

ОСНОВНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ РАДИОЛЯРИЙ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЗОЯ

М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

Общие замечания

Поздний палеозой явился временем благоприятных условий для существования и развития радиолярий в палеозое [Afanasieva et al, 2005; Афанасьева, Амон, 2006]. Девон и ранний карбон характеризуются одним общим планом развития скелетов у пористых *Sphaerellaria*, губчатых *Spumellaria* и радиолярий с пилломом из отряда *Pylomariata*. Стремительное развитие и распространение радиолярий девона – раннего карбона было прервано глобальными похолоданиями климата и оледенением в среднем карбоне и перми. Крупное вымирание радиолярий произошло на границе раннего и среднего карбона. В среднем карбоне – перми отмечаются: стабилизация в формировании пористых *Sphaerellaria*, некоторое замедление в развитии губчатых *Spumellaria*, постепенное угасание иглистых *Aculearia*, сокращение разнообразия радиолярий с пилломом из отряда *Pylomariata*. Переход от прохладного климата конца палеозоя к теплomu климату мезозоя ознаменовался на границе перми и триаса новым катастрофическим вымиранием радиолярий.

Происхождение, основные закономерности эволюции и крупные биотические кризисы в развитии радиолярий в фанерозое были тесно связаны с геологической историей Земли. Особую роль в эволюции биоты играли похолодания климата и оледенения. Периодические пульсации «похолодание-потепление» являются той движущей силой, которая заставляла биоту непрерывно приспосабливаться к изменяющейся ситуации [Добрецов, 2003].

Эволюция радиолярий носила периодический характер, когда фаза появления новых

таксонов сменялась фазой их расцвета, а затем вымирания. На каждом этапе происходили значительные изменения состава и численности различных таксонов, а также смена лидирующих групп.

Переломный момент в развитии радиолярий был приурочен к границе силура и девона. Регрессия моря в конце силура и начале девона привели к практически полному исчезновению всех типично раннепалеозойских таксонов и произошло полное обновление таксономического состава радиолярий на уровне видов, родов и отдельных семейств и отрядов. Поздний палеозой, как было уже сказано, был временем благоприятных условий для развития радиолярий, и именно в течение девона – перми оформилось значительное разнообразие скелетных конструкций радиолярий палеозоя [Afanasieva et al, 2005; Афанасьева, Амон, 2006].

Девон и ранний карбон

Развитие радиолярий в девоне и раннем карбоне отличается максимумом таксономического разнообразия радиолярий палеозоя и характеризуется интенсивным преобразованием скелетов сферических, иглистых и многих билатерально-симметричных форм. В девоне – раннем карбоне в настоящее время известно 89 родов, при этом в позднем девоне отмечается взрыв разнообразия радиолярий: таксономический состав увеличивается до 67 родов, 37 из которых появляются впервые. В это время насчитывается уже 299 видов радиолярий, а видовое разнообразие радиолярий изменялось от 27 видов в раннем девоне до 214 видов в позднем девоне [Afanasieva et al, 2005; Афанасьева, Амон, 2006].

Девонско-раннекаменноугольный этап характеризуется общим планом развития основных скелетных элементов у пористых *Sphaerellaria*, губчатых *Spumellaria* и радиолярий с пилломом из отряда *Pylomariata*: 1) исчезают последние радиолярии с внутренним каркасом в форме полой непористой сферы с отходящими от нее лучами; 2) внутренний каркас становится менее массивным в виде шести- и многолучевой спиккулы; 3) прогрессивно увеличивается количество внутренних оболочек; 4) происходит преобразование формы основных игл скелета: изначально цилиндрические и конусовидные иглы трансформировались в трехгранные.

Девон и особенно ранний карбон были временем расцвета радиолярий с пилломом надсемейства *Pylentonemoidea* (рис. 1), родовое разнообразие которых составляет 76 % от всех родов отряда *Pylomariata*. Своеобразие ассоциации пилломных радиолярий девона – раннего карбона придают характерные представители рода *Caspiaza*. Они впервые появляются в отложениях фаменского возраста Полярного Урала и являются здесь эндемиками. Однако потомки *Caspiaza* расселились более широко и известны из нижнекаменноугольных отложений Северного Прикаспия и Тянь-Шаня [Афанасьева, 1986, 2000].

