

*Становление скелета  
и биоминерализация*



# Гео-биологические системы в прошлом

Программа Президиума РАН  
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»

Научно-образовательный центр ПИН РАН  
Научно-образовательный центр ИНМИ РАН

## СТАНОВЛЕНИЕ СКЕЛЕТА У РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ И БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

Москва  
ПИН РАН  
2014

ISBN 978-5-903825-24-0

УДК 562/569

Становление скелета у различных групп организмов  
и биоминерализация в истории Земли.

Отв. ред. С.В. Рожнов.

Серия «Гео-биологические процессы в прошлом».

Москва, ПИН РАН, 2014. 234 с. (65 ил.,

13 фототабл., 9 текст. табл.).

<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>

ISBN 978-5-903825-24-0

Редакционный совет серии:

академик А.Ю. Розанов (ПИН РАН, Москва)

академик Н.Л. Добрецов (ИГиМ СО РАН, Новосибирск)

академик Н.А. Колчанов (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск)

чл.-корр. РАН А.В. Лопатин (ПИН РАН, Москва)

д.б.н. Озернюк Н.Д. (ИБР РАН, Москва)

д.б.н. Н.В. Пименов (ИНМИ РАН, Москва)

д.б.н. А.Г. Пономаренко (ПИН РАН, Москва)

чл.-корр. РАН С.В. Рожнов (ПИН РАН, Москва)

Ответственный редактор С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-24-0

© Коллектив авторов

© ПИН РАН, 2014

© А.А. Ермаков (обложка)

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Предисловие. С.В. Рожнов</i>	4
<i>Л.И. Мирошниченко, О.В. Хабарова. Космофизическая ситуация в эпоху Кембрийского эволюционного взрыва</i>	6
<i>Е.А. Серезжникова. Скелетные образования проблематичных низших многоклеточных вендского (эдиакарского) периода</i>	14
<i>А.И. Антошкина, Е.С. Пономаренко. Биоиндуцированная крустификация как реакция позднекаменноугольно-раннепермских рифовых экосистем на изменения биосферы</i>	44
<i>Л.В. Леонова, Т.В. Литвинова, С.П. Главатских. Специфичные микроагрегаты и проблематичные микрофоссилии – спутники биохемогенных пород</i>	63
<i>В.А. Лучинина, А.А. Терлеев. Особенности минерализации известковых водорослей при переходе к фанерозойской биосфере</i>	72
<i>М.С. Афанасьева, Э.О. Амон. Биоминерализация скелетов радиолярий</i>	82
<i>М.С. Афанасьева, Э.О. Амон. Фоссилизация скелетов радиолярий</i>	104
<i>С.В. Попов. Формирование раковины двустворчатых моллюсков и ее микроструктура</i>	132
<i>Т.Б. Леонова. Особенности построения скелета аммоноидей</i>	155
<i>А.А. Мадисон. Первичный слой у некоторых брахиопод подтипа Rhynchonelliformea</i>	172
<i>Г.Т. Ушатинская. С чем могли быть связаны различия в минеральном составе раковин у древних брахиопод</i>	186
<i>А.И. Кокорин, Г.В. Миранцев, С.В. Рожнов. Особенности формирования скелета иглокожих</i>	200
<i>А.Н. Соловьев. Скелет морских ежей</i>	214

## *ПРЕДИСЛОВИЕ*

В этом сборнике (выпуске) опубликованы материалы конференции «Становление скелета у различных групп организмов и биоминерализация в истории Земли», которая проходила в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН 24–25 апреля 2014 г. в рамках программы «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы». В докладах были рассмотрены проблемы построения минерального скелета и биоминерализации у различных групп организмов.

Скелет, по-видимому, является неотъемлемой частью любого живого существа, так как именно благодаря ему выполняется необходимое для жизни свойство – обособление от внешней среды, компартментализация. Скелет может быть органическим и минерализованным, возникающим благодаря биоминерализации. Под биоминерализацией понимают процесс, в котором живые существа являются причиной формирования минералов. Этот процесс может быть биологически контролируемым, как у большинства эукариот и некоторых прокариот, или пассивным, индуцирующим отложение минералов, как у большинства прокариот. Органический скелет, как и минерализованный, выполняет несколько функций, среди которых первое место занимает опорная функция, позволяющая животному держать определенную форму и сохранять пространственное соотношение между мягкими органами. Не менее важна и защитная функция, позволяющая ограничить влияние на организм некоторых факторов внешней среды, хищников и паразитов. Мало изучена третья функция минерализованного скелета – депо тех или иных элементов и прежде всего кальция, играющего огромную роль в организме животных. Эта последняя функция во многих случаях могла быть физиологической основой появления, например, карбонатного скелета.

Основными материалами для построения минерального скелета служат карбонат кальция в виде кальцита или арагонита, окись кремния и фосфат кальция в виде гидроксиапатита. Благодаря таким минеральным скелетам, и прежде всего карбонатному, мы можем относительно полно составить палеонтологическую летопись развития органического мира в фанерозое. Все эти три основных типа минерального скелета появились у многих высших таксонов многоклеточных животных почти одновременно в раннем кембрии. Поэтому эволюционный кембрийский взрыв нередко называют «кембрийской скелетной революцией». В это же время появился кремневый скелет у радиолярий, но карбонатный скелет у фораминифер появился только в девоне. Каковы были причины скелетной революции и чем обусловилась ее задержка у фораминифер и многих других одноклеточных? Об этом ведутся острые дискуссии. В качестве причины выдвигаются на первый план геохимические изменения в океане, защита от хищников и стабилизация внутренней среды организма. На мой взгляд, основной причиной скелетной революции было взрывное формирование планов строения в кембрии основных групп животных, в которые в качестве неотделимого признака входил и упроченный минерализованный скелет. Другие факторы служили лишь фоном для этой основной причины, влиявшим, скорее, на степень минерализации и основные особенности скелета. Как бы то не было, внимание, которое было уделено разным аспектам скелетизации животных во время этой конференции, мы надеемся, позволит оживить в России интерес к новым исследованиям в этой активно развивающейся в мире области исследований.

*С.В. Рожнов*

## **КОСМОФИЗИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ В ЭПОХУ КЕМБРИЙСКОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО ВЗРЫВА**

**© 2014 Л.И. Мирошниченко, О.В. Хабарова**

*Институт земного магнетизма и распространения радиоволн  
им. Н.В.Пушкова РАН (ИЗМИРАН)  
leonty@izmiran.ru*

По имеющимся литературным данным рассматривается космофизическая ситуация вблизи Земли в эпоху Кембрийского эволюционного взрыва. В частности, некоторые астрофизические данные указывают на то, что около 500 миллионов лет назад Солнце вошло в галактический рукав Персея с повышенной звездной населенностью, где и находилось в течение нескольких десятков миллионов лет. Согласно немногочисленным метеоритным данным, средний уровень интенсивности галактических космических лучей (ГКЛ) в этот период был значительно выше, чем в межрукавном пространстве, до вхождения Солнца в рукав Персея. В дальнейшем поток ГКЛ также изменялся в пределах 25–135 % при последующих пересечениях других галактических рукавов. Эти вариации определенным образом коррелировали с периодами глобальных потеплений и похолоданий (оледенений), но однозначного соответствия не обнаружено. К сожалению, точность определения потока ГКЛ по метеоритным данным колеблется в пределах от множителя 0.3 до 1.5. Для более определенных выводов нужны дополнительные данные и моделирование переноса ГКЛ с учетом их характерного времени жизни  $\sim 10\div 100$  миллионов лет, учет вклада вспышек сверхновых и вероятности гигантских возрастных потоков солнечных космических лучей (СКЛ). Нельзя исключить также влияния геомагнитных инверсий, осцилляций положения Солнца в Галактике и других (пока неизвестных) факторов.

### **ВВЕДЕНИЕ**

С момента возникновения жизни в истории развития органического мира Земли произошло несколько важнейших событий, определивших дальнейшую эволюцию биосферы. Среди них надо отметить, в первую очередь, появление эукариот и многоклеточных организмов. Около

500–600 млн. л. н. (Розанов, 1986) многоклеточные организмы впервые получают возможность строить скелет, и с тех пор органический мир Земли приобретает черты, все более сходные с современными. Этот переломный период получил название Кембрийского эволюционного взрыва. С точки зрения палеонтологии, Кембрийский взрыв – это внезапное (в геологическом масштабе времени) появление в раннекембрийских отложениях окаменелостей (около 540 млн. л. н.) представителей многих подразделений животного царства. При этом их окаменелости или окаменелости их предков в докембрийских отложениях начисто отсутствовали.

По мере накопления палеонтологических данных, как известно, предпринималось множество попыток объяснить причины подобного «взрывного» развития, а сама интерпретация Кембрийского взрыва неоднократно изменялась. Среди «внешних» (небиологических) причин взрыва до сих пор рассматривались четыре основных гипотезы, опирающиеся на концепцию изменения окружающей среды: 1) рост концентрации кислорода («кислородная катастрофа»); 2) глобальное оледенение; 3) флуктуации изотопного состава углерода (глобальный «парниковый эффект»); 4) внешнее (метеоритное, астероидное) воздействие.

Насколько нам известно, ни одна из этих непосредственных причин сама по себе не может объяснить всю совокупность данных о Кембрийском взрыве. С другой стороны, некоторые из гипотез, в свою очередь, настоятельно требуют привлечения внешних факторов (например, оледенение Земли из-за вариаций активности Солнца или прохождения Солнечной системы через межзвездное пылевое облако). Поэтому представляется целесообразным рассмотреть некоторые астрофизические аспекты данной проблемы, которые редко обсуждаются в литературе с позиций современного знания о структуре Галактики и динамике звезд, о галактических космических лучах (ГКЛ), об активности Солнца и других внеземных факторах.

О космофизических (астрофизических) условиях, в которых произошел Кембрийский взрыв, пойдет речь в этой краткой заметке.

### ЧТО НАДО УЧИТЫВАТЬ?

Если возраст Земли ( $4.8 \times 10^9$  лет) принять за сутки, то жизнь на Земле существует всего 17.5 часа, млекопитающие – 30 минут, а человек – только последние 18 секунд. Кембрийский взрыв по этой шкале случился 2.7 часа назад, а возраст ГКЛ, которые приходят к Земле и регистрируются в настоящее время, не превышает 30 мин. Эту специфическую временную шкалу надо иметь в виду всякий раз, когда мы пытаемся сопоставить какие-то факты в геологической истории Земли и эволюции биосферы. Что именно могло быть вовлечено в Кембрийский взрыв? Какие астрофизические факторы (условия) могут иметь значение для кембрийской проблемы?



К числу таких факторов «космической погоды» и «космического климата» следует отнести, прежде всего, положение Солнца (и всей Солнечной системы) среди других звезд нашей Галактики – «Млечного Пути». Установлено, что Галактика состоит из нескольких «рукавов» (Vallee, 2005), где звездная населенность и поток ГКЛ выше, чем в пространстве между рукавами. При этом важна частота вспышек Сверхновых звезд, которые считаются основным источником ГКЛ. В орбитальном движении вокруг центра Галактики Солнце не только пересекает звездные рукава, но и несколько меняет свое положение (осциллирует) относительно плоскости Галактики (Gillman, Erenler, 2008).

Как известно, земная атмосфера постоянно подвергается бомбардировке космических лучей галактического или солнечного происхождения (ГКЛ и СКЛ). Из-за временных вариаций их потоков вторжение КЛ в атмосферу Земли приводит к понижению (повышению) ионизации воздуха. Тем самым космические лучи могут активно влиять на состав атмосферы, ее электрическое состояние и, в конечном счете, на ее динамику, погоду и климат. Поток ГКЛ у Земли, в целом, антикоррелирует с уровнем солнечной активности (СА) с периодом около 11 лет (их интенсивность максимальна в эпоху минимума СА). Большие потоки СКЛ появляются на орбите Земли спорадически, после мощных возмущений в атмосфере Солнца; их связь с уровнем СА не столь однозначна, как в случае ГКЛ, а частота событий определяется динамикой солнечных магнитных полей (более подробно характеристики КЛ описаны Мирошниченко, 2011; Обридко и др., 2013).

Следует учитывать, что степень воздействия КЛ на биосферу существенно зависит от толщины и состава атмосферы. На данный момент живые существа на поверхности Земли испытывают воздействие лишь вторичных космических лучей. В начале же своего развития биосфера подвергалась жесткому прямому облучению, если не губительному, то вызывающему повсеместные мутации. Таким образом, по совокупности изученных эффектов, КЛ можно считать одним из основных постоянно действующих биотропных агентов космической погоды (Miroshnichenko, 2013).

В период Кембрийского взрыва атмосфера сильно отличалась как от современной, так и от первичной. Однако уточнение ее параметров и численная оценка потенциального мутагенного воздействия КЛ в конкретную геологическую эпоху – до сих пор нерешенная задача. В данной работе мы лишь качественно обрисовываем изменения интенсивности КЛ в обсуждаемый период времени.

Другой важный космофизический фактор – это активность Солнца. Циклические вариации общего уровня активности влияют, в частности, на величину потока ГКЛ внутри Солнечной системы, тогда как спорадические вариации (вспышки и корональные выбросы массы – КВМ) сопровождаются усиленными потоками СКЛ и геомагнитными бурями. В геологическом масштабе времени неизбежно наложение вариаций солнечной активности (СА) и долговременных осцилляций величины и знака собственного магнитного

поля Земли (их называют сменой полюсов или геомагнитными инверсиями), с которыми, по-видимому, тесно связаны также долговременные тренды в колебаниях климата. Не исключено, что на биосферу воздействуют и другие, пока неизвестные космические факторы. В целом проблему можно рассматривать в рамках концепции ко-эволюции Солнца, Земли и биосферы (Обридко и др., 2013). В дополнение к этой последней работе, мы приводим ниже новые факты и соображения в пользу указанной концепции.

## МЕТЕОРИТНЫЕ ДАННЫЕ О КОСМИЧЕСКИХ ЛУЧАХ

Единственным источником (косвенных) данных о потоках ГКЛ в эпоху Кембрийского взрыва могут быть железные метеориты. Под действием КЛ в метеоритах образуются долгоживущие космогенные изотопы, в частности, изотоп  $^{40}\text{K}$  с периодом полураспада  $T_{1/2}=1.3\times 10^9$  лет, изотоп  $^{36}\text{Cl}$  ( $T_{1/2}=3.08\times 10^5$  лет) и некоторые другие. Измеряя уровень активности «образца», например, по отношению содержания  $^{41}\text{K}/^{40}\text{K}$ , можно оценить интенсивность потока космических лучей, которыми облучался метеорит за время своего существования (время экспозиции) в Солнечной системе до падения на Землю. Таким способом по имеющимся метеоритным данным удастся продвинуться по шкале времени почти до 2 млрд. л. н. (Лаврухина, Устинова, 1990).

Прямые измерения КЛ в современную эпоху дают сведения о том, что происходило в Галактике, лишь на период до 100 млн. лет назад. Между тем, за  $\approx 500$  млн. л., прошедших после Кембрийского взрыва, Солнце пересекло 4 галактических рукава, а биосфера Земли пережила минимум 6 значительных (массовых) вымираний (Gillman, Egenler, 2008). За это время в геомагнитном поле (ГМП) отмечены три суперхрона – три интервала времени (485–463, 312–264 и 120–84 млн. л. н. соответственно), когда ориентация ГМП не менялась. Что касается КЛ, то первые же результаты изучения 11 железных метеоритов позволили продемонстрировать (Лаврухина, 1969), что в интервале между  $\sim 300$ – $900$  млн. л. н. сильно осредненный суммарный поток КЛ в Солнечной системе мог составлять  $\sim 1/3$  от современного уровня.

С другой стороны, последующие более детальные исследования железных метеоритов (компиляция данных о величине  $K(41)/K(40)$  по 74 экземплярам, Voshage, Feldman, 1979), показывают отличную корреляцию между усилением КЛ и пересечением рукавов Галактики за последний миллиард лет (Shaviv, 2002). Некоторые астрофизические данные указывают на то, что около 500 млн. л. н. Солнце вошло в галактический рукав Персея с повышенной звездной населенностью, где и находилось в течение нескольких десятков миллионов лет. Были получены свидетельства того, что средний уровень интенсивности ГКЛ в этот период был значительно выше, чем в межрукавном пространстве, до вхождения Солнца в рукав Персея. В дальнейшем поток ГКЛ также изменялся в пределах 25–135 % при последующих пересечениях других галактических рукавов.

Важно отметить, что эти вариации определенным образом коррелировали с периодами глобальных потеплений и похолоданий (оледенений), но однозначного соответствия не обнаружено. К сожалению, точность определения потока ГКЛ по метеоритным данным невысока и колеблется в пределах от множителя 0.3 до 1.5. Кроме того, возникает важный методический (и физический?) вопрос: какой уровень интенсивности ГКЛ следует считать «нормальным» для биосферы – «древний» или современный? В любом случае, сама возможность значительных изменений потока ГКЛ в прошлом не вызывает никаких сомнений (Miroshnichenko, 2013).

