

ПОЛЫЕ ИГЛЫ В СКЕЛЕТАХ ИСКОПАЕМЫХ РАДИОЛЯРИЙ И ИХ ВОЗМОЖНОЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

М. С. Афанасьева¹, Э. О. Амон

Иглы в микроскопических кремневых скелетах радиолярий-полицистин являются одной из важнейших особенностей морфологии, при их участии возникает фантастическое разнообразие конструкций скелетов радиолярий. Согласно представлениям неонтологов, внешние иглы скелета часто функционально связаны с аксоподиями и служат опорой для их проксимальных частей. Аксоподии протягиваются вдоль лучей внутренней сферы и выходят за пределы внешней оболочки через крупные поры у основания радиальных игл. Не менее важна роль игл и для поддержания эуплазматических образований.

Форма основных игл скелетов радиолярий очень разнообразна: стержневидные, конусовидные или граненые с различным сечением граней, осложненные развитием дополнительных боковых иглочек-апофизов [2–4, 8]. Как правило, иглы всех радиоля-

рий относительно прямые и одиночные. Однако нередко встречаются двойные и изогнутые иглы, а также многие другие причудливо-разнообразные конфигурации. Иногда радиальные иглы ветвятся или беспорядочно, или с сохранением осевой иглы, или дихотомически. Боковые отростки игл (апофизы) могут иметь сходные с иглой толщину и форму или отличаться от нее. Кроме этого, среди радиолярий очень распространены формы с иглами, обрастающими скелетной тканью внешней оболочки скелета. Размеры основных игл меняются от 15 до 470 мкм.

В подавляющем большинстве случаев иглы у радиолярий сплошные. Но иногда среди основных игл радиолярий наблюдаются полые трубковидные радиальные образования, имеющие внутри полый канал или полость (рис. 1, табл. I). Полые иглы у представителей всех классов радиолярий-полицистин

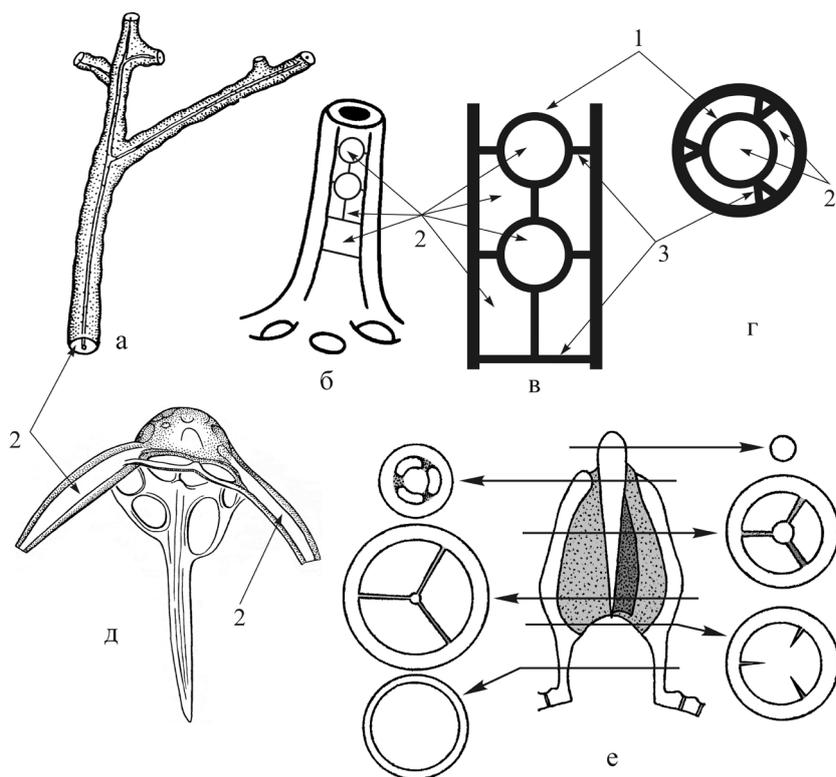


Рис. 1. Полые иглы скелета Polycystina.

