детлаф, 1989) — всего лишь «синяя птица», которую «почти поймали», но для сопоставления только эмбриональных стадий и только для пойкилотермных животных (и то не всех). 3 — время рефлексивное: время психологическое (внутренние ощущения) и время ментальное — наше отношение к внешним временам-процессам в неточных науках и к универсальному времени-длительности в точных науках.

II. Все, что связано с процедурой измерения времени где бы то ни было, имеет отношение исключительно к универсальной (внебытийной, непроцессуальной, «божественной») сущности. Это — первая ипостась времени — количественный аспект, который имеет отношение к длительности и интенсивности (скорости) любого процесса вообще: движение фотонов, планет, скорость химических реакций, длительность жизни бабочки, мышцы, слона и т.п., длительность палеозоя, кембрия, палеолита, Ренессанса, модерна и т.д. Это значит, что длительность есть универсальная сущность, которая сама по себе внешняя (внебытийная) по отношению к фотону, слону, кембрию и т.п. Однако наше сознание психологически (субъективно) ощущает свойство длительности (но не меру длительности) и ментально связывает его с классификационными единицами шкалы — с качественной природой стратон. И самое важное, что эта связь не симметрична: классификационный (качественный, бытийный) по существу стратон определяет интервал соответствующей длительности, но не наоборот! Стратон, будучи бытийным (процессуальным) «в квадрате», как итог процессуальности и онтологической и гносеологической (конструкция нашего сознания), не может быть зафиксирован в принципе операцией эталонирования, приложимой только к длительности. Поэтому длительность стратона — величина всегда производная (вторичная) от наших неизбежно изменчивых классификационных построений, а «шкала» стратиграфическая (геохронологическая) должна оставаться независимой от шкалы геохронометрической. В противном случае возникает синдром окаменевшего Ахиллеса, не способного сдвинуться с места. О том, что термин «шкала» в геохронологии и геохронометрии — тоже разные понятия, я писал ранее (Лазарев, 2002, 2006а).

В хроностратиграфии такие различия стираются, и ставка делается на достижение присущей Инобытию неподвижности: сведение бытийности (неоднородности) качества к инобытийному количеству. Однако стремление в науке к достижению абсолюта реально только в сугубо рациональной сфере — математике, науке запредельной (Лазарев, 2004), но даже там полный абсолюта недостижим (Перминов, 2000). В стратиграфии «рыцарем» метрического подхода был К.В. Симаков, который поднял огромный пласт литературы о времени и написал много книг, проигнорировав предупреждения С.В. Мейена (2005 — см. их переписку) о принципиальной и практической невозможности сведения стратиграфии к метрическому подходу.

Быть может, в стратиграфии как нигде философские аспекты научных проблем (такие как: что есть время, что есть стратиграфическая шкала, что есть стратиграфическая граница и одновременность) стали в XX в. первостепенными. Об этом хорошо сказал С.В. Мейен (2005, с. 91) в своих письмах А.И. Жамойде, а потом К.В. Симакову: «Некоторые стратиграфические вопросы приобрели такую философскую окраску, что обсуждать их на нефилософском (житейском) языке стало совершенно невозможно».

В биологию на «запредельное» (вневременное) решение проблем морфологии и систематики очень надеялся выдающийся ученый и философ А.А. Любищев, который делал это гораздо основательней и интересней. В биологии такой подход не был столь тотальным, как в стратиграфии, и не сопровождался материальными затратами по его воплощению.

Остается сказать об особой форме количественного выражения качественной процессуальности в стратиграфии, которая вполне сопоставима с проблемой детлафов в биологии. Речь идет о той особенности сравнения стратонов одного ранга, которая связана с числом соподчиненных стратонов. Например, разное число зон в разных ярусах шкалы можно объяснить не только субъективным фактором (различием в степени изученности соответствующих интервалов шкалы или темпераментом разных стратиграфов), но и различием в степени интенсивности самих процессов в пределах одноранговых стратонов. Самое главное здесь — понимание того, что такого рода «количественная качественность» есть проблема классификационная, не имеющая отношения к внешней шкале длительности (к хронометрии).