## ГИГАНТСКИЕ ВСПЫШКИ НА СОЛНЦЕ И ВСПЫШКИ СВЕРХНОВЫХ ЗВЕЗД

В связи с этим особый интерес представляет вероятность гигантских солнечных вспышек (источников больших потоков СКЛ) в настоящее время и в далеком прошлом, при другом уровне активности самого Солнца. Последние оценки такого рода (Miroshnichenko, Nymmik, 2014) указывают на крутой обрыв функции распределения событий в области малых вероятностей (т. е. больших флюенсов СКЛ). Это следует из анализа косвенных и прямых данных о солнечных космических лучах за последние ~1200÷1300 л. Для экстраполяции этих результатов в прошлое и будущее нужны соответствующие модели «раннего» и «позднего» Солнца.

Несколько иные проблемы возникают при анализе частоты вспышек сверхновых звезд – основных источников ГКЛ. В одной из последних работ в этом направлении (Svensmark, 2012) оценки частоты вспышек Сверхновых (SN) за последние ~500 млн. л. сравнивались с биологическим разнообразием морских животных за тот же период. Кривая для частоты вспышек SN рассчитывалась для каждого интервала времени, когда Солнце пересекало соответствующий рукав Галактики. Аналогично оценивалось количество ископаемых морских организмов с учетом влияния вариаций уровня океана на скорость их отложения. При этом было получено хорошее согласие двух кривых. Такая тесная корреляция астрофизических и биосферных процессов является аргументом в пользу гипотезы о сильном влиянии ГКЛ и СКЛ на эволюцию биосферы.

Результаты (Svensmark, 2012), однако, не могут считаться бесспорными. Вызывает сомнения, прежде всего, высокая точность вычисления частоты вспышек SN. Есть расхождения и с данными об одном из массовых вымираний, случившемся около 20 млн. л. н. Далее, поправка на изменение уровня океана, по-видимому, довольно существенно изменила исходный ряд палеонтологических данных, и этот пункт заслуживает дополнительной проверки. С другой стороны, существует независимый ряд климатических данных (Veizer et al., 1999) о вариациях концентрации изотопа кислорода <sup>18</sup>O (как одного из лучших климатических индексов) на большой временной

шкале. При этом все максимумы, полученные в работе (Veizer et al., 1999), совпадают с пиками кривой (Svensmark, 2012) для частоты вспышек SN.

Новый аспект проблемы «Космические лучи и биосфера» возник в последние годы в связи с высокоточными данными эксперимента PAMELA (Adriani et al., 2011). С 15 июня 2006 г. детекторы КЛ в этом спутниковом эксперименте регистрируют, в частности, потоки протонов, ядер гелия, электронов и позитронов в диапазоне энергий от  $\sim 80$  МэВ до 190 ГэВ для протонов и от  $\sim 50$  МэВ до 270 ГэВ – для позитронов. Самыми обильными в составе ГКЛ являются потоки протонов и ядер гелия. Точные измерения этих потоков необходимы для понимания процессов ускорения и переноса КЛ в Галактике. Как выяснилось, в спектрах протонов и ядер гелия имеются особенности, которые нельзя объяснить ни солнечными вспышками, ни вспышками Сверхновых звезд. Иными словами, необходимо принять гипотезу о существовании дополнительных источников КЛ в указанном диапазоне энергий.

По мнению Ю.И. Стожкова (одного из участников эксперимента PAMELA), главными кандидатами на роль таких источников являются так называемые карликовые звезды из ближайшего окружения Солнца (Солнечной системы). На этих звездах наблюдается много вспышек (Shakhovskaya, 1989). Многие карликовые звезды гораздо более активны, чем наше Солнце, причем на некоторых звездах вспышки происходят чаще, чем на Солнце, а около 1 % от всех карликовых звезд могут ускорять частицы до  $\sim 10^{13}$  эВ (максимальная энергия СКЛ составляет, скорее всего, не более или порядка  $10^{11}$  эВ). На Солнце относительная яркость составляет  $10^{32}/10^{33}$  (в эргах). Другие звезды могут излучать до  $10^{37}$  эрг за время вспышки.

Зная время жизни КЛ, число карликовых звезд и частоту вспышек, можно оценить суммарное выделение энергии в форме космических лучей  $\sim 10^{54}$  эрг. Эти источники находятся на расстояниях десятков или сотен парсек – очень близко к Земле по сравнению с размерами нашей Галактики (около 30 000 парсек). Все это означает, что роль КЛ в эволюции биосферы (в том числе и в период Кембрийского взрыва) может оказаться еще более существенной, чем следует из наших традиционных представлений о внешних космофизических факторах.

### ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Даже из этого краткого обзора ясно, что факторы внешней среды – «среды обитания» (в частности, космофизические факторы) во все периоды эволюции биосферы оказывали огромное влияние на ее дальнейшую судьбу. Поскольку некоторые космические факторы имеют случайную или спорадическую природу, то представляется несомненным, что и развитие биосферы не было равномерным.

С другой стороны, в протекании природных процессов наблюдается определенная ритмика, причем на больших интервалах времени различ-

ные процессы могут даже иерархически синхронизироваться под действием сильного ритмозадающего источника (например, активности Солнца). В этом свете многие факты из области гелиобиологии (Мирошниченко, 2011) могут быть адекватно истолкованы на основе концепции эволюционно-адаптационного синдрома (Обридко и др., 2013). Таким образом, наряду с поиском новых данных о космофизических факторах, остаются актуальными, по крайней мере, две задачи:

- 1) построение теоретических моделей с учетом возможных интенсивностей излучений, воздействовавших на биосферу в прошлом;
- 2) изучение современного отклика биосистем на космофизические факторы как атавистической реакции на изменение условий среды обитания.

Настоящая работа выполнена в рамках Программы № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы». Авторы приносят благодарность руководству Программы за финансовую поддержку этих исследований.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лаврухина А.К.* 1969. Новые данные о временных и пространственных вариациях космических лучей в Солнечной системе (по метеоритным данным) // Изв. АН СССР. Сер. физ. Т. 23. № 11. С. 1870–1876.
- Лаврухина А.К., Устинова Г.К.* 1990. Метеориты – зонды вариаций космических лучей. М.: Наука. 262 с.
- Мирошниченко Л.И.* 2011. Физика Солнца и солнечно-земных связей / Отв. ред. М.И. Панасюк. М.: НИИЯФ МГУ – Университетская книга. 174 с.; [lib.qserty.ru/static/tutorials/133\\_Miroshnichenko\\_2011.pdf](http://lib.qserty.ru/static/tutorials/133_Miroshnichenko_2011.pdf)  
[http://www.izmiran.ru/pub/izmiran/LIM\\_SolarPhysics.pdf](http://www.izmiran.ru/pub/izmiran/LIM_SolarPhysics.pdf), <http://www.izmiran.ru/ftp/>
- Обридко В.Н., Мирошниченко Л.И., Рагульская М.В.* и др. 2013. Космические факторы эволюции биосферы: новые направления исследований / Отв. ред. С.В. Рожнов. Проблемы эволюции биосферы. М.: ПИН РАН. С. 66–94; <http://www.paleo.ru/institute/files/biosphere.pdf>
- Розанов А.Ю.* 1986. Что произошло 600 миллионов лет назад. М.: Наука.
- Adriani O., Barbarino J.C., Bazilevskaya G.A.* et al. 2011. PAMELA measurements of cosmic-ray proton and helium spectra. Sci. express, 3 March 2011. P. 1–5.
- Gillman M., Erenler H.* 2008. The galactic cycle of extinction // Intern. j. of astrobiol. V. 7(1). P. 17–26.
- Miroshnichenko L.I.* 2013. Cosmic rays and evolution of the biosphere: search for new approaches // Proc. int. conference “Space weather effects on humans in space and on earth” (Space research institute RAS, Moscow, 4–8 June 2012). P. 110–136; <http://www.iki.rssi.ru/print.htm>
- L.I. Miroshnichenko, R.A. Nymnik.* 2014. Extreme fluxes in solar energetic particle events: methodological and physical limitations // Radiation measurements. V. 61. P. 6–15.

- Shakhovskaya N.I.* 1989. Stellar flare statistics – physical consequences // *Solar phys.* V. 121. № 2. P. 375–386.
- Shaviv N.J.* 2002. Cosmic ray diffusion from the Galactic spiral arms, iron meteorites, and a possible climatic connection // *Phys. rev. lett.* V. 89. № 5. P. 051102-1 – 051102-4.
- Svensmark H.* 2012. Evidence of nearby Supernovae affecting life on earth // *Month. not. roy. astronom. soc.* V. 423(2). P. 1234–1253.
- Valleé J.P.* 2005. The spiral arms and interarm separation of the Milky Way: An updated statistical study // *Astron. j.* V. 130. P. 569–575.
- Veizer J., Ala D., Azmy K.* et al. 1999.  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  evolution of Phanerozoic seawater // *Chemical geol.* V. 161. P. 59–88.
- Voshage H., Feldmann H.* 1979. Investigations of cosmic-ray produced nuclides in iron meteorites, 3: Exposure ages, meteoroid sizes and sample depths determined by spectrometric analyses of potassium and rare gases // *Earth planet. sci. lett.* V. 45. P. 293–308.

## COSMOPHYSICAL SITUATION IN THE EPOCH OF CAMBRIAN EVOLUTION EXPLOSION

**L.I. Miroshnichenko, O.V. Khabarova**

Based on available published data, we consider a cosmophysical situation near the Earth in the epoch of so-called Cambrian evolution explosion. Some astrophysical data provide, in particular, certain evidence of that about 500 million years (Myr) ago the Sun has entered into the Perseus arm of the Milky Way galaxy with enhanced density of star population, where it has spent a time of several tens of Myr. According to not numerous meteorite data, average level of galactic cosmic ray (GCR) intensity during that period was considerably higher than in the space between the galactic arms, before the Sun entered the Perseus arm. Later on the GCR flux seemed to be varied within the limits from 25% to 135%, during subsequent crossings of other galactic arms. These variations displayed certain correlation with the period of global warmings and coolings (freezings), but unambiguous correspondence was not found. Unfortunately, an accuracy of the determination of GCR intensity by meteorite data changes within the limits from 0.3 to 1.5. To obtain more reliable conclusions, we are needed in additional astrophysical data. Also, it is necessary to construct and apply a new model of GCR propagation in the Galaxy with taking into account the characteristic ages of cosmic rays observed near the Earth's ( $\sim 10 \div 100$  Myr) as well as the occurrence rate and contribution from Supernova bursts and a probability of giant increases of the fluxes of solar cosmic rays (SCR) in the remote past. It would also be erroneous to exclude possible role of geomagnetic field inversions, oscillations of the Sun's position in the Galaxy and other (yet unidentified) factors.

УДК 562:551.72(470.11)

## **СКЕЛЕТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ПРОБЛЕМАТИЧНЫХ НИЗШИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ВЕНДСКОГО (ЭДИАКАРСКОГО) ПЕРИОДА**

© 2014 **Е.А. Сerezникова**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
serezchnikova@paleo.ru*

Рассмотрены опорные образования проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия – вполне обычные для скелетов губок и кишечнополостных: агрегаты из агглютинированных минеральных частиц; спикулоподобные элементы; минерализованные спикулы; длинные волокнистые тяжи; плотные оболочки – теки (?); монолитные и модульные органические и минерализованные структуры. В терригенных отложениях минерализованные остатки могли не сохраняться из-за аноксичных условий, характерных для шельфовых обстановок позднего протерозоя. Поскольку твердый скелет входит в архетип многих фанерозойских таксонов, появляется дополнительная возможность обсуждать планы строения и филогению ряда представителей эдиакарской «фауны» как низших Metazoa.

*Ключевые слова:* докембрий, венд, эдиакарская «фауна», низшие многоклеточные, скелетогенез.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Вопросы о времени становления современных таксонов высокого ранга остаются дискуссионными по ряду причин, включая предполагаемое отсутствие скелетов у большинства вендских макроорганизмов (эдиакарской «фауны»). Вендский (эдиакарский) период занимал особое место в эволюции и был, по определению академика Б.С. Соколова (2012), «подлинной кузницей макротаксономического становления многоклеточных тканевых организмов»; последующий кембрийский «взрыв», согласно схеме Б.С. Соколова о развитии органического мира, лишь отразил широкую экспансию

Metazoa с минерализованным скелетом. Однако животных кембрийского уровня организации и форм с минерализованным скелетом среди вендских ископаемых описано немного, данные о них противоречивы, и это оставляет значительную неопределенность в вопросе о преемственности докембрийской и фанерозойской биот.

Несмотря на длительную историю изучения, мнения о природе эдиакарской «фауны» далеки от единодушия: одни и те же формы рассматривают и среди настоящих многоклеточных животных (напр., Sprigg, 1947, 1949; Glaessner, 1962; 1984; Termier and Termier, 1966; Соколов, 1972; Федонкин, 1981; Jenkins, 1984; Gehling, 1991; Narbonne, 2005; Fedonkin et al., 2007), и среди растений (Ford, 1958; Выкова, 2011), полурастений-полуживотных (Pflug, 1974), «мета-целлюлярных» организмов (McMenamin, 1998), лишайников (Retallack, 1994), морских грибов (Peterson et al., 2003), простейших (Zhuravlev, 1993; Seilacher et al., 2003), микробных колоний (Steiner, Reitner, 2001; Grazhdankin, Gerdes, 2007) и т. д. Неоднозначность систематического положения организмов порождает и разногласия в определении их места в эволюции. Несмотря на разные, подчас антагонистические реконструкции, по-прежнему сильна традиция относить некоторые эдиакарские таксоны к базальным группам Metazoa (Glaessner, 1984; Федонкин, 1985; Seilacher et al., 2003; Fedonkin et al., 2007; Xiao, Laflamme, 2008 и др.). Эти взгляды не противоречат новейшим сводным данным палеонтологии и молекулярной генетики, в соответствии с которыми обособление большинства фанерозойских типов животных произошло в позднем докембрии (хотя свидетельств этому в ископаемой летописи сохранилось немного); считается, что в кембрии животные стали более многочисленными, а многие представители билатерий приобрели скелет (Erwin et al., 2011).

В конце XX – начале XXI в. накопились данные по морфологии, тафономии и экологии докембрийских ископаемых, которые поставили под сомнение представления об их «мягкотелости» (Pflug, 1974; Seilacher, 1989; Retallack, 1994; Fedonkin, Waggoner, 1997; Dzik, 1999; Ivantsov, Fedonkin, 2002; Fedonkin, 2003; Clapham et al., 2004; Иванцов и др., 2004; Serezhnikova, Ivantsov, 2007; Droser, Gehling, 2008; Clites et al., 2012; Ivantsov, 2012; Warren et al., 2012 и др.). Хотя эдиакарская «фауна» традиционно описывалась как бесскелетная, Б.С. Соколов и М.А. Федонкин (1988) отмечали проявление биохимических механизмов склеротизации тканей у некоторых форм; по мнению Lowenstam, Margulis, 1980; Marin et al., 1996; Knoll, 2003; Герман, Подковыров, 2014 и др. образованию скелетов в кембрии должна была предшествовать длительная история совершенствования внутренней способности организмов к минерализации. Более того, Г. Пфлюг писал о вероятности вторичной редукции скелетов у вендских Metazoa (“The soft-bodied condition of certain Vendian Metazoa, such as Pteridinium is more likely the result of a secondary skeletal reduction”, Pflug, 1974, с. 371).



В нижеприведенном обзоре обобщены данные о скелетогенезе у некоторых докембрийских макроорганизмов, вероятных низших Metazoa – по материалам изучения оригинальных коллекций из венда Юго-Востоchnого Беломорья и последним сведениям по другим регионам мира. Следует оговориться, что систематическое положение рассмотренных ископаемых нельзя назвать общепризнанным.

## СКЕЛЕТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ВЕНДСКОГО СЕДЕНТАРНОГО БЕНТОСА

**Уровень организации Parazoa (?)** (предполагается, что вендские формы, достигшие этого уровня организации – морские прикрепленные многоклеточные животные, возможно, с фильтрационным питанием; симметрия отсутствует или развита неотчетливая радиальная; обладают минеральным или органическим скелетом; ограничения для отнесения докембрийских форм к типу Porifera – скудость данных о развитии у них фильтрационного аппарата, трехлучевая симметрия некоторых форм).

**Жесткий монолитный скелет в форме кубка** был развит, по-видимому, у *Thectardis avalonensis* Clapham et al., 2004: авалонская биота (Mistaken Point); эдиакарий Северной Америки (о-в Ньюфаундленд); Conception Group: абс. возраст 575 млн. лет (Bowring et al., 2003) – 565±3 млн. лет (Benus, 1988).