Переломный момент в эволюции радиолярий позднего палеозоя приурочен к границе раннего-среднего карбона, на которой отмечается вымирание 66 (74,2 %) родов и 276 (92,3 %) видов радиолярий девона-раннего карбона.

Средний карбон – пермь

Стремительное развитие и распространение радиолярий девона – раннего карбона было прервано глобальным похолоданием климата и оледенением в среднем карбоне – перми [Hornsheng et al., 1999; Чумаков, 2001; Grossman et al., 2002]. Это похолодание привело к значительному сокращению как общей численности радиолярий, так и уменьшению их разнообразия.

В среднем карбоне – перми известно 52 рода радиолярий, максимум разнообразия которых отмечается в ранней перми – 37 родов. Этот этап эволюции характеризуется общим сокращением видового разнообразия радиолярий до 202 видов, изменявшегося от 25 видов в среднем карбоне до 112 видов в ранней перми [Афанасьева et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006].

Вместе с тем, среднекаменноугольно-пермский этап отличается интенсивным развитием ставраксонных и билатерально-симметричных форм. Главной особенностью строения скелета ставраксонных радиолярий, принципиально отличающей представителей класса *Stauraxonaria* от всех других радиолярий, является своеобразная форма скелета: дискоидальная, полиморфная, субтреугольная, пирамидальная, веретенновидная, лопастная. С позднего карбона у ряда билатерально-симметричных форм отряда *Albaillellata* отмечается интенсивный процесс сегментации скелета.

В целом, в среднем карбоне – перми отмечается: 1) стабилизация в формировании пористых *Sphaerellaria*; 2) некоторое замедление в развитии губчатых *Spumellaria*; 3) постепенное вымирание иглистых радиолярий отрядов *Fasciculata* и *Triangulata* из класса *Aculearia*; 4) резкое сокращение разнообразия радиолярий с пилломом (см. рис. 1).

Переход от холодного климата палеозоя к теплему климату мезозоя ознаменовался на границе перми и триаса катастрофическим по своим масштабам вымиранием 78,1 % родов и 81,1 % видов радиолярий.

Эволюция отряда *Pylomariata*

Характерной особенностью всех представителей отряда *Pylomariata*, отличающей их от других палеозойских радиолярий, является развитие пилома. Если допустить, что общая конструкция скелета организма, определяемая его эколого-морфологической адаптацией, является адекватным отражением палеобиотопы, то своеобразие строения раковин пилломариат позволяет судить об условиях их существования в далеком прошлом [Афанасьева, 1986, 2000]. Эволюции отряда *Pylomariata* показывает вероятное приспособление радиолярий с пилломом к бентосному образу жизни и возможные попытки перехода от бентосного к планктонному существованию.

В течение раннего палеозоя (кембрий-силур) появляются первые семь родов радиолярий с пилломом из отряда *Pylomariata*, относящиеся к семействам: *Proventocitidae* (3 рода), *Cessipyloridae* (2 рода), *Aciferopyloridae* (1 род), *Pylentonemidae* (1 род). Девон и особенно ранний карбон были временем расцвета *Pylentonemidae* (9 родов). В среднем карбоне – перми произошло резкое сокращение разнообразия радиолярий с пилломом – 3 рода.

Различаются четыре основные направления в общей эволюции *Pylomariata*, выраженные в развитии надсемейств *Proventocitoidea*, *Popofskyelloidea*, *Cessipyloroidea* и *Pylentoneoidea*.

Надсемейство *Proventocitoidea* объединяет самых простых по устройству скелета ранних представителей населлярий. Их скелет с широким пиллом состоит из одной оболочке с гипотетическим внутренним каркасом в виде полый сферы с 4 и более лучами инициальной спикулы. По-видимому, образование скелета у наиболее древних *Proventocitidae* (или неких исходных форм) происходило в раннем кембрии: скелеты первых *Ulcundia* могли иметь удлиненную субконическую форму (см. рис. 1).

Для ордовикских *Proventocitum* характерна необычная яйцевидная форма скелета: коническая в верхней части, почти шаровидная в средней и обратноконическая в нижней части. Эффект двухсторонней симметрии *Proventocitum* создается преобладающим развитием в среднем отделе скелета двух «крыловидных» игл, дистальные концы которых направлены вниз, и двух небольших игл, обрамляющих пиллом. По мнению Б.Б. Назарова [1988] подобные формы могли обитать в придонных водах палеоморей. Эти первые радиолярии были описаны из отложений раннего кембрия – ордовика Казахстана [Назаров, 1975].