а – субцилиндрическая, неупорядочно ветвящаяся игла или перекладина скелета; б – коническая; в, г – схема строения полых иглы: в – поперечное сечение, г – продольное; 1 – капсулы, 2 – полости, 3 – пластинчатые септы; д – полые иглы-“ноги” у *Archipilium orthopterum* Naeckel; е – схема строения полых игл подсемейства *Capnuchosphaerinae* на примере *Capnuchosphaera lea* De Wever, 1979, показывающая основные структурные элементы иглы на разных уровнях поперечных срезов (обозначено стрелками) (а, б – по [7] с дополнениями; д – по [6]; е – по [10]).

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, г. Москва; e-mail: afanasieva@paleo.ru

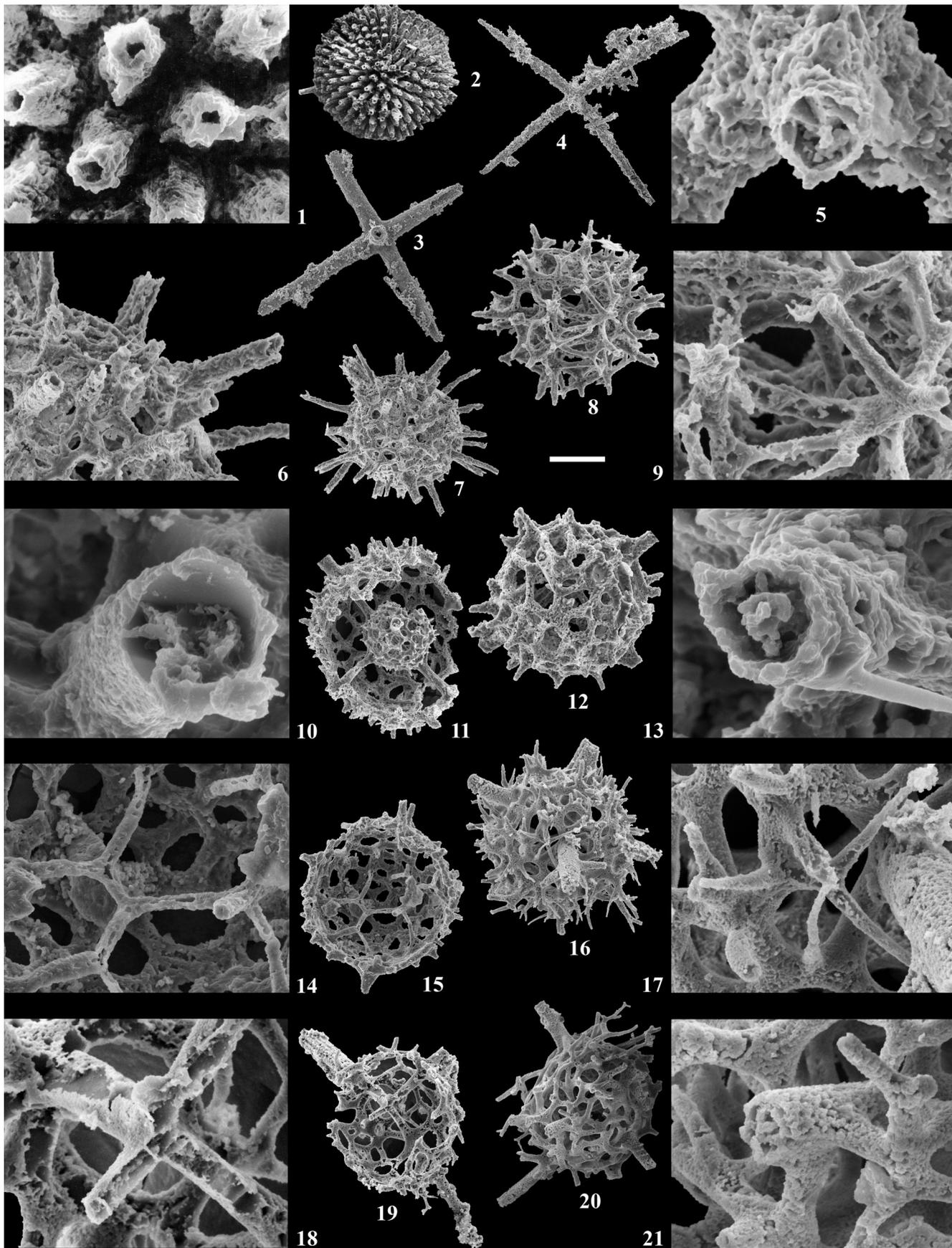


Таблица I. Полые иглы в скелетах радиолярий.