*Thectardis* – прикрепленные бентосные организмы в форме кубков, до 9 см в длину и 3 см в диаметре; по-видимому, обладали наиболее простой морфологией среди представителей эдиакарской «фауны». Организмы сохраняются на кровлях тонких терригенных пород в виде слегка выпуклых отпечатков треугольной формы, с выступающими внешними границами и почти бесструктурной центральной частью. На большинстве отпечатков не видно следов пластических деформаций, за исключением «вершин» треугольников (на единичных образцах), мест предполагаемого прикрепления организмов к субстрату. На прижизненное вертикальное положение указывает посмертная ориентация фоссилий в направлении палеотечения.

Судя по характеру посмертных деформаций, у *Thectardis* был развит относительно жесткий каркас неясного генезиса, по-видимому, минерализованный *in vivo* (на Авалонском п-ове, как и в большинстве эдиакарских местонахождений, макроорганизмы сохраняются в виде «теней», без фоссилизованных тканей или клеток).

**Обсуждение.** При первоописании Clapham et al., 2004 затруднились с определением систематического положения *Thectardis*, но впоследствии эти ископаемые были реконструированы как губки – на основании сравнения общего плана строения и анализа гидродинамических характеристик (Sperling et al., 2011). В пользу новой реконструкции были приведены данные об обитании ниже фотической зоны (вмещающие отложения описаны как глубоководные), отсутствии гастральной полости, следов пере-

движения и признаков фрактальности. По мнению авторов процитированной работы, отсутствие следов перфорации на отпечатках не может быть контраргументом, поскольку известны современные формы с отверстиями микроскопических размеров (ок. 5–50 мкм). E. Sperling et al., 2011 провели аналогию между Thectardis и бокаловидными губками *Callyspongia* (минеральный скелет отсутствует или представлен редкими кремневыми спикулами и агглютинированными частицами), класс *Demospongia*; возможно, общий план строения Thectardis ближе к археоциатам, несмотря на отсутствие макроскопической перфорации и относительно крупные размеры.

**Упругий скелет с агглютинированными частицами (?)** (органо-минеральный) можно реконструировать у *Vaveliksia vana* Serezhnikova, 2004 (Иванцов и др., 2004): беломорская биота; эдиакарий (венд) севера Русской платформы (Зимний берег Белого моря); мезенская свита, ергинские слои: абс. возраст  $\sim 550.2 \pm 4.6$  млн. лет (Popov et al., 2005, разрез на р. Золотица). Род *Vaveliksia* впервые описан из могилевской свиты Подолии (Fedonkin, 1983): абс. возраст  $> 553$  млн. лет (Гражданкин и др., 2011); известен из кварцитов Rawnsley Южной Австралии (Gehling et al., 2005): абс. возраст  $< 556 \pm 24$  млн. лет (Preiss, 2000).

*Vaveliksia vana* – бентосные организмы, до 10 см в длину и 2 см в ширину; состоят из двух неравных частей: выпуклого массивного прикрепительного диска и непрочно соединенного с ним капсуловидного тела; сохраняются как односторонние позитивные отпечатки на подошвах слоев, на поверхности отпечатков развиты тонкие продольные и концентрические бороздки, редкие звездчатые структуры (рис. 1). На основании анализа представительных выборок *Vaveliksia* реконструированы как губкоподобные формы с дисковидными каблучками прирастания (Иванцов и др., 2004). Стенки организма были относительно упругими, деформируемыми, возможно, перфорированными (изредка на отпечатках видны звездчатые и округлые структуры); по-видимому, состояли из органического матрикса, и, возможно, волокон (продольные и концентрические линии на отпечатках); в матрикс могли быть включены частицы осадка. На прижизненную агглютинацию песчинками указывают следующие наблюдения: (1) фоссилии представляют собой уплощенные песчаные тела, которые могут быть отделены от вмещающей породы (т. е. организмы могли содержать песок); (2) отпечатки имеют выдержанный рельеф (при случайном, посмертном заполнении должны были бы наблюдаться незакономерные перепады высот); (3) на поверхности отпечатков развиты складки (т. е. на поверхности организма не было жесткого каркаса); (4) образцы с грубыми складками деформации имеют гораздо более высокий рельеф (т.е. агглютинированные песчинки могли уплотняться при захоронении).

**Обсуждение.** Возможно, сходной с *Vaveliksia* морфологией могли обладать проблематичные формы из неопротерозоя Большого Каньона США

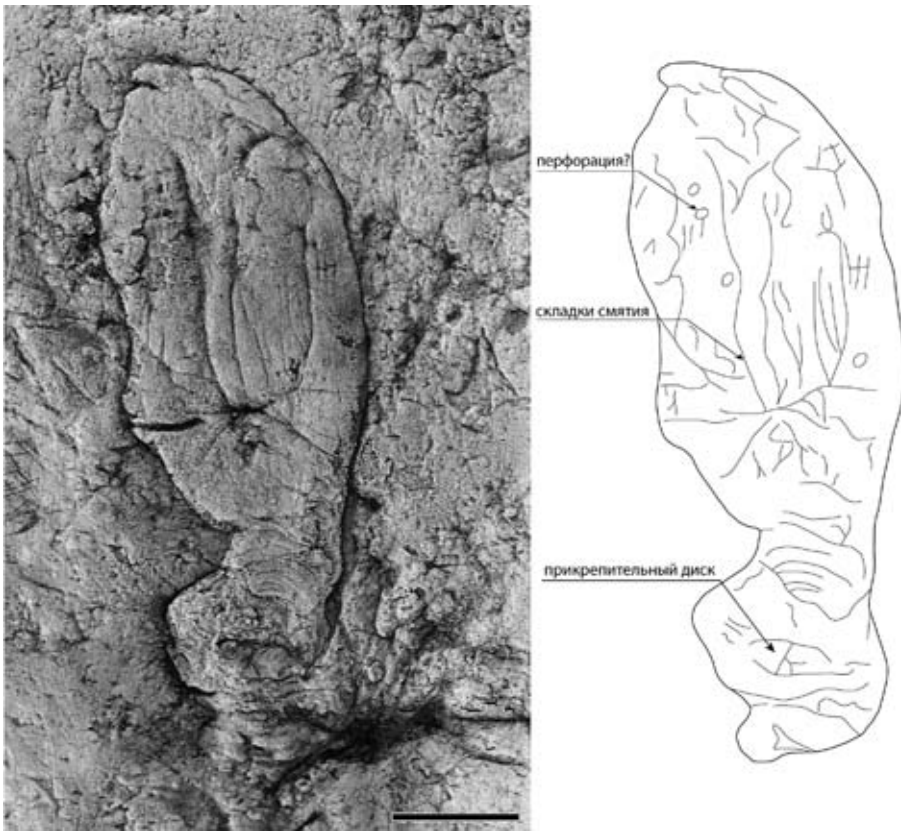


Рис. 1. *Vaveliksia vana* Serezhnikova, 2004, высокорельефный отпечаток на подошве слоя: экз. ПИН, № 3993/5222; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря, р-н Зимнегорского маяка; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ёргинских слоев. Масштабный отрезок 1 см.

(Nankowear Group, >770–742 млн. л., абс. возраст по Dehler et al., 2012), *Brooksella canyonensis* Bassler, 1941, которые были интерпретированы, в т. ч. и как ископаемые медузы (Bassler, 1941), неорганические структуры (Cloud, 1960) и т. д., но материал скуден и дискусионен.

Морфологически сходна с *Vaveliksia* китайская форма *Cucullus fraudulentus* Steiner, 1994 из верхней части формации Доушаньто (Doushantuo Formation), пачка Миаохе (Miaohu Member, 551.1±0.7, согласно Condon et al., 2005); эта форма интерпретировалась при первоописании как губка (Steiner, 1994), не исключается подобная интерпретация и для *Sinospongia* (Xiao et al., 2002). Известны также реконструкции этих форм как микробных колоний (Steiner, Reitner, 2001) и трубчатых организмов из группы Protoarenicolidae, возможно, близких к сифоновым дазикладовым водорослям (Xiao, Dong, 2006). Следует отметить, что фоссилии биоты Миаохе представлены углефицированными отпечатками в черных сланцах,

т. е. имеют иную форму сохранности, чем большинство организмов эдиакарского типа. Кроме того, ориктоценоз Миаохе представлен, в основном, палеоальгологическими остатками, которые в эдиакарских местонахождениях редко встречаются на плоскостях с отпечатками фауны: по данным М.Б. Бурзина (1993), эдиакарские животные и бентосные водоросли входили в состав разных экосистем. Т. о. интерпретация *Cucullus* и *Sinospongia* как губок и сравнения их с *Vaveliksia* маловероятны.

Сходный с *Vaveliksia* уровень организации можно было бы предположить для *Lomosovis malus* Fedonkin, 1983, относительно крупных древовидных колониальных организмов с прикрепительными дисками и довольно мягкими «отростками» и «стволом», реконструированных, весьма приблизительно, как губки или кишечнополостные (см. Федонкин, 1985). Однако эти формы описаны по единичным фрагментарным фоссилиям, которые могут быть интерпретированы как смятые микробные пленки, например (pers. com. А.Ю. Иванцова). Уровень организации губок и развитие органического скелета, агглютинированного песчаным материалом, предполагалось для *Nemiana simplex* (Palij, 1976) (Reitner, Worheide, 2002; Leonov, 2007), хотя более широко известны интерпретации этих ископаемых как примитивных кишечнополостных (Палий, 1976; Федонкин, 1985), в т. ч. и псаммокораллов (Seilacher, 1992), а также колониальных бактерий (Steiner, Reitner, 2001; Ivantsov et al., in press). Несмотря на то, что Ivantsov et al. (in press) уловили тафономические вариации среди *Beltanelliformis brunsaе* – *Nemiana simplex* – *Medusinites palijji*, очень вероятно, что это группа разнородных организмов, трудно различимых по отпечаткам; сходная ситуация наблюдается среди “Cyclozoa”.

Установлено, что межклеточный транспорт и агглютинация терригенного материала – уникальное, присущее губкам явление (Teragawa, 1986, в работе детально описан этот процесс). Большинство современных агглютинирующих Porifera относят к сборной группе “*Psammascidae*” класса *Demospongia*; у представителей отрядов *Dictyoceratida* и *Verongida* спикулы не развиты (Hooper, Van Soest, 2002); песчаный материал может составлять более 50 % объема организма. Известны ископаемые формы (напр., Герасимов, 1960; Cunningham, Rigby, 2007). В классической зоологии роговые и бесскелетные формы считаются вторичными (Догель, 1975), у некоторых представителей *Naplosclerida* реконструирована вторичная замена спикул на агглютинированные частицы (Desqueyroux-Faúndez, Valentine, 2002), получены молекулярные данные о более позднем происхождении этих форм (Sperling et al., 2010). Т. о., данные об агглютинирующих формах в венде могут подтвердить гипотезу о докембрийской диверсификации *Parazoa*.

**Скелет из спикулоподобных элементов** (слабоминерализованных или органических, гибких) можно реконструировать у *Fedomia mikhaili* Serezhnikova et Ivantsov, 2007: беломорская биота, эдиакарий (венд) се-

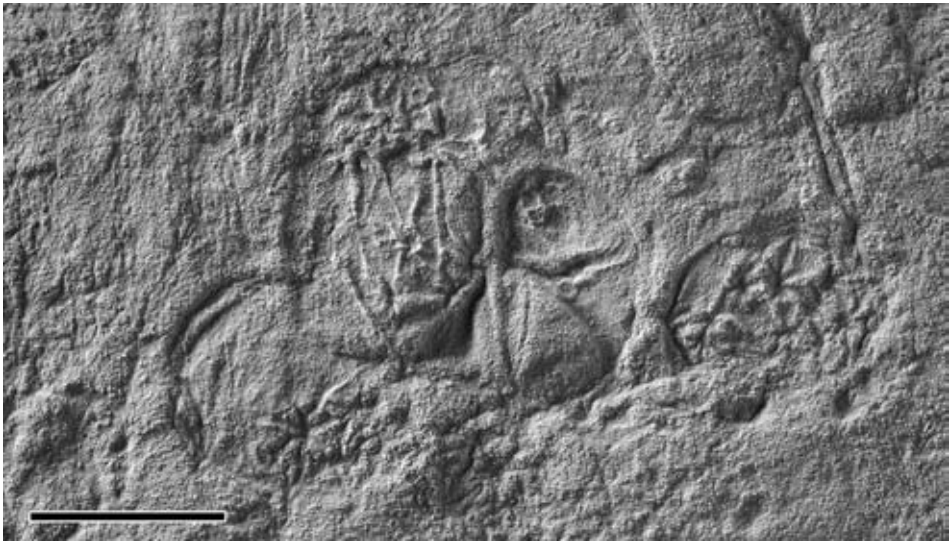


Рис. 2. *Fedomia mikhaili* Serezhnikova et Ivantsov, 2007, низкорельефный отпечаток с выпуклыми спикулоподобными элементами, подошва слоя: экз. ПИН, № 4853/478; Архангельская обл., Онежский п-ов, р. Солза, верхний венд, усть-пинезжская свита, верховские слои. Масштабный отрезок 1 см.

вера Русской платформы (Онежский п-ов, р. Солза); усть-пинезжская свита: абс. возраст  $558 \pm 1$  млн. лет, (Grazhdankin, 2004) –  $555.3 \pm 0.3$  млн. лет (Martin et al., 2004).

*Fedomia* – некрупные бентосные мешковидные организмы яйцевидной, сферической или пальцеобразной формы, длиной до 6 см и шириной до 1.5 см; скелет состоит из простых 6–8 лучевых спикулоподобных элементов одного размерного порядка, образующих нерегулярную решетку, лучи изогнутые, неветвящиеся; скелет окружен плотной оболочкой; возможно, была развита перфорация. Остатки *Fedomia* сохраняются на подошвах слоев в виде негативных отпечатков овальных тел, складчатых в той или иной степени, с характерными звездчатыми структурами (рис. 2); наблюдается значительная тафономическая изменчивость. Наличие стенок, их грубая складчатость отличают *Fedomia* от остатков внешне похожих звездчатых отпечатков в породах группы Itajaí (неопротерозой Бразилии), которые были определены как *Chancelloria* (Paim et al., 1997), а позже – как микробные текстуры (Zucatti da Rosa, 2006).

Скелетные элементы *Fedomia* довольно массивные, об их внутреннем строении и составе судить сложно (первоначальное вещество не сохранилось), но, поскольку в рельефе этих структур наблюдается инверсия, можно думать о возможном растворении и замещении осадком в процессе фоссилизации, т. е. скелетные элементы *Fedomia* могли изначально содержать минеральные компоненты.

*Обсуждение.* Fedomia – редкие эдиакарские макроорганизмы, внешне похожие на фанерозойских животных. При описании проведено сравнение с кембрийскими губками Eiffelia globosa Walcott, 1920 (кл. Calcarea, отр. Heteractinida), но у Eiffelia были развиты настоящие твердые спикулы, причем двух порядков (Botting, Butterfield, 2005). Скелетные элементы Fedomia внешне напоминают склериты кембрийских Chancelloriida Walcott, 1920, элементы интегумента проблематичных организмов из группы Coeloscleritophora Bengtson et Missarzhevsky, 1981 – возможно, губок или асцидий (Bengtson, Hou, 2001). Но склериты находятся на поверхности отпечатков, они массивнее, полые внутри, с закономерными лучами.

Наиболее близкий к Fedomia план строения, возможно, у представителей кембрийских радиоциатид, скелет которых состоит из карбоната и представляет решетку из звездчатых образований (незастеров) невыдержанного размера, с разным количеством лучей, изогнутых в той или иной степени. Систематическое положение этой группы неопределенно, их относят к археоциатам (s. str.), губкам (s. l.), рецептакулитам, причем последние сближают с растениями (см. обзор Журавлева, Мягкова, 1987; Rowland, 2001).

Ограничением при сравнении Fedomia с кембрийскими губками могут быть следующие наблюдения: спикулоподобные структуры Fedomia не выдержаны по размеру, плавно изогнуты, непостоянна длина их лучей, углов между лучами; скелетные элементы не встречаются отдельно от отпечатков тел. Тем не менее, внешняя морфология и наличие скелетной решетки не противоречат трактовке Fedomia как животных уровня организации Porifera (s. l.) с органическим или органо-минеральным скелетом.

**Скелет в виде диктиональной решетки** (слабоминерализованной или органической, гибкой) описан у Palaeophragmodictya reticulata Gehling et Rigby, 1996: эдиакарская биота, эдиакарий Южной Австралии (хр. Флиндерс), кварциты Rawnsley: абс. возраст  $<556 \pm 24$  млн. л. (Preiss, 2000).