Эволюция сознания (культура) как фрактальная модель эволюции Вселенной

1. Зарождение Западной цивилизации: математика и философия — две «донауки», исходный каркас наук

Известный биогенетический закон Э. Геккеля (онтогенез есть краткое повторение филогенеза) в свою очередь есть следствие более общего закона фрактальности бытийного мира. Слово «фрактальность» обычно используется как понятие структурное (рекуррентное самоподобие), но я хотел бы показать, что его можно использовать и в динамическом (процессуальном) смысле.

Самая первая наука в истории цивилизации — наука об идеальных и непроцессуальных (замкнутых) истинах — математика. Ее можно сопоставить с исходным первоначалом нашего мира — Инобытием; она есть рациональный аналог Бога. Параллельно и одновременно с ней в Древней Греции формировалась философия, которая постепенно вытесняла из античной эстетики мифологию как религию очеловеченных богов («религию Гомера»).

Математика и философия первоначально были тесно связаны: математика стала ядром объясняющей ее философии. Их тесная связь была началом дивергенции исходно синкретических представлений об окружающем мире. Древнегреческая философия возникла как философия числа (пифагоризм) и только позже приобрела более совершенную форму — платонизм (учение об идеальных и совершенных сущностях). Математика и гармония мира (Космоса) стали для древних греков почти синонимами, причем математическая гармония была особенно очевидной для внеземного (внешнего) мира: движение звезд и планет по небесным сферам. Но греки пытались найти ее и в подлунном мире: «все есть число» — вот пифагорейская формула-программа, методическое воплощение которой началось в науке Нового времени, а физика стала пионером и

образцом этого воплощения. Идея числа стала основой и началом Западной цивилизации, определив ее мощный рациональный заряд.

Важно подчеркнуть, что развитие Западной цивилизации было запущено диалектической триадой «математика – логика – философия». Это значит, что математика была соединена с философией «мягкой прокладкой» — логикой, которая объединяла количественный (математика) и качественный (философия) аспекты двух полярностей. Тем самым был создан единый методологический каркас как основа формирования всего комплекса современных наук о Бытие — той «межполюсной начинке», которая возникла позже, уже в Новое время (хотя основы ее были заложены Аристотелем). Если расширить эту исходную конструкцию до общекультурных размеров и поместить внутри ее все искусство, а философию рассматривать в синтезе с религией, то мы получаем общеантичную модель культуры, в которой даже искусство было, с одной стороны, математизировано (пропорции в архитектуре, скульптуре), а с другой стороны, отражало философские (мировоззренческие) мифологемы своего времени. Математика послужила той первоосновой, вокруг которой происходила кристаллизация всей античной эстетики, всей культуры. Можно сказать, две противоположности (математика и философия), объединенные логикой, сошлись и образовали синергичную триаду «математика – логика – философия», которая и запустила эволюцию Западной цивилизации. В этой триаде математика первична: как чистая наука она сформировалась в Древней Греции, но ее глубоко прагматические аналоги возникли гораздо раньше; есть основания полагать, например, что знаменитая теорема Пифагора была известна в Вавилоне более чем за тысячу лет до жизни Пифагора (Нейгебауер, 1968).

В модели отдельного взятого процесса аналогом иррациональности является вторгающийся в монотонность хаос (в сознании соответственно — инсайт). При этом хаос, как ни странно, есть вторжение бытийной сущности в систему строгих (формальных) отношений. Вся физика — это почти «голая» рациональность (математичность) — система отношений (и не более того), что было ясно осознано в квантовой механике и теории относительности. История процессуальности — это путь от систем отношений (рациональность) ко все большему проявлению сущности (иррациональность), а наука, как квинтэссенция сознания, повторила в общих чертах подобно онтогенезу путь от рационализма к иррационализму. Поясню эту мысль. Наука Нового времени началась с опытов Галилея, который бросал разные предметы с Пизанской башни и измерял пространственно-временные соотношения «процесса» падения. Он полностью отвлекался от сущности того, что падало — что есть камень (продукт геологического процесса) или птичье перо (продукт биологического процесса). Физика это может себе позволить, но это не могут позволить себе геология или биология.