Средний ордовик, лландейльский ярус: Восточный Казахстан, Юго-Западное Предчингизье, р. Чаган – фиг. 1, 2. Нижний карбон, верхнетурнейский подъярус: Оренбургское Предуралье – фиг. 2. Средний девон, верхний эйфель: формация Хотеч, Пражский бассейн, Чешская Республика – фиг. 3, 4. Верхний девон, нижнефаменский подъярус: Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник-Ю (Пальникское месторождение), обр. 101/593 – фиг. 6, 7, обр. 101/594 – фиг. 8–15; Средний Урал, Пермский край, р. Вильва, к юго-востоку от г. Гремячинск, обр. к-25 – фиг. 16–21.

Фиг. 1, 2. *Anakrusa myriacantha* Nazarov, 1977, экз. ГИН, № 4333: 1 – (штрих = 30 мкм), 2 – (штрих = 157 мкм).

Фиг. 3–5. *Palacantholithus stellatus* Deflandre, 1973: 3 – экз. ПИН, № 5247/15673 (штрих = 126 мкм); 4, 5 – экз. ПИН, № 5323/15985: 3 – (штрих = 110 мкм), 5 – фрагмент (штрих = 13 мкм).

Фиг. 6, 7. *Astroentactinia crassata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5312/15914: 6 – фрагмент (штрих = 29 мкм), 7 – (штрих = 86 мкм).

Фиг. 8, 9. *Tetragregon quadrispinosa* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5312/15721: 8 – (штрих = 46 мкм), 9 – фрагмент (штрих = 13 мкм).

Фиг. 10, 11. *Bientactinosphaera zuraevi* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5312/15732: 10 – фрагмент (штрих = 5 мкм), 11 – (штрих = 68 мкм).

Фиг. 12, 13. *Entactinia bella* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5312/15760: 12 – (штрих = 50 мкм), 13 – фрагмент (штрих = 5 мкм).

Фиг. 14, 15. *Polyentactinia rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5312/15765: 17 – фрагмент (штрих = 18 мкм), 18 – (штрих = 59 мкм).

Фиг. 16, 17. *Haplentactinia rhinophyusa* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5369/15618: 16 – (штрих = 62 мкм), 17 – фрагмент (штрих = 13 мкм).

Фиг. 18–21. *Haplentactinia alekseevi* Afanasieva, 2000: 18, 19 – экз. ПИН, № 5369/15619: 18 – фрагмент (штрих = 13 мкм), 19 – (штрих = 59 мкм); 20, 21 – экз. ПИН, № 5369/15637: 20 – (штрих = 62 мкм), 21 – фрагмент (штрих = 12 мкм).

(Aculearia, Stauraxonaria, Sphaerellaria, Spumellaria и Nassellaria) встречаются редко, поэтому неудивительно, что большинство специалистов не придавали им большого значения и “не замечали” их. Весьма показательно в этом отношении высказывание М.Г. Петрушевской: “Долгое время считалось, что Phaeodaria и Sticholonchea отличаются от радиолярий Nassellaria и Spumellaria тем, что у первых радиальные иглы полые, а у Nassellaria и Spumellaria всегда сплошные” [6, с. 16].

На полые каналы впервые обратил серьезное внимание Ж. Дефляндр, выявив их у представителей рода *Nothotripodiscinus* Deflandre (= *Archipilium* Naeskel) (см. рис. 1д). Базируясь на признаке наличия канала, проходившего у этих видов внутри каждой из трех игл-“ног”, он предложил выделение нового семейства *Nothotripodiscidae* [11]. Несколько позднее М.Г. Петрушевская подтвердила факты присутствия таких образований у радиолярий-сфереллярий и у представителей класса Nassellaria (сем. *Lychnocaniidae*) [5, 6].