Palaeophragmodictya reticulata – некрупные, 1.5–10 см в диаметре дисковидные и полусферические формы с ретикулярной скелетной решеткой (Gehling, Rigby, 1996). Сохраняются в виде округлых негативных отпечатков на подошвах слоев, ретикулярная структура описана у единственного экземпляра коллекции. При первоописании реконструированы как губки полусферической формы с эксцентрично расположенным (из-за посмертных деформаций) оскулюмом и мягким скелетом; проведено сравнение с базальными дисками каменноугольных губок рода Phragmodictya Hall, 1898. Несмотря на отсутствие на отпечатках каких-либо минерализованных остатков, высказано предположение, что скелетная решетка Palaeophragmodictya, по аналогии с кембрийскими ставрактинами, могла состоять из кремнезема, который растворялся при раннем диагенезе (Gehling, Rigby, 1996 со ссылкой на процесс, описанный Steiner et al., 1993).

*Обсуждение.* Согласно наблюдениям D. Mehl (1998) решетка Palaeophragmodictya, скорее, могла состоять из коллагеноподобных волокон, а не из спикул, что позволило рассматривать эту форму среди гипотетических примитивных губок без спикул (Reitner, Mehl, 1996). Не исключено, что Palaeophragmodictya reticulata – базальные диски проблематичных организмов (многие эдиакарские ископаемые, имеющие сходную форму сохранности и первоначально описанные как целые организмы, реконструированы аналогичным образом (напр., Gehling et al., 2000)); реконструкция Palaeophragmodictya как базальных дисков сняло бы противоречие о маловероятной для губок гидродинамике (будь это целый организм, по реконструкции Gehling, Rigby, 1996), что было отмечено А.Ю. Журавлевым (pers. com). Кроме того, недавно в кембрии Китая были открыты похожие формы, Phragmodictya jinshaensis, но их отличают микроскопические размеры (Yang et al., 2014); авторы приводят реконструкцию как у Gehling, Rigby, 1996, но без оскулюма и указывают что Дж. Боттинг (J. Botting) «перевернул» ее на 180° – и в этом случае организм стал выглядеть правдоподобнее с точки зрения гидродинамики.

***Твердый скелет из минерализованных спикул*** описан по макрофоссилиям у Coronacollina acula Clites, Droser et Gehling, 2012: эдиакарская биота, эдиакарий Южной Австралии (хр. Флиндерс), кварциты Rawnsley (данные об абс. возрасте приведены выше).

Coronacollina – макроскопические организмы с центральной частью в виде усеченного конуса, от которого радиально, в разные стороны отходят длинные тонкие жесткие лучи. Сохраняются на подошвах слоев в виде негативных отпечатков глубокой округлой депрессии с трехлучевой каймой и нескольких прямых радиальных бороздок от 2–3 до 37 см длиной; бороздки могут сохраняться отдельно, на них часто наблюдаются следы «переломов», нет признаков упругих деформаций. Coronacollina реконструированы как животные уровня организации губок, с центральной частью в форме усеченного конуса с трехлучевой симметрией и 4 отходящими от нее спикулами (Clites et al., 2012).

*Обсуждение.* Лучи Coronacollina часто залегают отдельно, многие из них фрагментарны, с изломами, что предполагает развитие у организма жесткого скелета, карбонатного или кремневого (Clites et al., 2012). Минеральное вещество не сохранилось, что может быть объяснено, например, быстрым растворением биогенного кремнезема при захоронении организмов (Rützler, Macintyre, 1978). Coronacollina сравнивают с кембрийскими губками Choia Walcott, 1920, описанными из сланцев Беджесс Канады (известны также из кембрия США, Китая и Сибири, ордовика Марокко, см. обзор Botting et al., 2013). Choia относят к монаксонидам (протомонаксонидам), сборной группе ранних представителей Demospongia с кремневым скелетом (Rigby, 1986). Находки Coronacollina подтвердили докембрийское происхождение губок и их способность к биоминерализации в позднем протерозое.

Скелетные остатки, которые с той или иной степенью достоверности относят к губкам, описаны из докембрия разных регионов мира (см. обзор Kouchinsky et al., 2012). Предполагается, что самые древние находки спикул *Demospongiae* известны из неопротерозоя Невады (абс. возраст 750 млн. л., Reitner, Wörheide, 2002); как губки, возможно, близкие к *Hexactinellida*, с редкими проблематичными спикулоподобными остатками, реконструированы формы из неопротерозоя Австралии, абс. возраст  $659.7 \pm 5.3$  млн. л. (Malooof et al., 2010); как спикулы описаны многочисленные проблематичные микрофоссилии из верхнепротерозойских отложений Китая, формации Doushantuo и Dengying (Tang et al., 1978; Ding et al., 1988; Steiner et al., 1993; Li et al., 1998); макс. абс. возраст 580 млн. л. (Condon et al., 2005). Одно- и многоосные спикулы *Hexactinellida* известны из фосфоритов верхней части цаганоломской свиты пограничных вендо-кембрийских отложений Монголии (Brasier et al., 1997); карбонаты нижней части свиты датированы  $632 \pm 14$  млн. лет (Овчинникова и др., 2012). В верхах разреза цаганоломской свиты, несколько выше кремнисто-фосфоритовых прослоев, определены остатки SSF зоны *Anabarites trisulcatus* немакит-далдынского горизонта (Ёндонжамц, Лхасурен, 1988; Khomentovsky, Gibsher, 1996); коррелируемые отложения Северо-Востока Сибирской платформы имеют возраст древнее  $543 \pm 1$  млн. лет (Bowring et al., 1993)). Находки представляют собой тонкие остроконечные микроостатки, соединенные в 4-5-6-многоосные агрегаты, реконструированы как связанные пучки спикул кремневого состава. Позже Дж. Антклиф, Р. Каллоу и М. Бразье (Antcliffe et al., 2011) провели ревизию докембрийских спикул и пришли к выводу об их недостоверности: так, формы из Монголии были реинтерпретированы как абиогенные структуры, кристаллы арсенопирита. Согласно Antcliffe et al., 2011, губки с минеральным скелетом появились лишь в начале кембрия, но это не подтверждается новыми данными палеонтологической летописи и молекулярной генетики.

**Скелет в виде трубок с членистым строением** (упругих и плотных) был развит у *Funisia dorothea* Droser, Gehling, 2008: эдиакарская биота, эдиакарий Южной Австралии (Юж. Эдиакара), кварциты Rawnsley (абс. возраст см. выше).

*Funisia* – крупные бентосные модульные организмы; их остатки представляют собой прямые или изогнутые округлые трубки, длиной до 30 и шириной до 1.2 см; трубки могут дихотомически ветвиться; состоят из серий вертикальных элементов, субпрямоугольных в плане; их размеры уменьшаются по направлению к вершинам; в основании располагаются кольцевые структуры (места прикрепления к грунту). *Funisia* образовывали крупные моновидовые поселения на песчаном грунте; их характерная особенность – членистое строение, и, соответственно, эпизодический рост. Droser, Gehling, 2008 исключили принадлежность этих форм к водорослям – из-за очень высокой плотности поселений, не благоприятной для фо-



тосинтеза, и предложили относить *Funisia* к базальным группам губок или кишечнополостных. Отсутствие на ископаемых признаков минерализации, их упругие деформации предполагают развитие органического скелета.

**Уровень организации *Coelenterata*(?)** (вендские формы, вероятно, достигшие этого уровня организации – морские организмы, характеризуются радиальной симметрией, в теле различается главная продольная ось и несколько плоскостей; известны унитарные и модулярные (возможно, колониальные формы); ограничения для отнесения докембрийских форм к типу *Coelenterata* – скудость данных о развитии кишечных полостей, септальных образований, ротовых отверстий и способах питания, трехлучевая симметрия некоторых форм).

***Упругий плотный скелет, тека* (?)**, *тонкостенный конус с грубыми поперечными утолщениями*, был развит у *Vendoconularia triradiata* Ivantsov et Fedonkin, 2002: беломорская биота; эдиакарий (венд) севера Русской платформы (Онежский п-ов, ср. течение р. Онеги); нижняя часть усть-пинежской свиты (схема А.Ф. Станковского и др., 1981) ( $550.2 \pm 4.6$  млн. лет, по данным Popov et al., 2005 для сопоставимых отложений разреза на р. Золотица)).

*Vendoconularia* – прикрепленные бентосные организмы; остатки их экзоскелета имеют форму конического шестигранника с закругленным нижним концом; на внешней поверхности развиты 6 пар рядов поперечных зазубренных гребней; соседние гребни расположены симметрично вдоль граней, со сдвигом в плоскости скользящего отражения (Ivantsov, Fedonkin, 2002).

*Обсуждение.* Несмотря на внешнее сходство с вендскими формами, следует заметить, что трехлучевая симметрия и симметрия скользящего отражения в расположении поперечных элементов скелета, в целом, не очень характерны для фанерозойских конулярий. Как известно, трехлучевая симметрия развита у многих вендских организмов, в частности у представителей класса *Trilobozoa*, возможно, достигших уровня организации кишечнополостных (напр., Федонкин, 1981), а симметрия скользящего отражения присуща, например, вендским *Proarticulata* и *Petalonamae* (Федонкин, 1985). Принимая во внимание особенности тафономии остатков (хотя первоначальное вещество на образце не сохранилось) Ivantsov, Fedonkin, 2002 реконструировали у вендоконулярий плотный внешний органический покров и сравнили его с экзоскелетом конулярий – многослойным пластичным интегументом фосфатного состава (Van Iten, 1991).

Известны позднедокембрийские конулярииды *Paraconularia* sp. (Бразилия, формация Tamengo), а также более ранние проблематичные формы из Южного Китая, биоты Ланьтань (см. обзор Van Iten et al., 2014). Скелет из апатита описан у протоконуляриид зоны *Anabarites trisulcatus*–*Protohertzina anabarica* Китая и др. местонахождений (см. обзор Kouchinsky et al., 2011). Примечательно, что, на сегодняшний день, именно образование фосфата кальция считается первым примером биологически контро-

лируемой минерализации у эукариот (717–812 млн. л, криогений Канады, Cohen et al., 2011).

**Упругий плотный скелет в виде трубок с кольчатыми утолщениями** был развит у *Corumbella weneri* Hahn G., Hahn R., Leonardos, Pflug, Walde, 1982: эдиакарий Юго-Западной Бразилии (шт. Мату-Гросу, Корумба); группа *Corumbá*, формация Tamengo; абс. возраст базальной части формации Tamengo  $543 \pm 3$  млн. лет (Babinski et al., 2008); обильный материал из этих отложений изучен Babcock et al., 2005. Впоследствии остатки *Corumbella* обнаружены в неопротерозое США, Калифорния – терригенных породах формации Wood Canyon (Hagadorn, Wagoner, 2000) и Парагвая – тромболитах группы Itapucumi (Warren et al., 2012); тромболитовые фации с *Corumbella* и *Cloudina* в Парагвае сопоставляют с позднепротерозойскими отложениями Намибии (моложе  $548.8 \pm 1$ , но древнее  $543.3 \pm 1$ , Grotzinger et al., 1995) и Омана ( $>542.0 \pm 0.3$ , Amthor et al., 2003).

*Corumbella*, согласно оригинальному описанию, напоминали перовидные организмы, с длинным полым стеблем, разделенным внутри 4-мя склеросептами, и верхней частью из бисериально расположенных вторичных полипов; предполагалось, что перидермальные трубки состояли из хитина; на основании этих признаков организмы были отнесены к кишечнополостным (класс Scyphozoa). После дополнительных сборов ископаемых и доизучения оригинального материала установлено, что *Corumbella* секретировали узкие продолговатые трубки с 4-хлучевой симметрией и размножались почкованием, что подтвердило возможность отнесения их к кишечнополостным (сцифозой, возможно, конуляриид) (Babcock et al., 2005). В результате недавних микроструктурных и геохимических исследований материала из Парагвая выяснилось, что покровы *Corumbella* состояли из полигональных органических пластинок с порами и папиллами, похожими на аналогичные структуры у конуляриид; точный состав скелета установить не удалось, и авторы сделали вывод об органическом происхождении покровов; среди превалирующих элементов были определены углерод, кальций, кремний, алюминий и кислород (Warren et al., 2012).

**Твердый минерализованный скелет, состоявший из серий воронок** известен у проблематичных организмов *Cloudina* Germs, 1972: намская биота, эдиакарий Намибии; рифовые фации формации Kuibis (подгруппа Schwarzrand); абс. возраст моложе  $548.8 \pm 1$ , но древнее  $543.3 \pm 1$  (Grotzinger et al., 1995). К настоящему времени география находок *Cloudina* значительно расширилась: описаны формы из верхнепротерозойских отложений США и Канады (Калифорния, Невада, Британская Колумбия), Мексики, России (Северо-Восток Сибирской платформы, Западный Саян, Горная Шория, Кузнецкий Алатау и др.), Испании, Омана, Китая, Бразилии, Уругвая и, предположительно, Антарктиды (см. обзор Grant, 1990; Zhuravlev et al., 2012).

Cloudina сохраняются в виде некрупных плавно изогнутых трубочек от долей до нескольких мм в диаметре, состоящих из последовательно, но незакономерно вставленных друг в друга тонкостенных усеченных воронок; воронки расположены эксцентрично; стенки воронок плотно соприкасаются друг с другом по бокам в дистальных частях и расходятся в стороны – в проксимальных; днища воронок не соприкасаются; толщина стенок колеблется от 8 до 50 мкм (Grant, 1990). Это одна из немногих докембрийских форм с минерализованным скелетом, систематическое положение неоднозначно (Cribricyathea, аннелиды, кишечнополостные и т. д.). Морфология трубок Cloudina, периодический рост, внутренняя аккреция скелета, седентарный образ жизни, предполагаемые питание посредством фильтрации и наличие мускулатуры, способность к образованию биогермов – все это свидетельствует об уровне организации не ниже кишечнополостных (Grant, 1990). Сходство с кембрийскими крибрициатами, с которыми сравнил клаудин Г. Гермс (Germs, 1972), кажется не столь очевидным, что было отмечено ранее (Hahn et al., 1982): представители Cribricyathea Vologdin, 1956 гораздо мельче, имеют поперечно-ленточные (одиночные или двойные) стенки, причем внутренние стенки бывают пористыми; при этом периптераты (поперечные выросты) на внешней стенке крибрициат отчасти напоминают внешние края воронок у клаудин (морфология крибрициат приведена по данным А.Г. Вологодина, 1966). Несколько находок трубок со следами простого продольного деления (Germs, 1972; Hua et al., 2005), вероятно, подтверждают родство клаудин с кишечнополостными, хотя Hua et al., 2005 скорее склоняются к мнению M. Glaessner (1976) о сходстве Cloudina с аннелидами; возможное родство с серпулидами обсуждается и по результатам исследования палеоэкологии и роста Cloudina (Cai et al., 2014). С другой стороны, сравнительные исследования морфологии, роста скелетных элементов и микроструктуры клаудин и некоторых аннелид не выявили гомологий у этих организмов, а, напротив, подтвердили близость Cloudina к кишечнополостным (Vinn, Zaton, 2012).

Предполагается, что скелетная ткань клаудин была слабо минерализованной, чаще всего, довольно хрупкой, местами пластичной – на ископаемых остатках встречаются участки со смятыми стенками (Conway Morris et al., 1990); скелет был карбонатным, по-видимому, первоначально состоял из высокомагнезимального кальцита, включенного в органический матрикс (Grant, 1990); отмечено, что при этом цемент осадка имел арагонитовый состав, что подразумевает развитие физиологических процессов регуляции минерализации (Grotzinger et al., 2000).

***Твердый скелет в виде модулей из минерализованных трубочек*** был развит у крупного инкрустирующего организма *Namapoikia rietoogensis* Wood, Grotzinger, Dickson, 2002: намская биота, эдиакарий Намибии; пачка

Омкык северной области развития группы Nama; абс. возраст  $548.8 \pm 1$  млн. лет (Grotzinger et al., 1995).

Namapoikia – крупные, до 1 м в длину, пластовые модульные организмы, обраставшие рифогенные образования; скелет состоял из многочисленных трубочек, образующих лабиринтоподобную или полигональную структуру; вероятно, соответствовали уровню организации губок (хететид) или простых колониальных кишечнополостных; Namapoikia сравнивают с нижнекембрийскими цериоидными формами Yaworigora, Labyrinthus и Rosellatana; по характеру перекристаллизации микроструктуры предполагается, что скелетные элементы Namapoikia первоначально состояли из арагонита, хотя материал полностью изменен до кальцита (Wood et al., 2002).