Две исходные «науки» — математика и философия — это своего рода «донауки», науки ненастоящие в том смысле, что не имеют в своей основе материальных референтов. Но их внереферентность различная: если математика вообще не предполагает никаких материальных объектов, то философия парит слишком высоко над ними, имея дело с очень общими понятиями. Если математика — это чисто идеальная (внебытийная) «донаука», то философия — это такая «донаука», которая в античное время сформировала культуру дефиниций и дискурса. Обе они образовали тот каркас, в рамках которого позже формировались науки в узком смысле этого слова — дисциплины, обладающие своими собственными (специфическими) референтами и соответствующей системой понятий. При этом точные науки (прежде всего — физика) примыкали ближе к математической рамке, а неточные (исторические) науки — ближе к философскому обрамлению. Наука Нового времени была прежде всего триумфом точных наук.

Эти рассуждения приводят к удивительным выводам: *идеальное* по своей сущности математическое ядро послужило основой формирования общего духа рационализма Западной цивилизации, что, в частности, привело к тотальному стремлению (не угаснувшему до сих пор) сделать все науки точными и, что особенно парадоксально – к росту влияния материалистического мировоззрения, особенно в XIX и XX веках. Западную цивилизацию, по-моему (Лазарев, 2006б), спасло от гибели внедрение на рубеже эр мощного иррационального заряда как противовеса рационализму — появление личности И. Христа.

2. Новый иррационализм (монотеизм) и новая концепция времени

Первая аврамическая религия — иудаизм — возникла более чем за 600 лет до формирования античности. И только в начале нашей эры после появления христианства наметился плодотворный синтез этой версии монотеизма с пришедшей в упадок античной культурой. Иудео-христианство стало важнейшей составной частью Западной цивилизации: оно привнесло в нее не только нравственный (иррациональный) противовес «чистому разуму», но также и то, что оказало существенное влияние на философию, а через нее и на науку — исторический взгляд на природу Бытия, на природу времени. В результате синтеза христианства и языческой античности началась плодотворная «синергия» обновленной античной культуры: уже сложившийся рационализм соединился с новым (инобытийным) иррационализмом. Это создавало тогда еще неосознанное условие для дивергенции бытийных («земных») наук и их обособления от инобытийных представлений (религия), что случится позже — в Новое время.

В дохристианской античности, как и почти везде, существовала замкнутая, циркулярная концепция времени с бесконечными повторами архетипов (в платоновском смысле). «Христианство — это «религия» человека современного, исторического, человека, открывшего одновременно и личную свободу, и дрящущее время (взамен циклического времени)» (Элиаде, 1987). С того дня как Моисей получил «закон», время истории развернулось (разомкнулось), стало необратимым, появилась новая концепция человеческого бытия. Но чувство истории у человека первоначально не касалось всей природы (хотя уже в Библии Бог создавал мир поэтапно), а только самого человека-творца, получившего свободу воли и тем самым включившегося в историю и прогресс. И только в XVII в. появились первые, пусть и очень несовершенные идеи об эволюции Земли (Р. Декарт и особенно Н. Стено — см. Хаин, Рябухин, 1997), а в XIX в. — научные гипотезы об эволюции органического мира (Ж. Ламарк, Ч. Дарвин). В целом параллелизм в эволюции гносеологии (науки) и онтологии (Бытия) очевиден, а их соотношение подобно соотношению онтогенеза и филогенеза в биологии.

Таким образом, внедрение иудео-христианства в западноевропейскую культуру означало не только появления в ней еще одного абсолюта — абсолюта иррационального, но и новой концепции исторического времени. Последнее становится механизмом синтеза двух антиномичных абсолютов: богословие как некоторая рационализация (вербализация) иррационального, а исходно рациональная наука постепенно расширяла внутри себя сферу иррационального, что затронуло даже самую точную науку физику, когда она погрузилась в бездну микромира (первоматерию и фундамент Бытия). Тем самым, внедрение христианства означало появление диалектической триады как механизма эволюции Западной цивилизации: «рационализм – время – иррационализм». Здесь понятие «время» становится «двуликим Янусом», поскольку точка апоморфии (внедрение христианства) расщепила время на два разных понятия: исходное, монотонное (ранее циклическое) время стало прерогативой чисто рациональных (точных) наук; появление новой

концепции исторического (линейного и прерывистого) времени стало позже основой развития исторических наук. Используя эволюционную лексику А.С. Раутиана (1988), можно сказать, что упадок античной идеологии («религии Гомера») есть стадия «забывания», предшествующая точке апоморфии, а Средневековье — стадия «запоминания» нового, как предьстория интенсивного развития исторических наук в Новое время. Историческая концепция времени стала «сестринской группой» для более древней концепции циклического (изотропного) времени; последняя сохраняла свою «девственную чистоту» в точных науках, как, якобы, науках образцовых («настоящих»), до середины XX в. Появление понятия «синергетика» в физико-химических науках означало внедрение в них концепции времени неоднородного (с элементами становления, хаоса), т.е. времени исторического (упоминавшееся «переоткрытие времени» в точных науках).