В силуре – девоне *Proventocitoidea* могли дать начало своеобразным *Popofskyelloidea*. В среднем ордовике от *Proventocitoidea*, по-видимому, произошли *Cessipyloroidea*, а в начале силура отделилось надсемейство *Popofskyelloidea*.

Надсемейство *Popofskyelloidea*. Общее эволюционное направление, найденное *Proventocitoidea*, было уверенно продолжено в надсемействе *Popofskyelloidea*, начиная с позднего девона.

Намечающаяся дифференциация внешней раковинки *Popofskyelloidea* на отделы, которые являются прототипами будущих сегментов более поздних населлярий, а также усложнение первичной спикулы, появление колумелл, привели к возникновению нового типа конструкции скелета. Скелет *Popofskyelloidea* состоит из одной конической или цилиндрической циртоподобной оболочке с внутренним каркасом. Появляется неполная простая сегментация по населяриодному типу. На «цефалисе» развивается апикальный рог.

В позднем карбоне известны последние *Popofskyellidae*. Затем, после значительного временного перерыва, возможные потомки этих радиолярий вновь возникают на короткий срок в поздней юре как представители семейства *Hexapylocapsidae*.

Особенность морфологических признаков известных в настоящее время представителей *Popofskyelloidea* позволяет предположить происхождение мезозойских и кайнозойских *Nassellaria* от позднекаменноугольных пилломных радиолярий *Popofskyelloidea*.

Надсемейство *Cessipyloroidea*. Его представители появились в среднем ордовике (см. рис. 1), достигли расцвета в силуре и вымерли в триасе. Сферические *Cessipyloroidea* с пористой или губчатой стенкой внешней оболочке скелета преобразовали внутренний каркас в полу сферу или изометричный многогранник.

Для раковинок *Cessipylorinae* и *Aciferopyloridae*, известных из отложений среднего ордовика – силура, характерно развитие сферического скелета, имеющего внутренний каркас в виде полый сферы, и основных конусовидных игл, расположенных равномерно по всей поверхности раковины. Это, возможно, затрудняло какую-либо определенную ориентацию особи и позволяло существовать организму в свободно лежащем или парящем положении.

Подсемейство *Caspiazinae*, вероятно, ведет свое начало от позднесилурийских сферических *Fusalphanus* – последних представителей подсемейства *Cessipylorinae*. Последние представители *Caspiazinae* (род *Glomeropyle*) обнаружены в среднетриасовых отложениях Восточной Сибири (Омолонский массив) и Новой Зеландии (Waipara Terrane) [Aita, Bragin, 1999]. Структурное обрамление пиллома скелетов *Caspiazinae* в форме воротника повторяется у более молодых (средний-поздний триас) и чрезвычайно своеобразных *Bulbocyrtium* из семейства *Bulbocyrtiidae* [Kozur, Mostler, 1981; De Wever et al, 2001].

Анализ морфологических признаков известных в настоящее время представителей радиолярий с пилломом и сравнение их с современными и ископаемыми фораминиферами свидетельствуют в пользу гипотезы М.Г. Петрушевской [1977, 1981, 1986] о связи *Nassellaria* с бентосными сидячими формами. «Связь современных планктонных групп с их бентосными предшественниками настолько велика, что