**Группа Petalonamae** (по мнению Pflug, 1974, эти организмы сочетают признаки растений и животных).

**Упругий гибкий скелет неясного генезиса**, состоявший из **волоконистых элементов** был развит у перовидных Petalonamae Pflug, 1972 неясного систематического положения. Это самые многочисленные представители ископаемых сообществ позднего докембрия; распространены в авалонской, беломорской (эдиакарской), намской биотах (данные об абс. возрасте отложений приведены выше). Планы строения Petalonamae трудно сопоставлять с фанерозойскими архетипами, но, если придерживаться взглядов о животной природе этих организмов, уровень их организации, по-видимому, был не выше, чем у кишечнополостных (Федонкин, 1985). Чаще всего сохраняются прикрепительные диски Petalonamae (Gehling et al., 2000); «перья» с дисками, встречаются не часто, во множестве известны

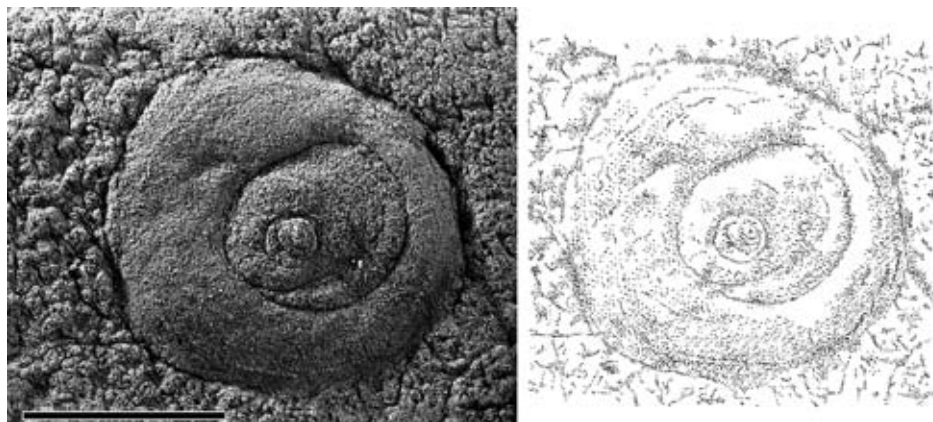


Рис. 3. Cyclomedusa sp., высокорельефный отпечаток прикрепительного диска перовидного организма с концентрическими мембрановидными структурами; подошва слоя: экз. ПИН, № 3993/6597: Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, усть-пинезская свита, зимнегорские слои. Масштабный отрезок 1 см.

лишь на острове Ньюфаундленд (напр., LaFlamme et al., 2004; Hofmann et al., 2008); подробно сохранившиеся отпечатки описаны также из эдиакария Великобритании, Чарнвуд (Ford, 1958; Wilby et al., 2011), Канады, территория Юкон, горы Вернеке (Narbonne, Hofmann, 1987) и Австралии, хр. Флиндерс (Glaessner, 1984; Jenkins, Gehling, 1978), венда России, Юго-Восточное Беломорье (Федонкин, 1985).

На остатках прикрепительных дисков сохраняются характерные концентрические и радиальные структуры, на которые Р. Спригг (Sprigg, 1947, 1949) обратил внимание еще при первоописании эдиакарских «медуз». Концентрические структуры – кольцевые мембраны, иногда зональные (рис. 3; табл. I, фиг. 5, 6), радиальные структуры – тонкие волокнистые тяжи в дисках, волокна проходят и сквозь стебли (рис. 4; табл. I, фиг. 3, 4). От положения структур и типа роста зависит форма прикрепительного органа: при развитии мембран образуется диск, а при разрастании радиальных элементов – система корневых выростов; морфотипы базальных дисков реконструированы на материале из венда Юго-Восточного Беломорья и Арктической Сибири (напр., Сережникова, 2013). У экземпляров уникальной сохранности из ергинских слоев мезенской свиты Зимнего берега Белого моря (находки А.Ю. Иванцова, ПИН РАН) можно наблюдать тонкое строение тяжей: они выглядят как многочисленные длинные ожелезненные волосовидные пучки, проходящие вдоль ископаемых (табл. I, фиг. 3–6). Судя по размерам дисков и сохранившихся фрагментов стеблей, длина волокон превышала 10 см. Микроструктура волокон представлена округлыми остатками микронной размерности, на отдельных участках развиты крупные, до 10 мкм, сфероидальные агрегаты (табл. I, фиг. 1, 2); в составе глобулей преобладают окислы железа (спектр 2), агрегаты (фраamboиды) сложены пиритом (спектр 1) (табл. I).

Исследования проводились Л.В. Зайцевой, ПИН РАН на СЭМ Leiss EVO50 с микроанализатором Oxford INCA (Energy 350); для анализа был взят фрагмент стебля, отходящего от прикрепительного диска с корнеподобными выростами. По-видимому, на отпечатках могут сохраняться следы: (1) бактериальной деструкции исходного органического или органо-минерального вещества (первичное гетерогенное замещение фрамбоидальным пиритом ( $\text{FeS}_2$ ); фрамбоиды пирита часто приурочены к остаткам организмов; описаны, в частности, в микроструктуре органического вещества из слоев, содержащих вендские ископаемые (Dzik, 2003)); (2) вторич-

**Таблица 1.** Элементный состав фрагмента «стебля» *Niemalora* sp.

Спектр	В стат.	C	Mg	Al	Si	S	K	Ca	Fe	O	Итог
Спектр 1	Да	11.41	0.28	0.34	1.25	12.91		0.41	16.78	56.62	100.00
Спектр 2	Да	14.69	0.66	2.42	5.41		0.44	1.02	20.96	54.39	100.00

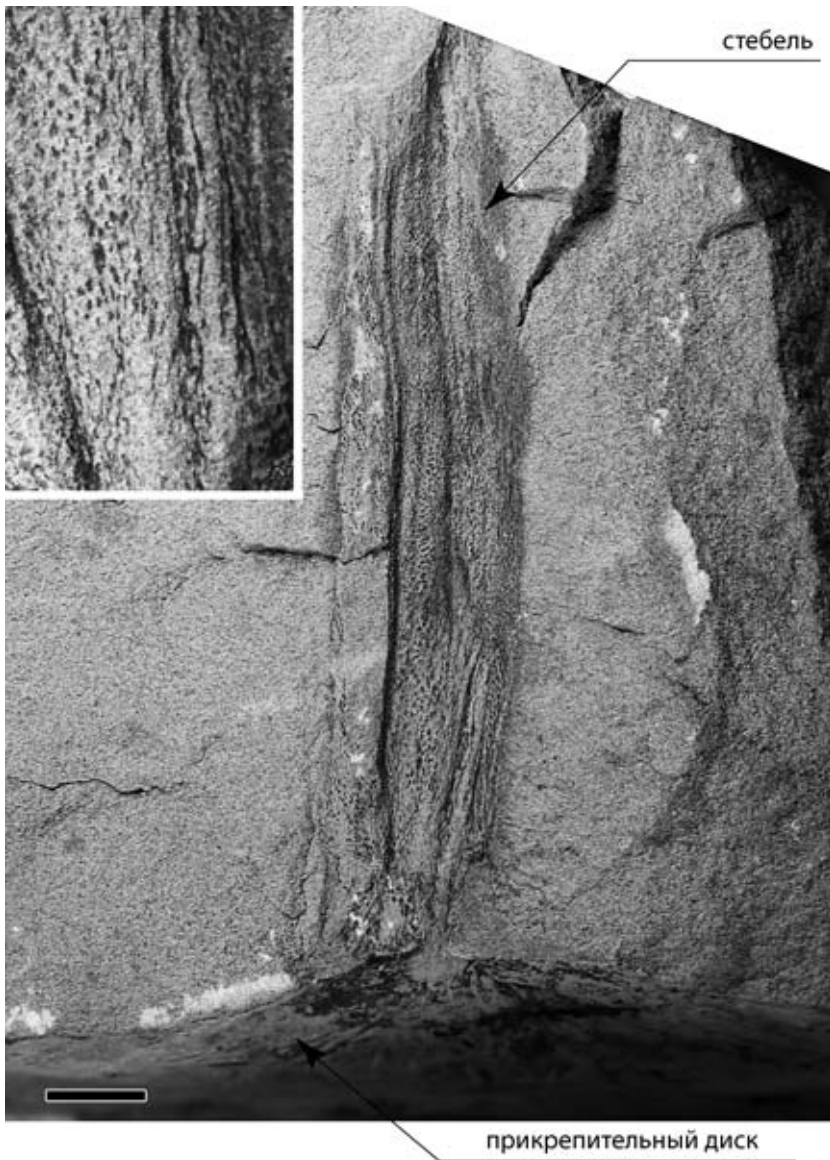


Рис. 4. *Niemaloga* sp., комплексный отпечаток прикрепительного диска со стеблем: экз. ПИН, № 3993/9627; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ёргинских слоев. Масштабный отрезок 1 см.

ных гипергенных изменений фоссилий (сходные агрегаты окислов железа обнаружены в микроструктуре спикул кембрийских губок из лагерштеттов Chengjiang, для которых реконструировано вторичное замещение кремнезема при позднем диагенезе скелетного вещества, устойчивого к разложению (Forchielli et al., 2012)). Т.о. можно предполагать, что волосовидные струк-

туры в прикрепительных дисках и стеблях перовидных Petalonamae могли быть довольно плотными, более устойчивыми к разложению, чем мягкие ткани, и, возможно, минерализованными *in vivo* (на прижизненную минерализацию могут указывать редкие находки корневых выростов Hiemalora со следами «переломов», см. Сержникова, 2005). На основании наших данных пока трудно судить о природе волосовидных тяжей Petalonamae, это мог быть коллаген, спонгин, хитин и т. д. Следует учитывать, что в аноксичных условиях, которые реконструируются для обстановок позднего протерозоя (Walter et al., 2000; Schröder, Grotzinger, 2007), растворение минеральных компонентов происходит особенно быстро (Янин, 1983; ссылки в работе). У современных губок Monorhaphis встречаются очень длинные базальные спикулы, состоящие из силикатеина и кремнезема (Wang et al., 2007). Кроме того, недавно у пресноводных байкальских губок, в базальных дисках, был обнаружен хитин и установлено, что именно он способствует адгезии; хитин встречается и в филогенетически древних, и молодых группах, что предполагает его наличие и у предковых форм Metazoa (Ehrlich et al., 2013). Для реконструкции первоначального состава скелетных элементов перовидных Petalonamae потребуются дальнейшие исследования, но на основании предварительных данных можно говорить о развитии процессов склеротизации у этой доминирующей в позднем протерозое группы.

Кроме описанных опорных образований, для некоторых Petalonamae предполагается развитие *песчаных скелетов* и «якорей» (Seilacher, 1989; Vickers-Rich et al., 2013), а также плотных *органических оболочек* (Dzik, 1999 и др.).

Из-за неопределенности систематического положения или скудости данных, за рамками обсуждения остался целый ряд докембрийских проблематичных форм, которые в разное время относили к губкам или кишечнополостным: Trilobozoa, у которых А. Зейлахер с соавторами (Seilacher et al., 2003) реконструировали агглютинированный скелет, Ausiidae, скелетные формы – Namacalatus, тубулярные организмы, анабаритиды и др.; их изучение позволит уточнить особенности скелетогенеза в докембрии и пути развития низших Metazoa.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обзор палеонтологических данных показывает, что у проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия проходили процессы склеротизации, причем у ряда представителей эдиакарской «фауны» были развиты опорные образования, сходные со скелетами губок и кишечнополостных (рис. 5). Какие выводы могут следовать из представленных данных?

(1) Появляется возможность обсуждать планы строения и филогению проблематичных докембрийских организмов с несколько иных позиций: твердый скелет входит в архетип многих современных таксонов, а эдиакарская «фауна» чаще рассматривается как мягкотелая, что усложняет сопоставления.

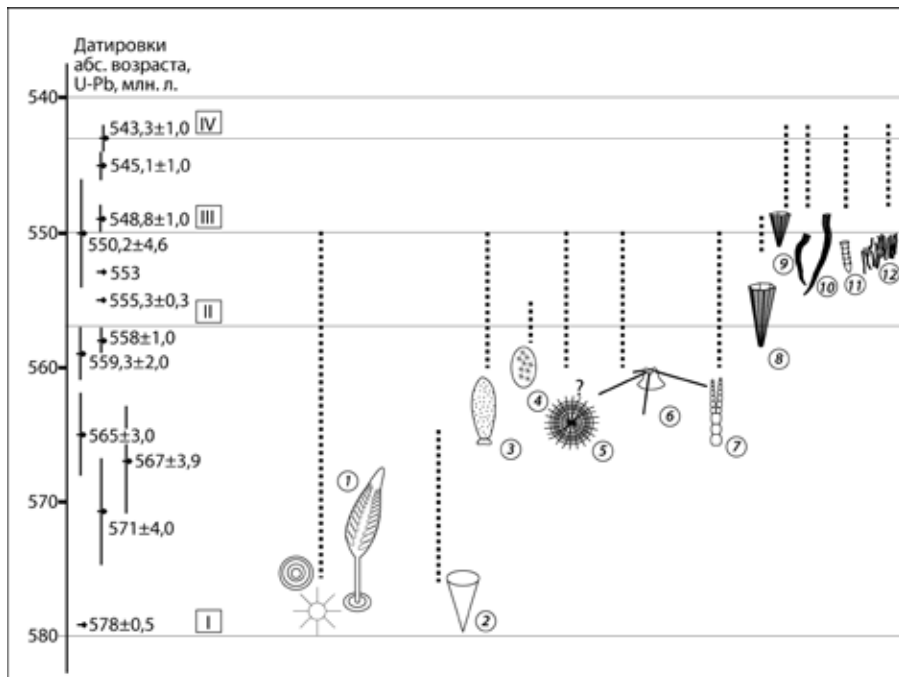


Рис. 5. Проблематичные низшие многоклеточные в последовательностях неопротерозоя (этапы и датировки абс. возраста по данным Д.В. Гражданкина, 2011: I – редкинский (580–557 млн. лет); II – беломорский (557–550 млн. лет); III – котлинский (550–543 млн. лет); IV – ровенский (543–540 млн. лет)). Цифры в кружках (в скобках приведены данные о скелетных элементах): 1 – перовидные *Petalonamae* (волоknистые тяжи); 2 – *Thectardis avalonensis* (жесткие монолитные кубки); 3 – *Vaveliksia vana* (агрегаты из агглютированных минеральных частиц); 4 – *Fedomia mikhaili* (гибкие спикулоподобные 6–8-лучевые элементы); 5 – *Palaeophragmodictya reticulata* (гибкая диктиональная решетка); 6 – *Coronacollina acula* (длинные одноосные твердые спикулы); 7 – *Funisia dorothea* (серии плотных упругих трубок); 8 – *Vendocollaria triradiata*, 9 – *Paraconularia* sp., 10 – *Corumbella wernerii* (плотные оболочки, теки(?)); 11 – *Cloudina* (серии вертикальных минерализованных воронок); 12 – *Namapoikia rietoogensis* (модули из минерализованных трубочек).

(2) Целый ряд проблематичных макроорганизмов позднего докембрия можно относить к низшим многоклеточным (согласуется с выводами М. Глесснера (Glaessner, 1984), М.А. Федонкина (1985), Б.С. Соколова (1972, 2012) и др. и данными молекулярной генетики (напр., Erwin et al., 2011)).

(3) Диверсификацию проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия можно сравнить с гораздо более масштабными кембрийскими событиями, когда наряду со стволовыми таксонами, существовали короткоживущие проблематичные группы (археоциаты, радиоциатиды, анабаритиды и мн. др.), которые почти также трудно сравнивать с современными таксонами, как и эдиакарскую «фауну». Такой сценарий предполагается для периодов становления таксонов высокого ранга, когда план строения мог быть менее четким из-за проявления эффекта «архаического многообразия» (Мамкаев, 1968). Например, при обосновании *Archaeata* И.Т. Журав-



лева и Е.И. Мягкова отмечают, что этот ранг «резко отличается по своей характеристике от всех принятых в настоящее время царств органического мира» (Журавлева, Мягкова, 1981, с. 45). У многих представителей эдиакарской «фауны» также наблюдаются признаки надтипов, и даже надцарств: С.В. Рожнов (2010) обосновывает такую возможность, интерполируя на венд данные фанерозоя – об общей тенденции к уменьшению максимального ранга появляющихся таксонов с течением геологического времени. Следует отметить также, что своеобразии планов строения и образа жизни низших многоклеточных вендского периода могло быть связано с симбиотрофией: это положение подкрепляется результатами исследований современных организмов, живущих в симбиозе с хемотрофными бактериями (напр., Малахов, 1997), а также новыми свидетельствами развития аноксии в придонных слоях эдиакарских шельфов (Hall et al., 2013; Kaufman et al., 2013).

(4) Скелетогенез у низших многоклеточных происходил, по-видимому, не в ответ на изменение условий или проявление хищничества (согласуется с выводами Pflug, 1974; Knoll, 2003): по данным геномики и протеомики предполагаемые докембрийские предковые формы Metazoa уже должны были обладать соответствующим набором генов (Muller, 2007). Т. о., скелетогенез у вендских Metazoa, которых весьма условно относят к фанерозойским типам – это еще один из многих примеров параллелизмов и мозаичности в ископаемой летописи (см. Татаринов, 1972; Красилов, 1977; Пономаренко, 2004 и др.): в венде можно увидеть «предварение» (по Л.С. Бергу, 1922) последующей «истории становления скелетных фаун» (термин А.Ю. Розанова, 1996).