Таким образом, корни науки содержатся в том инобытийном абсолюте, который называется математикой («число» в широком смысле) и который ограничивает все бытийные науки «снизу». Значение христианского монотеизма состояло в том, что он стал вторым, абсолютным пределом, ограничивающим науки «сверху». Эту роль философия не могла выполнять «абсолютно» именно в силу своей относительности, свойственной всем бытийным наукам. Если математика — это рациональная ипостась абсолюта, то Бог есть его иррациональная ипостась. В этих абсолютных рамках заключена вся процессуальная «начинка» Бытия и вся относительность наук. Там же находится и философия, которую Кант лишил статуса науки. Впрочем, все бытийные науки не являются в той или иной степени строгими. Особенно это касается исторических по духу наук. Но даже физика, которая постоянно претендовала на достижение окончательности, до сих пор мучается синдромом близости к завершенности (попытка создания общей теории поля), что вряд ли возможно. Только математика имеет дело с абсолютной завершенностью: истины в ней замкнуты (окончательны), а новое — это не совершенствование ранее достигнутого, а появление все новых разделов.

От рационализма к иррационализму — общий тренд в развитии научного сознания

Итак, самой первой среди наук оформилась математика — наука («донаука») сугубо идеальная и сугубо рациональная. Начало Нового времени ознаменовалось развитием прежде всего самой точной (математизированной) науки — физики. Науки исторические стали интенсивно развиваться только в XIX в.

Но более важно другое: в развитии разных наук, начиная от математики и заканчивая философией прослеживается общая тенденция к смещению в сторону иррационализма. Математика, сохраняя внутреннюю строгость (непротиворечивость), все больше обогащалась разделами и понятиями, оторванными от реальных проблем Бытия, находя, правда, хотя бы частично применение в физике. Сама физика (особенно квантовая) и космология все больше насыщаются фантастическими понятиями и метафорами, а на физическом факультете МГУ уже стали традиционными ежегодные Рождественские чтения. Успехи компьютеринга ведут к интенсификации роста виртуальной реальности (Леонов, 2004).

Что касается философии, то еще Кант лишил ее претензии на статус науки, а в XIX в. появился экзистенциализм (философия человеческого существования), «ставивший вопросы о смысле человеческого существования, о раздвоенности духа и о природе зла» (Гайденко, 1997, с. 8). В искусстве эти вопросы были поставлены Ф.М. Достоевским: его «Братья Карамазовы» — гениальная по форме дискуссия с Кантом (Голосовкер, 1963). Проведенная Кантом «вивисекция» знаний освободила науку от философии, а косвенно

и от влияния церкви, что благотворно повлияло на ее развитие (особенно на точные науки — основу научно-технического прогресса), но привела к узкорациональной ментальности и трагическим последствиям в социальной сфере, особенно в XX в. Надо подчеркнуть, что сам Кант не имел это в виду и был весьма добропорядочной личностью. Более того, его понятие «практический разум» основано на принципе нравственного императива. Однако торжество логики в сознании человека вело к логике эгоизма, что, в частности, проявилось в монопольном торжестве дарвинизма (опять же парадокс: сам Ч. Дарвин был высокоморальной личностью).

Чрезмерная рациональность требовала простоты, однозначности, непротиворечивости, что в итоге привело к социальным потрясениям XX в. На этом фоне запоздалое стремление к точности и однозначности в стратиграфии — уже не трагедия, а фарс.