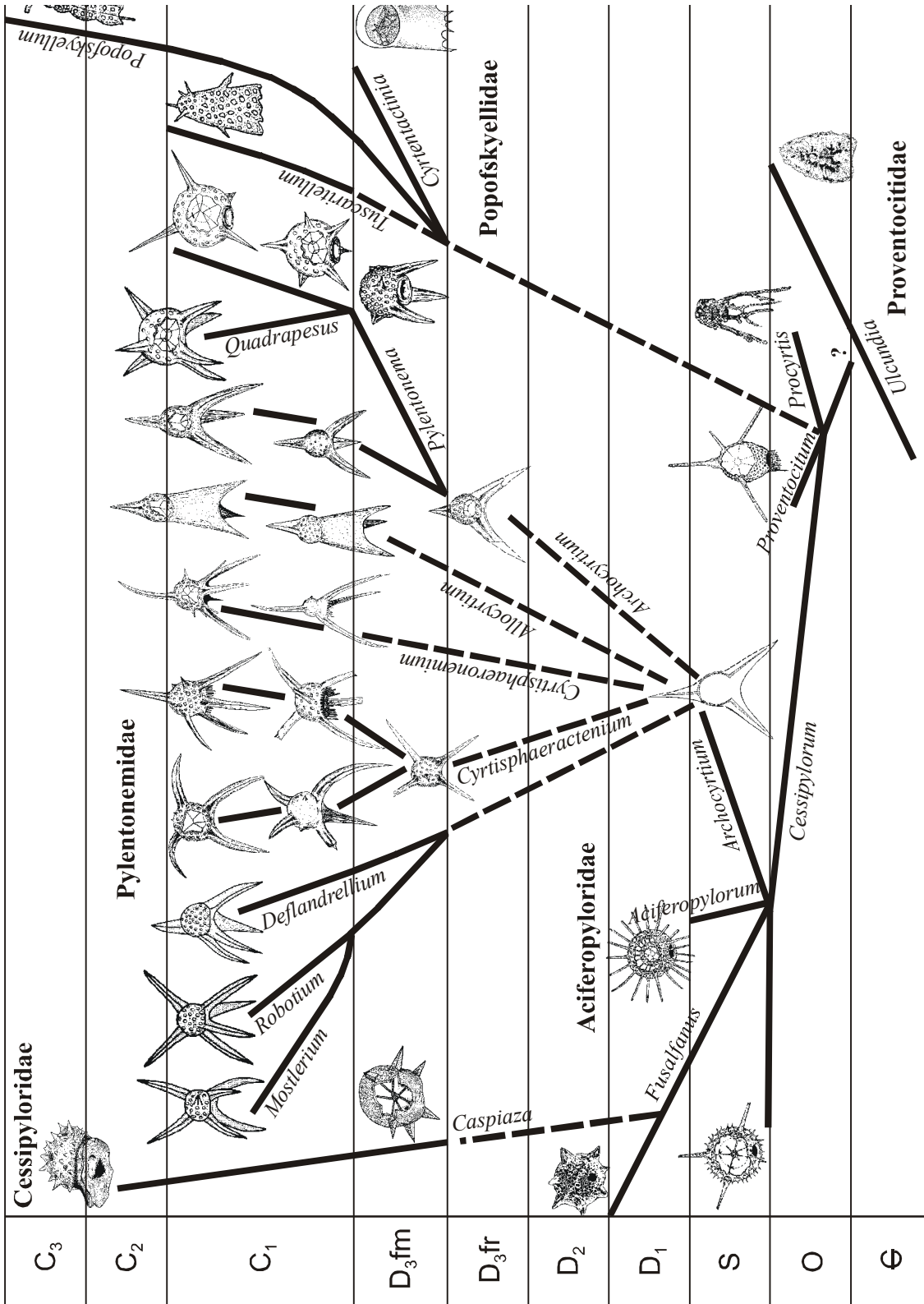


Рис. 1. Эволюция отряда Pylomatariata в палеозое

нельзя рассматривать эти группы отдельно от бентосных... Вероятно, предки всех радиолярий имели минеральный скелет как приспособление к бентосному образу жизни» [Петрушевская, 1981, с. 16].

Надсемейство *Pylentonemoidea*. Это большое и разнообразное надсемейство отделилось от *Cessipyloroidea* в начале силура (см. рис. 1). Общая эволюция надсемейства пошла по пути развития в аборальной части скелетов одной или двух длинных трехгранных основных игл. Пиломное отверстие раковин окаймлено тремя или четырьмя массивными трехгранными основными иглами и часто большим числом тонких, стержневидных дополнительных игл. Радиолярии с таким типом строения скелета просуществовали с начала силура до конца раннего мела. Девон и особенно ранний карбон были временем расцвета семейства *Pylentonemidae* (9 родов). На долю *Popofskyellidae* (3 рода) и *Cessipyloridae* (2 рода) приходится, соответственно, только 14 и 10 %.

Представители рода *Allocyrtium* отличаются развитием пластинчатой скелетной ткани на трех основных иглах, обрамляющих пиллом, что придает раковине удлинненно-коническую форму. Появление в раннем карбоне таких раковин, вероятно, было одной из попыток бентосных организмов к переходу, по крайней мере, к гемипланктонному образу жизни в придонных водах. В поздней юре эту попытку повторили представители семейства *Vallupinae*.

Морфологические новоприобретения *Pylentonemoidea* позволили им просуществовать самое длительное время среди *Pylomariata*, т. е. с силура по ранний мел включительно.