М.Г. Петрушевская считала, что радиальные иглы с внутренним каналом архаичны и нетипичны для кайнозойской фауны радиолярий Nassellaria, Sphaerellaria и Spumellaria. Она заметила, что есть формы, у которых канал, проходящий в проксимальной части в центре иглы, затем смещается к краю и открывается не на дистальном конце, а на боковой поверхности. Такие сравнительно короткие каналы мало чем отличаются от обычных пор, которые находятся у основания иглы и служат, вероятно, для выхода аксоподий [5, 6]. Предполагается, что исходными радиальными образованиями у радиолярий были субцилиндрические или конические полые иглы (см. рис. 1а–в, е). Внутри трубок или во внутреннем канале игл должна проходить аксоподия или пучок аксоподий. Подобное строение игл чаще встречается у представителей подтипа Collodaria (*Collosphaeridae*), реже у полицистин из класса Nassellaria (см. рис. 1д). У сферических полицистин такое образование, как игла-трубка, не получило широкого распространения [7].

Согласно нашим наблюдениям [1–4] полые иглы действительно редки, но их можно встретить (таблица) у меловых и палеогеновых радиолярий из классов Stauraxonaria и Nassellaria и у многих представителей радиолярий палеозоя из классов Aculearia, Sphaerellaria и Spumellaria, которые обладали подобным строением игл (см. табл. I, фиг. 1–7, 10–13, 21), стержневидных переключин скелета (см. табл. I, фиг. 9, 17) и внутренней спикулы (см. табл. I, фиг. 14, 18).

В нашей коллекции имеется около двух десятков видов ископаемых радиолярий с полыми иглами из разных систем фанерозоя (табл. 1), однако реальное количество таксонов радиолярий с такими образованиями намного больше, скорее всего на порядок. Тем не менее, если учесть, что ископаемых и современных видов радиолярий насчитывается около 5 тыс., то это очень небольшая величина – менее 1%.

Строение полых игл различно – они могут представлять собой простые полые трубки (см. табл. I, фиг. 1–3, 6, 7, 14, 15), но могут быть устроены намного сложнее (см. табл. I, фиг. 4, 5, 8–13, 16–21).

Некоторые полые иглы, по крайней мере, в своей проксимальной трети, осложнены развитием особых округлых капсул (см. рис. 1б–г; табл. I, фиг. 10, 13), которые поддерживаются точно по центру иглы радиальными пластинчатыми септами (см. рис. 1б, в; табл. I, фиг. 5, 9, 10, 13, 17, 18, 21), нередко сдвоенными (см. рис. 1г; табл. I, фиг. 5, 10). Капсулы полые (см. табл. I, фиг. 10). Если же они сплошные (см. табл. I, фиг. 13), то это, скорее всего, явление вторичное, как результат зарастания в процессе фоссилизации и диагенеза. Цепочки капсул, следуя друг за другом, протягиваются вдоль главной оси полых иглы (см. табл. I, фиг. 9, 18). Толщина стенки капсулы сравнима с толщиной стенки полых иглы или несколько меньше ее (см. рис. 1в, г;