В спектре сложившихся наук вряд ли возможно провести четкую демаркационную линию, отделяющую науки строгие (математизированные) от наук описательных (исторических). Даже в явно неточной науке биологии есть «точные» разделы (генетика, молекулярная биология) — фрактальные аналоги физики в масштабе общей системы наук. Но в отличие от физики, эта «точность» в биологии есть результат консервации прошлого («предсказуемое» прошлое как основа непредсказуемого будущего — эволюции). Точность в физике — это функция отношений, но не смыслов; она есть та незримая ось, на которую эволюция нанизывала бытийные смыслы. Физика — наука о первоначальных, еще почти непроцессуальных смыслах Бытия, а потому она почти сливается с математикой. Иначе говоря, количественный аспект процессов — время математическое (t) — это первичное проявление Инобытия в Бытие (отношения), что максимально представлено в физике, как науке о первых «процессах». Эволюция Бытия есть его насыщение качественной иррациональностью (смыслами Бытия), которая все больше заглушает исходную рациональность, а потому роль числа в соответствующих науках все больше и больше отходит на задний план.

Отмеченные черты структурного сходства в разных науках (фрактальность) обусловлены, по-видимому, самым общим (и внешним к процессам) свойством ритмики. Последнее есть то общее свойство качеств, та общая структурность («призрак морфологических законов»), отголоски которой А.А. Любищев надеялся увидеть на более низких системных уровнях и «тень» которой С.В. Мейен видел в понятиях «рефрен» и «полиморфизм».

Напротив, количественный аспект в разных науках (длительность) — это «абсолютное» проявление начала Инобытия в самых разных науках, проявление исходной универсальности (монотонности и непрерывности). Образно говоря, монотонность — «Божий дар», а любая процессуальность — «яичница».

Именно неоднородная бытийность исторических времен-процессов — то общее, что создает основу для их сущностной (качественной) классификации и что объединяет классификационные схемы разной природы: историю человечества, историю органического мира, историю земной коры, историю Вселенной.

Заключение

Каждый из нас в научной деятельности вправе выбирать свою «систему координат». Здесь я пытался показать, что философский подход важен не только для ориентации каждого из нас в мировоззренческих проблемах, но он, кроме того, обладает свойством прагматичности в решении научных проблем. В этом смысле я следую стилю С.В. Мейена как наиболее эффективному способу продвижения в научном познании. Речь идет толь-

ко о более эффективном продвижении, ибо никто из нас не может обладать истиной в последней инстанции: такова природа нашего сознания – апогея процессуальности (неокончателности) Бытия.

С высот начала XXI в. я осмелился бы отметить две неточности общего подхода Мейена к стратиграфии. Во-первых, он допускал возможность типизации точек в разрезах (как «отражающих единичные события»). По-видимому, эту ошибку он имел в виду в последнем письме Симакову: «в своей рукописи (деп.) я с архетипами и эталонированием тоже немного напутал» (Мейен, 2005). Во-вторых, он излишне подчеркивал обособленность стратиграфии от исторической геологии. Это справедливо только в смысле сугубо прагматических проблем, связанных с корреляцией разрезов, когда из общего «запаса» стратиграфических признаков мы отбираем те, которые характеризуют в данном случае максимально узкий стратиграфический интервал (аналитическая задача). Однако любая стратиграфическая шкала, как система содержательной классификации геологического времени, есть именно историко-геологическая схема, схема синтетическая.

Из всего того, что обсуждалось в статье, можно сделать следующие выводы:

1. Наука имеет дело с понятиями, в основе которых могут быть (а могут и не быть) чувственно воспринимаемые феномены. Кант показал, что даже обычные (бытийные) науки, в основе которых находится рецептивность, способны развиваться исключительно благодаря активности сознания: чувственный опыт поставляет только многообразие данных, но связи между ними и понятия формируются всегда ментальным путем. Все законы физики выражены в формулах, т.е. в отношениях, «сотворенных» разумом.

2. Монотонные (физические) «процессы» (процессы ненастоящие) появились раньше настоящих процессов, таких как геологические и биологические. Соответственно позже в Новое время оформились науки геология и биология как науки исторические. Точные науки отличаются от неточных (исторических) природой времени: первые унаследовали от вечности монотонность (непроцессуальность): для исторических процессов свойственна внутренняя неоднородность, т.е. время процессуальное. Первое из них — основа универсальной метрики времени, применимой где угодно; второе — основа содержательных классификаций, специфичных для разных наук; или иначе: первое есть наследие Инобытия («Божий дар»), а второе — сугубо земное («яичница»). Поэтому если «абсолютное» время в геохронометрической шкале можно как-то сопоставить с абсолютным временем в физике, то относительное время в геохронологической «шкале» не имеет ничего общего с относительностью в физике.