Искренняя признательность сотрудникам ПИН РАН акад. Б.С. Соколову, акад. М.А. Федонкину, А.Ю. Иванцову за предоставленный в распоряжение уникальный материал и консультации, А.Г. Пономаренко за обсуждение рукописи и полезные рекомендации, В.Н. Подковырову (ИГГД РАН) за комментарии по геохимическим анализам, А.В. Мазину, С.В. Багирову за фотосъемку образцов, Л.В. Зайцевой за проведение микроструктурных исследований на СЭМ Leiss EVO50 с микроанализатором Oxford INCA. Исследования проводятся при финансовой поддержке РФФИ, № 14-05-00870 и НШ-5512.2014.5.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С.* 1977. Труды по теории эволюции, 1922–1930. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Л.: Наука. 387 с.
- Бурзин М.Б.* 1966. Микробные бентосные сообщества позднего венда // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы / Ред. А.Ю. Розанов. М.: Наука, 1993. С. 282–293.
- Вологдин А.Г.* 1966. Крибрициаты кембрия СССР. М.: Наука. 62 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 109).

- Герасимов П.А.* 1960. Губки подмосковной юры и нижнего мела // Мат-лы по геологии и полезным ископаемым Центральных районов Европейской части СССР. Вып. 3. Палеонтология и региональная геология. М. С. 5–29.
- Герман Т.Н., Подковыров В.Н.* 2014. Образование необычной формы у рифейских *Eosolenides* // Палеонтол. журн. (в печати).
- Гражданкин Д.В.* 2003. Строение и условия осадконакопления вендского комплекса в Юго-восточном Беломорье // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 11. № 4. С. 3–23.
- Гражданкин Д.В.* 2011. Хроностратиграфия верхнего венда (на примере разрезов северо-восточной окраины Восточно-Европейской платформы и западного склона Среднего Урала). Дисс. на соиск. уч. ст. докт. геол.-мин. наук. Новосибирск. 362 с.
- Гражданкин Д.В., Марусин В.В., Меерт Дж.* и др. 2011. Котлинский горизонт на Южном Урале // Докл. АН. Т. 440. № 2. С. 201–206.
- Догель В.А.* 1975. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа. 560 с.
- Ересковский А.В.* 2005. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб.: СПбГУ. 304 с.
- Ёндонжамц Ж., Лхасурен Б.* 1988. Стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия Дзабханской зоны // Поздний докембрий и ранний палеозой Сибири. Рифей и венд. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР. С. 150–162.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* 1981. Материалы к изучению Archaeata // Проблематики фанерозоя. М.: Наука. С. 41–74 (Тр. ИГиГ СО АН СССР СО АН СССР. Т. 481).
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* 1987. Низшие многоклеточные фанерозоя. М.: Наука. 224 с.
- Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е., Сережникова Е.А.* 2004. Некоторые проблематики из вендских отложений Юго-Восточного Беломорья // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–9.
- Красилов В.А.* 1977. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука. 254 с.
- Малахов В.В.* 1997. Вестиментиферы – автотрофные животные // Соросовский образовательный журнал. № 9. С. 18–26.
- Мамкаев Ю.В.* 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии. Т. 21. № 1. С. 48–56.
- Овчинникова Г.В., Кузнецов А.Б., Васильева И.М.* и др. 2012. U-Pb-возраст и Sr-изотопная характеристика надтиллитовых известняков неопротерозойской цаганоломской свиты, бассейн р. Дзабхан, Западная Монголия // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 20. № 6. С. 28–40.
- Палий В.М.* 1976. Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии // Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы / Ред. П.Л. Шульга. Киев: Наук. думка. С. 63–77.
- Пономаренко А.Г.* 2004. Артроподизация и ее экологические последствия // Эко-системные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: ПИН РАН. С. 7–22.

- Рожнов С.В.* 2010. Из венда в кембрий: становление морфологической организации современных типов многоклеточных животных // *Онтогенез*. Т. 41. № 6. С. 425–437.
- Розанов А.Ю.* 1996. История становления скелетных фаун // *Соросовский образовательный журнал*. № 12. С. 62–68.
- Сережникова Е.А.* 2005. Новая интерпретация ископаемых отпечатков *Nemaloga* из вендских отложений Оленекского поднятия (Северо-восток Сибирской платформы) // *Бюлл. МОИП. Отд. Геол.* Т. 80. Вып. 3. С. 26–32.
- Сережникова Е.А.* 2007. *Palaeophragmodictya spinosa* sp. nov. – новый билатеральный седентарный организм из венда Юго-Восточного Беломорья // *Палеонтол. журн.* № 4. С. 16–24.
- Сережникова Е.А.* 2013. Базальные структуры вендских организмов: сохранность, строение, морфотипы, возможный морфогенез // *Палеонтол. журн.* № 3. С. 3–13.
- Соколов Б.С.* 1972. Докембрийская биосфера в свете палеонтологических данных // *Вестн. АН СССР*. № 8. С. 48–54.
- Соколов Б.С.* 2012. Палеонтология докембрия и акрохроны биосферной эволюции (к теории расширяющейся биосферы) // *Стратиграфия. Геол. корреляция*. Т. 20. № 2. С. 3–12.
- Соколов Б.С., Федонкин М.А.* 1988. Ранние этапы развития жизни на Земле // *Современная палеонтология*. Т. 2. М.: Недра. С.118–142.
- Станковский А.Ф., Веричев Е.М., Гриб В.П., Добейко И.П.* 1981. Венд юго-восточного Беломорья // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* № 2. С. 78–87.
- Татаринев Л.П.* 1972. Палеонтология и закономерности филогенеза низших наземных позвоночных // *Палеонтол. журн.* № 3. С. 121–134.
- Федонкин М.А.* 1981. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука. 100 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 342).
- Федонкин М.А.* 1983. Бесскелетная фауна Подольского Приднестровья // *Венд Украины*. Киев: Наук. думка. С. 128–139.
- Федонкин М.А.* 1985. Систематическое описание вендских Metazoa // *Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование*. Т. 1. Палеонтология. М.: Наука. С. 70–106.
- Янин Б.Т.* 1983. Основы тафономии. М.: Недра. 184 с.
- Amthor J.E., Grotzinger J.P., Schröder S.* et al. 2003. Extinction of Cloudina and Namacalathus at the Precambrian–Cambrian boundary in Oman // *Geology*. V. 31. P. 431–434.
- Antcliffe J.B., Callow R.H.T., Brasier M.D.* 2011. The origin of sponges: examination of Precambrian metazoan diversifications // *The Palaeontological Association. 55 Ann. Meeting, 17–20 December 2011, Plymouth univ. Programme and Abstract*. P. 15–16.
- Babcock L.E., Grunow A.M., Sadowski G.R., Leslie S.A.* 2005. Corumbella, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* V. 220. № 1–2. P. 7–18.
- Babinski M., Fanning C.M., Trindade R.I.F., Boggiani P.C.* 2008. U-Pb SHRIMP ages from the Neoproterozoic southern Paraguay Belt: constraining the depositional age

- and sediment provenance of glaciogenic deposits // 4 SHRIMPWorkshop. Abstr. Vol. Saint Petersburg. P. 19–21.
- Bassler R.S.* 1941. A supposed jellyfish from the pre-Cambrian of the Grand Canyon // Proc. U. S. Natl. Mus. V. 89 (3104). P. 519–522.
- Bengtson S., Hou X.* 2001. The integument of Cambrian chancelloriids // Acta Palaeontol. Pol. V. 46. № 1. P. 1–22.
- Benus A.P.* 1988. Sedimentological context of a deep-water Ediacaran fauna (Mistaken Point Formation, Avalon Zone, Eastern Newfoundland) // Trace Fossils, Small Shelly Fossils, and the Precambrian–Cambrian Boundary / Eds E. Landing, G. Narbonne, P. Myrow. Albany, N.Y.: Univ. State N.Y., State Educ. Dep. P. 8–9. (Bull. N.Y. State Mus. № 463).
- Bowring S.A., Grotzinger J.P., Isachsen C.E.* et al. 1993. Calibrating rates of Early Cambrian evolution // Science. V. 261. № 5126. P. 1293–1298.
- Botting J.P., Butterfield N.J.* 2005. Reconstructing early sponge relationships by using the Burgess Shale fossil *Eiffelia globosa*, Walcott // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. V. 102. № 5. P. 1554–1559.
- Botting J.P., Muir L.A., Lin J.-P.* 2013. Relationships of the Cambrian Protomonaxonida (Porifera) // Palaeontologia Electronica. V. 16. № 2. 9A. 23 p.
- Bowring S., Myrow P., Landing E.* et al. 2003. Geochronological constraints on terminal Neoproterozoic events and the rise of metazoans // Geophysical Res. Abstr. V. 5. P. 113–114.
- Brasier M.D., Green O., Shields G.* 1997. Ediacarian sponge spicule clusters from southwestern Mongolia and the origins of the Cambrian fauna // Geology. V. 25. № 4. P. 303–306.
- Bykova N.V.* 2011. Ediacaran soft-bodied organisms and macrophytes: two sides of one coin? // Neoproterozoic sedimentary basins: stratigraphy, geodynamics and petroleum potential. Proc. Int. Conference (Novosibirsk, 30 July – 02 August, 2011) / Eds D.V. Grazhdankin, V.V. Marusin. Novosibirsk : IPGG SB RAS. P. 14–15.
- Cai Y., Hua H., Schiffbauer J.D.* et al. 2014. Tube growth patterns and microbial mat-related lifestyles in the Ediacaran fossil Cloudina, Gaojiashan Lagerstätte, South China // Gondwana Res. V. 25. № 3. P. 1008–1018.
- Clapham M.E., Narbonne G.M., Gehling J.G.* 2003. Paleocology of the oldest known animal communities: Ediacaran assemblages at Mistaken Point, Newfoundland // Paleobiology. V. 29. № 4. P. 527–544.
- Clites E.C., Droser M.L., Gehling J.G.* 2012. The advent of hard-part structural support among the Ediacara biota: Ediacaran harbinger of a Cambrian mode of body construction // Geology. V. 40. № 4. P. 307–310.
- Cloud P.E.* 1960. Gas as a sedimentary and diagenetic agent // Am. J. Sci. V. 258-A. P. 35–45.
- Cohen Ph.A., Schopf J.W., Butterfield N.J.* et al. 2011. Phosphate biomineralization in mid-Neoproterozoic protists // Geology. V. 39. № 6. P. 539–542.
- Condon D., Zhu M., Bowring S.* et al. 2005. U–Pb ages from the Neoproterozoic Doushan-tuo Formation, China // Science. V. 308. № 5718. P. 95–98.
- Conway Morris S., Mattes B.W., Chen M.* 1990. The early skeletal organism Cloudina: new occurrences from Oman and possibly China // Am. J. Sci. V. 290-A. P. 245–260.

- Cunningham K.J., Rigby J.K., Wacker M.A., Curran H.A. 2007. First documentation of tidal-channel sponge biostromes (upper Pleistocene, southeastern Florida) // *Geology*. V. 35. № 5. P. 475–478.
- Dehler C.M., Karlstrom K.E., Gehrels G.E. et al. 2012. Stratigraphic revision, provenance, and new age constraints of the Nankoweap Formation and Chuar Group, Grand Canyon Supergroup, Grand Canyon, Arizona // *GSA. Abstracts with Programs*. V. 44. № 6. P. 82.
- Desqueyroux-Faúndez R., Valentine C. 2002. Family Callyspongiidae de Laubenfels, 1936 // *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges* / Eds J.N.A. Hooper, R.W.M. Van Soest. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 835–851.
- Ding Q., Xing Y., Chen Y. 1988. Metazoa and trace fossils // *Biostratigraphy of the Yangtze Gorge area, 1, Sinian* / Eds Z. Zhao, S. Zheng. Beijing: Geol. Publ. House. P. 115–122 (in Chinese).
- Droser M.L., Gehling J.G. 2008. Synchronous aggregate growth in an abundant new Ediacaran tubular organism // *Science*. V. 319. № 5870. P. 1660–1662.
- Dzik J. 1999. Organic membranous skeleton of the Precambrian metazoans from Namibia // *Geology*. V. 27. № 6. P. 519–522.
- Dzik J. 2003. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities // *Integr. Comp. Biol.* V. 43. № 1. P. 114–126.
- Ehrlich H., Kaluzhnaya O.V., Brunner E. et al. 2013. Identification and first insights into the structure and biosynthesis of chitin from the freshwater sponge *Spongilla lacustris* // *J. Struct. Biol.* V. 183. № 3. P. 474–483.
- Erwin D.H., Laflamme M., Tweedt S.M. et al. 2011. The Cambrian Conundrum: Early Divergence and Later Ecological Success in the Early History of Animals // *Science*. V. 334. № 6059. P. 1091–1097.
- Fedonkin M.A., Gehling J.G., Grey K. et al. 2007. *The rise of animals: evolution and diversification of the kingdom Animalia*. Baltimore: John Hopkins University Press. 326 p.
- Fedonkin M.A., Waggoner B.M. 1997. The Vendian fossil *Kimberella*: The oldest mollusk // *Nature*. V. 388. № 6645. P. 868–871.
- Forchielli A., Steiner M., Hu S.X., Keupp H. 2012. Taphonomy of Cambrian (Stage 3/4) sponges from Yunnan (South China) // *Bull. Geosci.* V. 87. № 1. P. 133–142.
- Ford T.D. 1958. Precambrian fossils from Charnwood Forest // *Proc. Yorks. Geol. Soc.* V. 31. P. 211–217.
- Gehling J.G. 1991. The case for Ediacaran roots to the metazoan tree // *Mem. geol. Soc. India*. V. 20. P. 181–224.
- Gehling J.G., Droser M.L., Jensen S.R., Runnegar B.N. 2005. Ediacaran organisms: relating form and function // *Evolving Form and Function: Fossils and Development*. Proc. Symp. honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80 birthday / Ed. D.E.G. Briggs. New Haven: Peabody mus. nat. hist., Yale univ. P. 43–67.
- Gehling J.G., Narbonne G.M., Anderson M.M. 2000. The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica* // *Palaeontology*. V. 43. № 3. P. 427–456.

- Gehling J.G., Rigby J.K.* 1996. Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia // *J. Paleontol.* V. 70. № 2. P. 185–195.
- Germis G.J.B.* 1972. New shelly fossils from the Nama Group, South-West Africa // *Am. J. Sci.* V. 272. № 8. P. 752–761.
- Glaessner M.F.* 1962. Precambrian fossils // *Biol. Rev.* V. 37. P. 467–494.
- Glaessner M.F.* 1976. Early Phanerozoic annelid worms and their geological and biological significance // *J. Geol. Soc. (London, U. K.)*. V. 132. P. 259–275.
- Glaessner M.F.* The Dawn of Animal Life. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. 244 p.
- Grant S.W.F.* 1990. Shell structure and distribution of Cloudina, a potential index fossil for the terminal Proterozoic // *Am. J. Sci.* V. 290–A. P. 261–294.
- Grazhdankin D.V.* 2004. Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution // *Paleobiology*. V. 30. № 2. P. 203–221.
- Grazhdankin D., Gerdes G.* 2007. Ediacaran microbial colonies // *Lethaia*. V. 40. P. 201–210.
- Grotzinger J.P., Bowring S.A., Saylor B.Z., Kaufman A.J.* 1995. Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution // *Science*. V. 270. № 5236. P. 598–604.
- Grotzinger J.P., Watters W.A., Knoll A.H.* 2000. Calcified metazoans in thrombolite–stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia // *Paleobiology*. V. 26. № 3. P. 334–359.
- Hagadorn J.W., Waggoner B.* 2000. Ediacaran fossils from the southwestern Great Basin, United States // *J. Paleontol.* V. 74. № 2. P. 349–359.
- Hahn G., Hahn R., Leonardos O.H.* et al. 1982. Körperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungpräkambrium Brasiliens // *Geol. Palaeontol.* V. 16. P. 1–18.
- Hall M., Kaufman A.J., Vickers-Rich P.* et al. 2013. Stratigraphy, palaeontology and geochemistry of the late Neoproterozoic Aar Member, southwest Namibia: Reflecting environmental controls on Ediacara fossil preservation during the terminal Proterozoic in African Gondwana // *Precambrian Res.* V. 238. P. 214–232.
- Hofmann H.J., O'Brien S.J., King A.F.* 2008. Ediacaran biota on Bonavista peninsula, Newfoundland, Canada // *J. Paleontol.* V. 82. № 1. P. 1–36.
- Hooper J.N.A., Van Soest R.W.M.* 2002. Order Poecilosclerida Topsent, 1928 // *Systema Porifera: A Guide to the Classification of the Sponges* / Eds J.N.A. Hooper, R.W.M. Van Soest. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 403–408.
- Hua H., Chen Z., Yuan X.* et al. 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal Cloudina // *Geology*. V. 33. № 4. P. 277–280.
- Ivantsov A.Yu.* 2012. Paleontological Data on the Possibility of Precambrian Existence of Mollusks // *Mollusks: Morphology, Behavior and Ecology* / Eds A. Fyodorov, H. Yakovlev. N.Y.: Nova Science Publishers. P. 153–179.
- Ivantsov A.Yu., Fedonkin M.A.* 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary // *Palaeontology*. V. 45. № 6. P. 1119–1129.
- Ivantsov A.Yu., Gritsenko V.P., Konstantinenko L.I.* 2014. Revision of the problematical Vendian macrofossils Beltanelliformis (=Beltanelloides, Nemiana) // *Paleontol. j.* (in press).