Таблица 1. Виды радиолярий с полыми иглами

Класс	Отряд	Вид
Sphaerellaria Haeckel, 1881, emend. Afanasieva et Amon, 2005	Anakrusata Nazarov, 1977	<i>Anakrusa myriacantha</i> Nazarov, 1977, ордовик
	Inaniguttata Nazarov et Ormiston, 1984	<i>Inanigutta dasysa</i> (Nazarov, 1976), ордовик
	Entactiniata Riedel, 1967	<i>Astroentactinia crassata</i> Nazarov, 1975, девон
		<i>Bientactinosphaera zuraevi</i> Afanasieva et Amon, 2011, девон
		<i>Entactinia bella</i> Afanasieva et Amon, 2011, девон
		<i>Entactinia paula</i> Foreman, 1963, девон
Spumellaria Ehrenberg, 1875, emend. Afanasieva et Amon, 2005	Cancelliata Afanasieva et Amon, 2003	<i>Haplentactinia alekseevi</i> Afanasieva, 2000, девон
		<i>Haplentactinia rhinophyusa</i> Foreman, 1963, девон
		<i>Polyentactinia circumretia</i> Nazarov et Ormiston, 1993, девон
		<i>Polyentactinia rudihispida</i> Nazarov et Ormiston, 1993, девон
	Spongiata Afanasieva et Amon, 2003	<i>Tetragregnon quadrispinosa</i> (Foreman, 1963), девон
Stauroxonaria Afanasieva et Amon, 2005	Spongodiscata Haeckel, 1881	<i>Stylodictya carteri</i> Amon, 2000, мел
		<i>Stylodictyon composita</i> (Kozlova, 1966), палеоген
		<i>Tholodiscus fresnoensis</i> (Foreman, 1963), мел
Aculearia Afanasieva 1999, emend. Afanasieva et Amon, 2003	Fasciculata Afanasieva et Amon, 2003	<i>Palacantholitus stellatus</i> Deflandre, 1973, девон, карбон
		<i>Palaeoscenidium scaurum</i> Afanasieva, 2000, девон
Nassellaria Ehrenberg, 1847, emend. Afanasieva et Amon, 2005	Cyrtidinata Haeckel, 1881	<i>Lychnocanium bellum</i> (Clark et Campbell, 1942), палеоген

табл. I, фиг. 10). Внутренняя поверхность полый иглы гладкая, а внутренняя и внешняя поверхности капсул неровные, с мелкими бугорками и выступами (см. табл. I, фиг. 10, 13).

Похожие полые иглы развиты у средне-поздне-триасовых представителей подсемейства *Capnuchosphaerinae* (см. рис. 1e) [10]. Здесь иглы в основании толстые, полые, средняя часть игл – вздутая, нередко винтообразная. Иглы разделены внутренними вертикальными перегородками на три канала, которые открываются в нижнюю часть иглы тремя порами. Концы игл – тонкие, стержневидные.

Функциональное и физиологическое назначение подобных капсул не ясно. Гипотетически возможно, что такие образования могли быть частью общего гидростатического аппарата, позволявшего индивидуальному организму:

1) менять горизонт пребывания в толще воды, избегая неблагоприятных сезонных внешних воздействий (похолодание и др.);

2) мигрировать в поисках пищи вслед за фито- и бактериопланктоном в его суточном цикле;

3) ориентировать тело в водном пространстве в процессе охоты для захвата живых микроорганизмов или пищевых частиц.

Эта гипотеза не лишена оснований, так как уже давно замечены вертикальные миграции современных радиолярий в толще воды на десятки метров

с суточной и сезонной регулярностью [4, 7, 9, 11]. А. Мацуока наблюдал не менее четырех поведенческих стратегий различных радиолярий при поимке пищи (последней служат органическая взвесь, бактерии, динофлагелляты, диатомеи и др.) [13], минимум две из которых требуют особой ориентировки тела в пространстве и связаны с целенаправленными перемещениями в толще воды.

Известно, что для обеспечения гидростазиса, то есть для взвешенного равновесного флотирования (парения) в морской воде, в организме радиолярий есть особые функциональные приспособления – точечные жировые включения, лизосомы, газовые вакуоли. Кроме того, дополнительно используются различные выросты, лопасти, иглы и иголки скелета, способствующие парашютированию и “зацеплению, заякориванию” скелета за вязкую для радиолярий морскую воду.

Полые иглы, рассматриваемые в настоящей работе, служат для этой же цели (флотирования). Внутренние полости капсул в полых иглах могли быть заполнены газом или, скорее всего, жидкой субстанцией, по плотности меньшей, чем средняя плотность эктоплазмы. Внутренняя же полость самой полый иглы могла быть заполнена эктоплазмой. Таким образом, капсулы играли роль цистерн, заполненных более легкой жидкой субстанцией.