3. Все, что связано с Бытием, всегда временно и качественно относительно; таково и наше сознание (продукт Бытия, эпифеномен материального). Поэтому все наши содержательные, классификационные построения, особенно относящиеся к историческим построениям (например, стратиграфические «шкалы»), всегда неокончательны (неабсолютны) и обречены на изменения.

4. В хроностратиграфии исходно используются виртуальные (идеальные) сущности (числа, точки, линии, плоскости), а реальные стратоны (их объемы) становятся зависимыми от них и вторичными. Наоборот, в традиционной стратиграфии первичны стратиграфические (реальные) признаки, приуроченные всегда к объемам, а точки и линии как границы — производны, вторичны.

5. Хроностратиграфия есть методика сращивания инобытийного постоянства — монотонного, непрерывного математического (физического) времени — с бытийным процессуальным непостоянством наших представлений о неоднородности историко-геологических процессов. Это ведет к абсурдам, продемонстрированным еще апориями

Зенона Элейского. МСШ как «шкала» исходно геохронологическая превращается в настоящую измерительную линейку математического (физического) времени.

6. Количественный аспект времени (шкала геохронометрическая) необходим в стратиграфии, но как таковой (универсальное время) он должен быть параллельным и независимым от геохронологических «шкал». В противном случае эталон длительности (сугубо количественная характеристика) парализует свойственную познанию процессуальность — самое общее свойство всего Бытия.

8. Аналогичные рецидивы (стремление к точности и однозначности) наблюдались в биологии (работы А.А. Любищева по проблемам систематики) — науке в еще большей степени процессуальной, чем геология. Из вышеизложенного следует бесперспективность подобного подхода, что ни в коем случае не отменяет применение в биологии (и в других исторических науках) математических методов в решениях частных проблем.

9. Темпы процессуальности Бытия и Сознания нарастают, а философские аспекты науки становятся все более актуальными даже для развития физики — самой рациональной из наук. Другой полюс науки — гуманитарный (психология, лингвистика и пр.) — тоже все больше насыщается философией. Философия способна обогатить любую науку. Не будем забывать, что этот сборник посвящен 70-летию директора Палеонтологического института РАН А.Ю. Розанова — ученого с философской фамилией и с философскими корнями.

Литература

- Бахтин М.М. 1992. Лекции и выступления // М.М. Бахтин как философ. М.: Наука. С. 221–252.
- Гайденко П.П. 1997. Прорыв к трансцендентному: новая онтология XX века. М.: Республика. 495 с.
- Гайденко П.П. 2000. История новоевропейской философии в ее связи с наукой. М.: ПЕР СЭ. 456 с.
- Гейзенберг В. 2004. Часть и целое. М.: Едиториал УРСС. 232 с.
- Голосовкер Я.Э. 1963. Достоевский и Кант. Размышления читателя над романом «Братья Карамазовы» и трактатом Канта «Критика чистого разума». М.: Ин-т мировой литературы. 102 с.
- Гулыга А.В. 1981. Кант. М.: Молодая гвардия. 303 с.
- Детлаф Т.А. 1989. Изучение временных закономерностей развития животных // Онтогенез. Т. 20. № 6. С. 647–657.
- Зельдович Я.Б. 1988. Возможно ли образование Вселенной из «ничего»? // Природа. № 4. С. 16–26.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. 1993. Симптоматика экологических кризисов // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 1. № 5. С. 3–8.
- Копейкин К. (Протоиерей). 2003. Богословский и естественнонаучный взгляд на онтологическую природу мироздания // Христианство и наука. М.: РПЦ. С. 40–93.
- Кулаков Ю.И. 2004. Теория физических структур. М.: Бином. 825 с.
- Лабрадор Д. 2003. От мгновенному к вечному // В мире науки. № 1. С. 42–43.
- Лазарев С.С. 2002. Геохронология, геохронометрия и хроностратиграфия: время геологическое, физическое и химерическое // Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. геол. Т. 77. Вып. 3. С. 62–69.
- Лазарев С.С. 2004. Онтология точности и прогностичности // Вопросы философии. № 1. С. 113–127.
- Лазарев С.С. 2006а. Памяти С.В. Мейена: о философских основаниях науки // In memoriam: С.В. - Мейен 1935–1987. М.: Геос (в печати).
- Лазарев С.С. 2006б. Бытие и Инобытие: эволюция смыслов (наука) и общий смысл эволюции (религия) (в печати).