- Jenkins R.J.F.* 1984. Interpreting the oldest fossil cnidarian // *Palaeontographica Americana*. V. 54. P. 95–104.
- Jenkins R.J.F., Gehling J.G.* 1978. A review of the frond-like fossils of the Ediacaran assemblage // *Rec. S. Austral. Mus.* V. 17. P. 347–359.
- Kaufman A.J., Cui H., Peek S.* et al. 2013. The effect of seawater redox stratification on early metazoans from the terminal Ediacaran Khatyspyt Formation of Arctic Siberia // *Geol. Soc. Am. Abstracts with Programs*. V. 45. № 7. P. 186.
- Khomentovskiy V.V., Gibsher A.S.* 1996. The Neoproterozoic – Lower Cambrian in northern Gobi-Altay, western Mongolia: regional setting, lithostratigraphy and biostratigraphy // *Geol. Mag.* V. 133. № 4. P. 371–390.
- Knoll A.H.* 2003. Biomineralization and evolutionary history // *Rev. Mineral. Geochem.* V. 54. № 1. P. 329–356.
- Kouchinsky A., Bengtson S., Runnegar B.* et al. 2012. Chronology of early Cambrian biomineralization // *Geol. Mag.* V. 149. № 2. P. 221–251.
- LaFlamme M., Narbonne G.M., Anderson M.M.* 2004. Morphometric analysis of the Ediacaran frond *Charniodiscus* from the Mistaken Point Formation, Newfoundland // *J. Paleontol.* V. 78. № 5. P. 827–837.
- Leonov M.V.* 2007. Comparative taphonomy of Vendian genera *Beltanelloides* and *Nemiana*: taxonomy and lifestyle // *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota* / Eds P. Vickers-Rich, P. Komarower. L. P. 259–267 (*Geol. Soc. Spec. Publ.* V. 286).
- Li C.-W., Chen J.-Y., Hua T.-E.* 1998. Precambrian sponges with cellular structures // *Science*. V. 279. № 5352. P. 879–882.
- Lowenstam H. A., Margulis L.* 1980. Evolutionary prerequisites for early Phanerozoic calcareous skeletons // *BioSystems*. V. 12. № 1–2. P. 27–41.
- Maloof A.C., Rose C.V., Beach R.* et al. 2010. Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia // *Nat. Geosci.* V. 3. P. 653–659.
- Marin F., Smith M., Isa Y.* et al. 1996. Skeletal matrices, muci, and the origin of invertebrate calcification // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 93. № 4. P. 1554–1559.
- Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A.* et al. 2000. Age of Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: implications for Metazoan evolution // *Science*. V. 288. № 5467. P. 841–845.
- McMenamin M.A.S.* 1998. *The Garden of Ediacara: Discovering the First Complex Life*. N.Y.: Columbia univ. press. 295 p.
- Mehl D.* 1996. Organization and microstructure of the cancelloriid skeleton: implications for the biomineralization of the Cancelloriidae // *Bull. Inst. Oceanogr.* V. 14. P. 377–385.
- Moldowan J.M., Dahl J., Jacobsen S.R.* et al. 1994. Molecular fossil evidence for Late Proterozoic – early Paleozoic environments // *Terra Nova*. V. 6. Abstr. Suppl. 3. P. 6.
- Müller W.E.G., Li J., Schröder H.C.* et al. 2007. The unique skeleton of siliceous sponges (Porifera; Hexactinellida and Demospongiae) that evolved first from the Urmetazoa during the Proterozoic: a review // *Biogeosciences*. V. 4. № 2. P. 219–232.

- Narbonne G.M.* 2005. The Ediacara Biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems // *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* V. 33. P. 421–442.
- Narbonne G.M., Hofmann H.J.* 1987. Ediacaran biota of the Wearnecke Mountains, Yukon, Canada // *Palaeontology*. V. 30. № 4. P. 647–676.
- Paim P.S.G., Leipnitz I., Zucatti da Rosa A.L., Stock da Rosa A.A.* 1997. Preliminary report on the occurrence of *Chancelloria* sp. in the Itajaí Basin, Southern Brazil // *Rev. Bras. Geocienc.* V. 27. № 3. P. 303–308.
- Peterson K.J., Waggoner B., Hagadorn J.W.* 2003. A Fungal Analog for Newfoundland Ediacaran Fossils? // *Integr. Comp. Biol.* V. 43. № 1. P. 127–136.
- Pflug H.D.* 1974. Vor- und Frühgeschichte der Metazoen // *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh.* V. 145. P. 328–374.
- Popov V.V., Khranov A.N., Bachtadse V.* 2005. Palaeomagnetism, magnetic stratigraphy, and petromagnetism of the Upper Vendian sedimentary rocks in the sections of the Zolotitsa River and in the Verkhotina Hole, Winter Coast of the White Sea, Russia // *Russian j. earth sci.* V. 7. P. 1–29.
- Preiss W.V.* 2000. The Adelaide Geosyncline of South Australia and its significance in Neoproterozoic continental reconstruction // *Precambrian Res.* V. 100. № 1–3. P. 21–63.
- Reitner J., Mehl D.* 1996. Monophyly of the Porifera // *Verh. Naturwiss. Ver. Hambg.* V. 36. P. 5–32.
- Reitner J., Wörheide G.* 2002. Non-Lithistid fossil Demospongiae – Origins of their palaeobiodiversity and highlights in history of preservation // *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges* / Eds J.N. Hooper, J.N. Van Soest. N.-Y.: Kluwer acad./plenum publ. P. 52–68.
- Retallack G.J.* 1994. Were the Ediacaran fossils lichens? // *Paleobiology*. V. 20. № 4. P. 523–544.
- Rigby J.K.* 1986. Sponges of the Burgess shale (Middle Cambrian), British Columbia // *Palaeontographica Canadiana*. № 2. 105 p.
- Rowland S.M.* 2001. Archaeocyaths – a history of phylogenetic interpretation // *J. Paleontol.* V. 75. P. 1065–1078.
- Rozhnov S.V.* 2009. Development of the Trophic Structure of Vendian and Early Paleozoic Marine Communities // *Paleontol. j.* V. 43. № 11. P. 1364–1377.
- Rützler K., Macintyre I.G.* 1978. Siliceous sponge spicules in coral reef sediments // *Mar. Biol.* V. 49. № 2. P. 147–159.
- Schröder S., Grotzinger J.P.* 2007. Evidence for anoxia at the Ediacaran–Cambrian boundary: the record of redox-sensitive trace elements and rare earth elements in Oman // *J. Geol. Soc. (London, U.K.)*. V. 164. P. 175–187.
- Seilacher A.* 1989. Vendozoa: organismic constructions in the Proterozoic biosphere // *Lethaia*. V. 22. № 3. P. 229–239.
- Seilacher A.* 1992. Vendobionta and Psammocorallia: lost construction of Precambrian evolution // *J. Geol. Soc. L.* V. 149. P. 607–613.
- Seilacher A., Grazhdankin D., Legouta A.* 2003. Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists // *Paleontol. res.* V. 7. № 1. P. 43–54.



- Serezhnikova E.A.* 2010. Colonization of Substrates: Vendian Sedentary Benthos // *Paleontol. j.* V. 44. № 12. P. 1560–1569.
- Serezhnikova E.A., Ivantsov A.Yu.* 2007. *Fedomia mikhaili* – A new spicule-bearing organism of sponge grade from the Vendian (Ediacaran) of the White Sea, Russia // *Paleoworld*. V. 16. № 4. P. 319–324.
- Sperling E.A., Peterson K.J., LaFlamme M.* 2011. Rangeomorphs, *Thectardis* (Porifera?) and dissolved organic carbon in the Ediacaran ocean // *Geobiology*. V. 9. № 1. P. 24–33.
- Sperling E.A., Robinson J., Pisani D., Peterson K.* 2010. Where's the glass? Biomarkers, molecular clocks, and microRNAs suggest a 200-Myr missing Precambrian fossil record of siliceous sponge spicules: Sponge biomarkers, molecular clocks and microRNAs // *Geobiology*. V. 8. № 1. P. 24–36.
- Sprigg R.C.* 1947. Early Cambrian ? jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia // *Trans. Roy. Soc. South Austr.* № 71. P. 221–224.
- Sprigg R.C.* 1949. Early Cambrian ? jellyfishes of Ediacara, South Australia, and Mount John, Kimberley District, Western Australia // *Trans. Roy. Soc. South Austr.* № 73. P. 72–79.
- Steiner M.* 1994. Die neoproterozoischen Megaalgen *Sudchinas* // *Berl. Geowiss. Abh. (E)*. V. 15. P. 1–146.
- Steiner M., Mehl D., Reitner J., Erdtman B.-D.* 1993. Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the lowermost Cambrian and a new facies reconstruction for the Yangtze platform (China) // *Berl. Geowiss. Abh. (E)*. V. 9. P. 293–329.
- Steiner M., Reitner J.* 2001. Evidence of organic structures in Ediacara-type fossils and associated microbial mats // *Geology*. V. 29. № 12. P. 1119–1122.
- Tang T., Zhang J., Jiang X.* 1978. Discovery and significance of the Late Sinian fauna from Western Hunan and Hubei // *Acta Stratigraphica Sinica*. V. 2. № 1. P. 32–45 (in Chinese).
- Teragawa C.K.* 1986. Particle transport and incorporation during skeleton formation in a keratose sponge *Dysidea etheria*. *Biol. Bull. (Woods Hole, MA, U.S.)*. V. 170. P. 321–334.
- Termier H., Termier G.* 1966. Sur les modalités de l'apparition des premiers coelomates // *C.R. Seances Acad. Sci. Ser. D*. V. 262. P. 1684–1685.
- Van Iten H.* 1991. Evolutionary affinities of conulariids // *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa* / Eds A.M. Simonetta, S. Conway Morris. Cambridge: Cambridge univ. press. P. 145–155.
- Van Iten H., Marques A.C., de Moraes Leme J. et al.* 2014. Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic–Cambrian history // *Palaeontology*. V. 57 (in press).
- Vickers-Rich P., Ivantsov A.Yu., Trusler P.W. et al.* 2013. Reconstructing *Rangea*: New Discoveries from the Ediacaran of Southern Namibia // *J. Paleontol.* V. 87. № 1. P. 1–15.
- Vinn O., Zaton M.* 2012. Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomineralized organism *Cloudina* (Ediacaran): structural and ontogenetic evidences // *Carnets de Géologie (Note-books on Geology)*. V. 3. P. 39–47 (CG2012\_A03).

- Walter M.R., Veevers J.J., Calver C.R.* et al. 2000. Dating the 840–544 Ma Neoproterozoic interval by isotopes of strontium, carbon, and sulfur in seawater, and some interpretative models // *Precambrian Res.* V. 100. № 1–3. P. 371–433.
- Wang X., Li J., Qiao L., Schröder H.C.* et al. 2007. The giant spicules of the deep sea hexactinellidan sponges of the genus *Monorhaphis* (Hexactinellida: Amphidiscosida: Monorhaphididae) // *Acta Zool. Sin.* V. 53. № 2. P. 557–569.
- Warren L.V., Pacheco M.L.A.F., Fairchild T.R.* et al. 2012. The dawn of animal skeletogenesis: Ultrastructural analysis of the Ediacaran metazoan *Corumbella wernerii* // *Geology.* V. 40. № 8. P. 691–694.
- Wilby P.R., Carney J.N., Howe M.P.A.* 2011. A rich Ediacaran assemblage from eastern Avalonia: Evidence of early widespread diversity in the deep ocean // *Geology.* V. 39. № 7. P. 655–658.
- Wood R.A., Grotzinger J.P., Dickson J.A.* 2002. Proterozoic modular biomineralized metazoan from the Nama Group, Namibia // *Science.* V. 296. № 5577. P. 2383–2386.
- Xiao S., Dong L.* 2006. On the morphological and ecological history of Proterozoic macroalgae // *Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology* / Eds S. Xiao, A.J. Kaufman. Dordrecht: Springer. P. 57–90.
- Xiao S., Laflamme M.* 2009. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota // *Trends in Ecology and Evolution.* V. 24. № 1. P. 31–40.
- Xiao S., Yuan X., Steiner M., Knoll A.* 2002. Macroscopic carbonaceous compressions in a Terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohu biota, South China // *J. Paleont.* V. 76. № 2. P. 347–376.
- Yang X., Zhao Y., Wu W.* et al. 2014. *Phragmodictya jinshaensis* sp. nov., a hexactinellid dictyosponge from the Cambrian of Jinsha, south China // *GFF.* V. 136. № 1. P. 1–5.
- Zhuravlev A.Yu.* 1993. Were Ediacarian Vendobionta multicellulars? // *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh.* V. 190. P. 299–314.
- Zhuravlev A.Yu., Liñán E., Gámez Vintaned J.A.* et al. 2012. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 57. № 1. P. 205–224.
- Zucatti da Rosa A.L.* 2005. Evidências de vida no Ediacarano inferior da bacia do Itajaí, SC. Rio Grande do Sul. 56 p. (Master Dissertation).

## Объяснение таблицы I

Фиг. 1–4. *Niemalora* sp.; экз. ПИН, № 3993/9627; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ергинских слоев (1–3 – структура «стебля»: 1, 2 – микроструктура под СЭМ Leiss EVO50 с микроанализатором Oxford INCA (Energy 350); на фиг. 1, 2 стрелками показаны фрамбоиды пирита, цифрами – точки анализов).

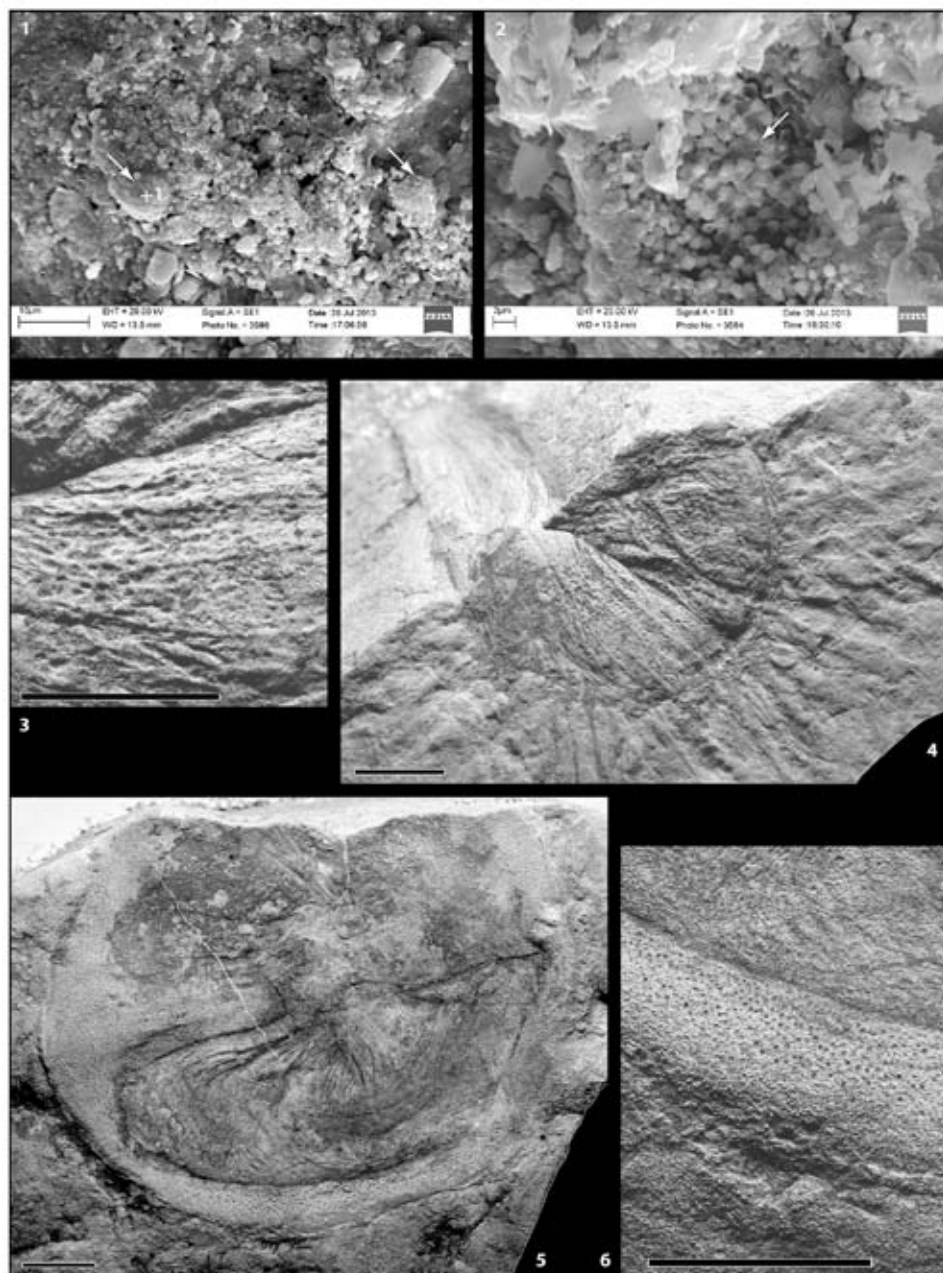
Фиг. 5, 6. *Protodipleurosoma* sp.; экз. ПИН, № 3993/6566; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ергинских слоев.