Такие капсулы, давая организму дополнительную плавучесть, могли обеспечивать целенаправ-

ленное ориентирование тела радиолярии в водном пространстве. Здесь уместна аналогия с аммонитами, у которых нежилые камеры раковины заполнены газом, что позволяет им плавать в любых направлениях.

Закономерен вопрос, сколько таких гидростатических приспособлений – полых игл – требуется одному, отдельно взятому, организму, даже в условиях, если организм обладает многоиглистым скелетом? Скорее всего, немного, – одна, две, три, до пяти. Для перемены глубины, в принципе, достаточно одной иглы, но если имеются две иглы или более, то они должны располагаться не биполярно, а монополярно, то есть размещаться, концентрироваться у одного из полюсов (см. табл. I, фиг. 6, 7). Одна, две или более таких полярных полых игл могут поднимать организм вверх наподобие аэростата с нагреваемым воздухом (опускать вниз). Если исходить из принципа минимакса (то есть достижения максимального результата при минимальных затратах энергии или вещества), то трех игл достаточно для обеспечения парения на заданной глубине и ориентировке тела в водном пространстве. Причем иглы должны располагаться по направлениям классической трехлучевой спикулы. При таком расположении полых игл организм парит, причем во вполне определенном положении, с особой ориентацией в пространстве.

В ископаемом состоянии полые иглы и, особенно, полые иглы с цепочками капсул встречаются исключительно редко. Большёй частоте их находок препятствуют особенности процессов фоссилизации, которые стирают из геологической летописи редкие явления жизни.

Возникновение полых игл в кембрии связано с переходом радиолярий к планктонному образу жизни. Их сравнительно небольшое распространение среди радиолярий акулеарий и сфереллярий в кембрии и ордовике связано, очевидно, с особыми требованиями к условиям обитания. Позднее морфогенез полых образований повторялся неоднократно на протяжении всего фанерозоя, вплоть до современности, поэтому их вряд ли можно считать полнотью архаичными.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем” и РФФИ (проект № 10-04-00143).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амон Э.О. Верхнемеловые радиолярии Урала // Матлы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 5. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2000. 209 с.
2. Афанасьева М.С. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир, 2000. 480 с.
3. Афанасьева М.С. Скелет радиолярий: морфология игл, внутреннего каркаса и первичной внутренней сферы // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 3–14.
4. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
5. Петрушевская М.Г. Строение скелетных игл у радиолярий Spumellaria и Nassellaria // Зоол. журн. 1975. Т. 54. Вып. 11. С. 1715–1718.
6. Петрушевская М.Г. Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука, 1981. 406 с.
7. Петрушевская М.Г. Радиоляриевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.
8. Afanasiyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. Radiolarians in the geological Record // Paleontol. Journ. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
9. Boltovskoy D., Kling S.A., Takahashi K., Björklund K. World Atlas of Distribution of Recent Polycystina (Radiolaria) // Palaeontol. Electronica. 2010. V. 13, Iss. 3. 230 p.; http://palaeo-electronica.org/2010_3/215/index.html
10. De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P., et al. Radiolarians in the Sedimentary record. N. Y.: Gordon and Breach Science Publishers, 2001. 533 p.
11. Deflandre G. Nothotripodiscinus nov. gen. Radiolaire (?) aberrant a skelette creux d'une vase du Pacifique tropical, type d'une famille nouvelle, Nothotripodiscidae de position systematique incertaine // C. R. Acad. Sci. Paris. 1972. gr. D. T. 257. P. 229–232.
12. Itaki T., Matsuoka A., Yoshida K. Late spring radiolarian fauna in the surface water of Tassha, Aikawa Town, Sado Island, central Japan // Sci. Rep. Niigata Univ. 2003. Ser. E (Geology). V. 18. P. 41–50.
13. Matsuoka A. Skeletal morphology and feeding behavior: toward reconstruction of marine ecosystems in the Phanerozoic // InterRad 11 & Triassic Stratigraphy Symposium. Abstracts. Wellington, New Zealand. 2006. P. 89.