- Леонов А.М. 2004. Наука о сложности в эпоху постмодерна. Якутск: Изд-во Якутск. ун-та. 560 с.
- Линде А.Д. 1985. Раздувающаяся Вселенная // Наука и жизнь. № 8. С. 25–32.
- Лосев А.Ф. 1994. Диалектические основы математики // Начала. № 2–4. С. 29–46.
- Мейен С.В. 1974. Понятия «естественность» и «одновременность» в стратиграфии // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 6. С. 79–90.
- Мейен С.В. 2005. Письма С.В. Мейена К.В. Симакову // Памяти С.В. Мейена. М.: Геос. С. 79–102.
- Мотрошилова Н.В. 1991. Рождение и развитие философских идей. М.: Политиздат. 464 с.
- Нейгебауер О. 1968. Точные науки в древности. М.: Наука. 224 с.
- Перминов В.Я. 2000. Философия и основания математики. М.: Прогресс-Традиция. 319 с.
- Расницын А.П. 1988. Филогенетика // Современная палеонтология. Т. 1. М.: Недра. С. 480–497.
- Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 76–118.
- Хаин В.Е., Рябухин А.Г. 1997. История и методология геологических наук. М.: Изд-во МГУ. 224 с.
- Хайдеггер М. 1993. Время и бытие. М.: Республика. 447 с.
- Элиаде М. 1987. Космос и история. М.: Прогресс. 312 с.

Содержание

Предисловие	3
-------------------	---

1 РАЗДЕЛ. СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: ТЕОРИЯ И МЕТОДОЛОГИЯ

Палеонтология и парадигмы современного естествознания. <i>В.А. Красилов</i>	7
Букет законов эволюции. <i>А.С. Раутиан</i>	20
Летопись и кладограмма. <i>А.П. Расницын</i>	39
Астрокатализ как стартовый этап геобиологических процессов. Жизнь создает планеты? <i>В.Н. Снытников</i>	49
Кодирование и эволюция сложности биологической организации. <i>Н.А. Колчанов, В.В. Суслов</i>	60

2 РАЗДЕЛ. БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Алкалофильное микробное сообщество как аналог наземной биоты протерозоя. <i>Г.А. Заварзин</i>	97
Архей Карелии и бактериальная палеонтология. <i>М.М. Астафьева</i>	120
Изучение в сканирующем электронном микроскопе континентальных фосфоритов из Амурской области. <i>Е.А. Жегалло, Э.Л. Школьник</i>	129

3 РАЗДЕЛ. ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и архаическое многообразие по данным палеонтологии. <i>С.В. Рожнов</i>	134
Новые морфологические элементы у рода <i>Epiphyton</i> Bornemann, 1886. <i>А.А. Терлеев, В.А. Лучинина</i>	147
Морфология, эволюция и биогеография палеозойских мшанок рода <i>Ascopora</i> Trautschold, 1876. <i>Р.В. Горюнова, Е.Б. Наймарк</i>	152
Диверсификация юрских мшанок (<i>Stenolaemata</i>) Русской платформы. <i>Л.А. Вискова</i>	168
Первые брахиоподы с карбонатным скелетом: появление, расселение, строение стенки раковины. <i>Г.Т. Ушатинская, Я.Е. Малаховская</i>	177
Бесчелюстные (<i>Agnatha</i>) как древнейшие позвоночные: основные результаты исследований. <i>Л.И. Новицкая</i>	193
Происхождение архаичного неокортекса амниот <i>С.В. Савельев</i>	208
Базальная диверсификация пернатых. <i>Е.Н. Курочкин</i>	219
Происхождение семейства землеройковых (<i>Soricidae</i> , <i>Mammalia</i>): палеонтологические данные. <i>А.В. Лопатин</i>	233