Заключение

Сложную историю развития радиолярий в позднем палеозое удобнее иллюстрировать на примере эволюционных преобразований у пилломариат, поскольку именно эта сравнительно небольшая группа радиолярий демонстрирует основные тенденции в общем русле изменений у радиолярий – возникновение новых структур, ускоренное и замедленное развитие, вспышки биоразнообразия, угасание и вымирание.

Девон – ранний карбон характеризуется одним общим планом развития скелетов у пористых *Sphaerellaria*, губчатых *Spumellaria* и радиолярий с пилломом из отряда *Pylomariata*. В надсемействах *Proventocitoidea*, *Cessipyloroidea*, *Popofskyelloidea* и *Pylentonemoidea* за

время их существования сформировался в общих чертах населяемый тип устройства скелета, характеризующийся прежде всего наличием первичной спиккулы со стабилизированным числом и морфологией лучей (игл), а также гетерополярной внешней раковинкой с пилломом и устьем, которая подразделяется на отдели (сегменты, камеры). Дальнейшая эволюция населяемых, протекавшая в мезозое и кайнозое и опиравшаяся на морфологический базис, найденный палеозойскими представителями отряда *Pylomariata*, привела к возникновению огромного количества разных вариантов топологии спиккулы, способов ее крепления к скелету, числа и формы сегментов раковинки, числа и формы наружных игл и т. д.

В среднем карбоне – перми отмечаются стабилизация в формировании пористых *Sphaerellaria*, некоторое замедление в развитии губчатых *Spumellaria*, постепенное угасание иглистых *Aculearia*, резкое сокращение разнообразия радиолярий с пилломом из отряда *Pylomariata*. Переход от холодного климата палеозоя к теплему климату мезозоя ознаменовался на границе перми и триаса катастрофическим по своим масштабам вымиранием 78,1 родов и 81,1 % видов радиолярий.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и РФФИ (проекты № 06-05-65022; № 07-04-00649).

Список литературы

- Афанасьева М.С.* Радиолярии семейства *Pylentonemidae* // Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 22-35.
- Афанасьева М.С.* Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир, 2000. 480 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
- Добрецов Н.Л.* Корреляция биологических и геологических событий в истории Земли и возможные механизмы биологической эволюции // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 4-15.
- Назаров Б.Б.* Радиолярии нижнего-среднего палеозоя Казахстана (методы исслед., систематика, стратигр. знач.). Тр. ГИН АН СССР. М.: Наука, 1975. Вып. 275. 202 с.
- Назаров Б.Б.* Радиолярии палеозоя. Практическое руководство по микрофауне

СССР. Л.: Недра, 1988. Т. 2. 232 с.

Петрушевская М.Г. О происхождении радиолярий // Зоол. журн. 1977. Т. 56. Вып. 10. С. 1448-1458.

Петрушевская М.Г. Саркодовые над-класса Actinopoda Calkins, 1909: система и филогения // Систематика, эволюция и стратиграфическое значение радиолярий. М.: Наука, 1981. С. 10-17.

Петрушевская М.Г. Радиоляриевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.

Чумаков Н.М. Периодичность главных ледниковых событий и их корреляция с эндогенной активностью Земли // Докл. РАН. 2001. Т. 378. № 5. С. 656-659.

Afanasieva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V et al. Radiolarians in the geological Record / Paleontological J. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. 135-392.

Aita Y., Bragin N.Yu. Non-Tethyan Triassic Radiolaria from New Zealand and Northeastern

Siberia // Geodiversitas. 1999. V. 21. № 4. P. 503-526.

De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P et al. Radiolarians in the sedimentary record. Amsterdam: Gordon and Breach Science Publishers, 2001. 533 p.

Hornng-sheng Mii, Grossman E.L., Yancey T.E. Carboniferous isotope stratigraphies of North America: Implications for carboniferous paleoceanography and Mississippian glaciation // GSA Bull. 1999. V. 111. № 7. P. 960-973.

Grossman E.L., Bruckschen P., Hornng-sheng M. et al. Carboniferous paleoclimate and global change: isotopic evidence from the Russian Platform // Carboniferous stratigraphy and paleogeography in Eurasia. Ekaterinburg: UB RAS, 2002. P. 61-71.

Kozur H., Mostler H. Beitrage zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil. IV // Geol. Paldont. Mitt. Innsbruck. 1981. Sonderbd. S. 1-208.