4 РАЗДЕЛ. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ СООБЩЕСТВ

Роль и значение почв в становлении и эволюции жизни на Земле. <i>Г.В. Добровольский</i>	246
Эволюция фитофагии. <i>А.Г. Пономаренко</i>	257

Раннепротерозойская биота из удоканской серии западной части алданского щита (Россия). <i>А.А. Терлеев, А.А. Постников, Б.Б. Кочнев, К.Е. Наговицин, Д.В. Гражданкин, А.М. Станевич</i>	271
Адаптивная радиация кембрийских гельционеллоидных моллюсков (Gastropoda, Archaeobranchia). <i>П.Ю. Пархаев</i>	282
Пелагические конодонты ордовика, их образ жизни и трофические взаимоотношения. <i>Т.Ю. Толмачева</i>	297
Изменения разнообразия брахиопод отряда Chonetida и колебания уровня моря в карбоне Московской синеклизы. <i>Г.А. Афанасьева</i>	307
Трофические особенности морских ежей на разных этапах исторического развития класса. <i>А.Н. Соловьев, А.В. Марков</i>	316
Ускоренная эволюция моллюсков Восточного Паратетиса в условиях пониженной конкуренции. <i>Л.А. Невеская, С.В. Попов, И.А. Гончарова, Л.Б. Ильина, Н.П. Парамонова</i>	334
Некоторые проблемы типологии сообществ наземных позвоночных. <i>А.Г. Сенников</i> ...	359
Эволюция позднепалеозойских тетрапод как эволюция их биоморф. <i>М.Ф. Ивахненко</i>	373
Трофические адаптации сеймуриаморф (Parageptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя. <i>В.В. Буланов</i>	394
Историческое развитие парнопалых (Artiodactyla) Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозое. <i>И.А. Вислобокова</i>	416
Проблемы взаимоотношений первобытного человека и природной среды на примере Северо-Западного Алтая. <i>А.К. Агаджанян, А.П. Деревянко, М.В. Шуньков</i>	439

5 РАЗДЕЛ. ПРОБЛЕМЫ СТРАТИГРАФИИ И ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИИ

Стратиграфическая шкала силурийской системы: биостратиграфические маркеры и корреляционный потенциал границ подразделений. <i>Т.Н. Корень</i>	460
От закономерностей в эволюции биоты к закономерному упорядочению подразделений глобальной и региональных стратиграфических шкал. <i>Е.А. Елкин</i>	477
Таксономическое разнообразие раннекембрийской мелкораквинной фауны Китая. <i>Ю.Е. Демиденко, П.Ю. Пархаев</i>	492
Геологические события в палеозое Алтае-Саянской складчатой области и их отражение в палеогеографических и седиментационных обстановках и в палеобиотах. <i>Н.В. Сенников</i>	506
Двучленное деление каменноугольной системы. <i>А.С. Алексеев</i>	527
Роудские аммоноидеи в северных районах земного шара. <i>Т.Б. Леонова</i>	540
Условия формирования волжско-берриасской высокоуглеродистой баженской свиты Западной Сибири по данным палеоэкологии. <i>В.А. Захаров</i>	552
Событийность позднемиоценового диатомового осадконакопления в Керченско-Таманском прогибе. <i>Ю.В. Ростовцева, Т.Ф. Козыренко, О.В. Япаскерт</i>	569
Стратиграфия и палеонтология как науки исторические: взгляд «сверху». <i>С.С. Лазарев</i>	580

Научное издание

Эволюция биосферы и биоразнообразие

К 70-летию А.Ю. Розанова

М.: Т-во научных изданий КМК. 2006. 600 с.

Редакционная коллегия: Т.Б. Леонова, А.В. Лопатин, С.В. Рожнов,
Г.Т. Ушатинская, А.А. Шевырев

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

Утверждено к печати Ученым советом Палеонтологического института
Российской академии наук

*Редактор издательства К.Г. Михайлов
Верстка Св.В. Найденко*

*Для заявок:
123100 Москва а/я 16
или:
kmk2000@online.ru*

Отпечатано в ППП “Типография “Наука” 121099 Москва, Шубинский пер., 6.
Подписано в печать 24.05.2006. Заказ №
Формат 70х100/16. Объем 37,5 печ.л. Бум. офсетная. Тираж 1000 экз.