## SKELETAL STRUCTURES OF THE PROBLEMATIC LOWER METAZOA FROM THE VENDIAN (EDIACARAN)

**E.A. Serezhnikova**

The problematical Lower Metazoa from the Late Precambrian had some skeletal structures which are quite common for the skeletons of sponges and coelenterates: aggregates composed of agglutinated mineral particles; spicule-like elements; mineralized spicules; long fibrous bands; theca-like coverings; massive and modular organic and mineralized structures. Mineralized skeletal remains could not be preserved in clastic sediments because of anoxic conditions which were common in shelf settings of the Late Proterozoic. Data on rigid skeletons are included in the description of archetypes of many Phanerozoic sponges and coelenterates, so body plans and phylogeny of some members of the Ediacaran “fauna” could be considered in the context of the evolution of the Lower Metazoa.

*Key words:* Precambrian, Vendian, Ediacaran “fauna”, Lower Metazoa, skeletogenesis.



УДК 551.83+552.58

## **БИОИНДУЦИРОВАННАЯ КРУСТИФИКАЦИЯ КАК РЕАКЦИЯ ПОЗДНЕКАМЕННОУГОЛЬНО-РАННЕПЕРМСКИХ РИФОВЫХ ЭКОСИСТЕМ НА ИЗМЕНЕНИЯ БИОСФЕРЫ**

© 2014 А.И. Антошкина, Е.С. Пономаренко

*Институт геологии Коми НЦ УрО РАН  
antoshkina@geo.komisc.ru*

В структуре рифогенных образований типа скелетных холмов верхнего карбона-нижней перми севера Урала важную роль играли синседиментационные крустификационные цементы. В составе рифовых экосистем маленькие или тонкие организмы, покрытые биопленками, служили субстратом для твердых цементных корок. Возможно, такие свободноживущие сессильные организмы не могли формировать каркасные сооружения. Однако обширная и быстрая посмертная биологически индуцированная инкрустация мягких скелетов, расселявшихся на гетерогенном биокластовом материале, способствовала образованию высокорельефных твердых каркасов на морском дне в склоновых обстановках.

*Ключевые слова:* сессильные организмы, биоиндуцированный цемент, биоцементолиты, скелетные холмы, поздний карбон – ранняя пермь, север Урала, биосферные изменения

### **ВВЕДЕНИЕ**

В эволюции палеозойского рифообразования на севере Урала отмечаются довольно продолжительные интервалы распространения нетипичных биогенных карбонатов, знаменующих собой существенные перестройки биосферы. С биотическими и абиотическими событиями связано появление карбонатных образований, отражающих неблагоприятный для существования многих представителей морской биоты интервал в геологической истории, выделяясь расцветом микробиальных организмов и сво-

еобразных групп эукариот, участвующих в образовании биогенных карбонатов (Антошкина, 2008).

Наиболее выразительным примером формирования нетипичных биогенных образований являются своеобразные верхнекаменноугольно-нижнепермские биогенные каркасные известняки, широко распространенные в органогенных сооружениях севера Урала и других регионов мира (Flügel, Flügel-Kalher, 1992; Антошкина, 2003, 2009). Верхнекаменноугольно-нижнепермские органогенные сооружения типа скелетных холмов (по терминологии James, Bourque, 1992) развиты в разрезах западного склона Северного, Приполярного и Полярного Урала, на гр. Чернышева. Северный Урал характеризуется их наибольшим распространением и разнообразием (Антошкина, 2003). На реках Кожым, Щугер, Илыч, Унья, Подчерем, Косью в касимовских, гжельских, ассельских и сакмарских интервалах скелетных холмов отмечается широкое таксономическое и генетическое разнообразие биоцементолитов, макроскопически выделяющихся многочисленными и разнообразными по конфигурации крустификационными структурами.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для выяснения палеоэколого-геохимических особенностей формирования разных компонентов в биоцементолитах были изучены образцы биогермных и биокластовых разностей микробиально-палеоаплизиновых биоцементолитов. Определения в карбонатах изотопного состава углерода и кислорода для выяснения особенностей морских обстановок во время формирования исходных осадков осуществлялись на масс-спектрометре Delta V Advantage. Значения  $\delta^{13}\text{C}$  даны в промилле относительно стандарта PDB,  $\delta^{18}\text{O}$  – стандарта SMOW, калиброванный по международному стандарту NBS 19 (TS-limestone). Ошибка определений  $^{13}\text{C}$  и  $^{18}\text{O}$  не превышает  $\pm 0.1\%$  ( $1\sigma$ ). Проведены исследования характеристики органического вещества (ОВ), спектральный количественный (Ba и Sr скелетов и цементов), химический 8-компонентный карбонатный анализы. Регистрация спектров комбинационного рассеяния света для установления структуры ОВ проводилась на рамановском спектрометре Horiba Jobin Yvon LabRam HR800. На аналитическом сканирующем электронном микроскопе JSM-6400 с рентгеноспектральным микрозондовым анализатором (энергодисперсионный и волновой спектрометры) изучались образцы до травления и после. Травление проводилось 2 % соляной кислотой в течение 1 секунды, а затем – интенсивное промывание дистиллированной водой. В первом случае мы получали информацию о присутствии разных минеральных фаз в известняках, а во втором – характер структурных взаимоотношений. В каждом из образцов с помощью тонких сверл были выделены пробы карбоната из тел палеоаплизин, окружающей ее биопленки и последовательных стадий цемента. Для выявления типоморфных параметрических признаков, элек-

тронно-дырочных и примесных центров в телах палеоаплизин и карбонатов разных стадий цементов в биоцементолитах использовался метод электронного парамагнитного резонанса (ЭПР). Спектры ЭПР регистрировались на радиоспектрометре SE/X-2547 (RadioPAN, Польша) от порошковых препаратов карбоната при комнатной температуре. Были изучены исходные пробы и продукты их отжига при 350 и 600 °С, способствующего переходу ОВ в парамагнитное состояние. Для фазовой диагностики применялась ИК-спектроскопия (Фурье-спектрометр ИнфраЛюм ФТ-02). Диапазоны варьирования концентраций изоморфных примесей марганца в решетке карбоната определялись наряду с методом ЭПР и по данным рентгенолюминесценции. Анализы проводились в Институте геологии Коми НЦ УрО РАН.

### ЛИТОЛОГО-ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЕРХНЕКАМЕННОУГОЛЬНО-НИЖНЕПЕРМСКИХ СКЕЛЕТНЫХ ХОЛМОВ

В мелководном североуральском позднекаменноугольно-раннепермском морском бассейне существовало обилие разнообразных бентосных сообществ: скелетных метазой, водорослевых и микробиальных ассоциаций, что свидетельствует о высоком питательном балансе морских вод (мезотрофные условия), обусловленных континентальным выветриванием. Преобладание биокластовой седиментации в бассейне определялось хорошей освещенностью неглубоких морских вод, обилием скелетных организмов и подвижной гидродинамикой в пределах обширной карбонатной рампы с отсутствием на ее окраине крупных физических барьеров, затруднявших водообмен (Антошкина, 2003). Органогенные постройки типа скелетных холмов (мощностью 100–360 м) формировались преимущественно ниже базиса действия штормовых волн на склонах поднятий окраины карбонатной платформы, деформированной начавшимися в Палеоуральском океане орогенными процессами.

Как показали исследования рифогенных толщ из разрезов Приполярного и Северного Урала, в скелетных холмах отсутствуют обломочные шлейфы, типичные массивные каркасные организмы и климаксные стадии экологической сукцессии (ЭС), характерные для классических рифов. В детально изученных нижнепермских скелетных холмах западного склона Северного Урала установлено чередование аутогенных пионерных стадий ЭС (стабилизация и колонизация) и выделенной аллогенной стадии деструкции (Пономаренко, 2010).

На стадии стабилизации происходило накопление биокластовых песков или карбонатных илов с поселением преимущественно пластинчатых (палеоаплизин, филлоидные водоросли) или ветвистых (мшанки) организмов и образование твердого субстрата (фундамента постройки). Стадия колонизации характеризуется оккупацией субстрата фенестровыми мшан-

ками, при активном участии тубифитесов, или зелеными филлоидными водорослями. Выделенная стадия деструкции не относится к типовым стадиям экологической сукцессии, но является частым элементом верхнепалеозойских органогенных построек в исследуемом регионе. Она характеризует период, когда постройка выводилась в зону с активной гидродинамикой, т. е. в период регрессии морского бассейна. На стадии деструкции основными видами-доминантами и эдификаторами, несомненно, являлись палеоаплизины, с которыми ассоциируются обильные фузулиноиды, криноидеи, брахиоподы, тубифитесы, цианобактерии *Girvanella*, зеленые дактилядиевые водоросли и др.

Основу позднепалеозойских биогенных структур составляли такие sessильные организмы, как фенестровые мшанки, зеленые филлоидные водоросли, гидроиды и разнообразные проблематичные организмы. Самостоятельно эти организмы, возможно, не сформировали бы крупные каркасы, но обширная и быстрая цементация тонких скелетов способствовала широкому распространению своеобразных биогенных карбонатов – биоцементолитов и образованию высокорельефных биоцементных каркасов на морском дне.

Что же такое биоцементолиты, биоиндуцированный цемент и биоцементный каркас? Биоцементолиты – это биогермные или биокластовые разности массивных известняков, включающих разрозненные органические остатки и биоиндуцированный цемент, как крустификационный, так и кристаллический (рис. 1). Среди изученных биоцементолитов в разрезах верхнекаменноугольно-нижнепермских скелетных холмов установлены микробиально-мшанковые, микробиально-палеоаплизиновые, микробиально-филлоидно-водорослевые и микробиально-мшанково-тубифитесовые разности. Существенно реже они отмечаются и в иловых холмах (Пономаренко, 2011).

Генезис биоцементолитов: структура, сформированная свободноживущими организмами (цианобактериями, кальцимикробами, водорослями, серо- и сульфат-редуцирующими бактериями) и мелкими инкрустирующими бентосными беспозвоночными, которые связывали и строили карбонатный ил из наддонных вод, что проявлялось в образовании мелких микритовых и микробиальных пелоидов. Аккреция пелоидов приводила к образованию пелоидного автомикрита среди крупных участков, сформированных биологически индуцированным крустификационным и блоковым цементами – (Flügel, 2004).

**Биологически индуцированный цемент** – это обызвествление или кальцификация микробных тканей. Основными биологическими процессами являются: а) удаление продуктов метаболизма  $\text{CO}_2$  (производство аммиака); б) снабжение Ca-связывающих молекул и органического матрикса, являющихся центрами кристаллизации; в) образование синседиментационных неферментных карбонатов. Основная роль, которую биоиндуцированный цемент играет в образовании органогенных сооружений (риффы,



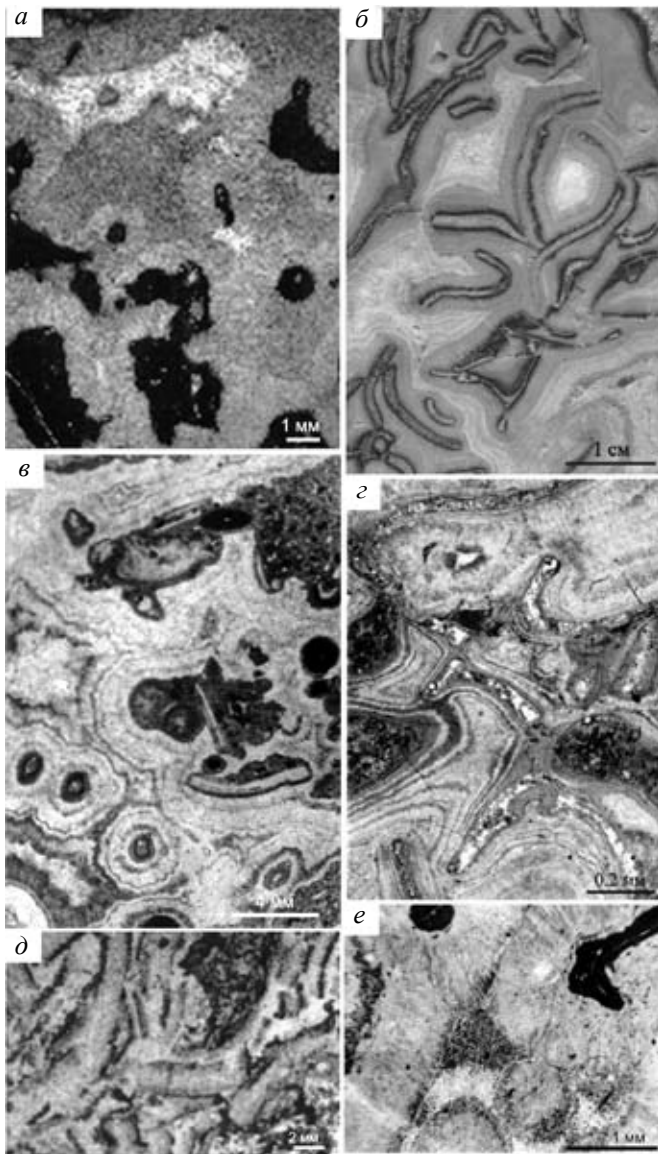


Рис. 1. Типы гжельско-ассельских биоцементолитов и морских синседиментационных цементов в них: *a* – микробиально-мшанково-тубифитесовый биогермный биоцементолит, р. Подчерем, гжельский ярус, шлиф 49/422-Ел; *б* – филоидно-водорослевый биокластовый биоцементолит, р. Унья, ассельский ярус, пришлифовка, обр. ПУ-28/17-09; *в* – мшанково-тубифитесовый биогермный биоцементолит, р. Кожым, ассельский ярус, шлиф ПМ-268-94; *г* – крустификационный отчетливо изопакитовый кальцитовый фибровый цемент вокруг фрагментов филоидных водорослей с участками пелоидного и блокового цемента, ассельский ярус, р. Унья, шлиф ПУ-28/8-09; *д* – филоидно-водорослевый биокластовый биоцементолит, р. Заостренная, гжельский ярус, шлиф 3-7/499-Ел; *е* – радиально-лучистый сферообразный крустификационный цемент вокруг *Tubiphytes* с мшанками внутри, пелоидный и блоковый цемент между сфероидами, р. Кожым, гжельский ярус, шлиф ПМ-224-94.

холмы), это создание и укрепление биогенных каркасов гораздо прочнее, чем ферментные скелетные каркасы из свободноживущих организмов, за счет крустификации последних, т. е. жесткой консервации.

**Биоцементный каркас** представляет собой каркасные структуры, образованные мелкими или тонкими скелетными, или нескелетными, организмами, покрытыми микробиальными пленками/корками, служившими конструкторами «подмостков/лесов» и обеспечивающими благоприятные субстраты для цементирования и образования на них твердых крустификационных цементных корок. Среди таких конструкторов кальцимикробы, зеленые водоросли, мелкие фораминиферы, тубифитесы, фенестровые мшанки, палеооплизины и хаetidные губки являлись важными составляющими в каменноугольных и пермских сообществах.

### ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЦЕМЕНТОЛИТОВ

Изучение биоцементных микробиально-палеооплизиновых структур с помощью метода ЭПР показало, что вокруг тела палеооплизин сначала формировалась биопленка, образующая микронной толщины корочка темного цвета. Затем вокруг организмов последовательно образовывались синседиментационные крустификационные цементы из кальцита разных генераций – от радиально-лучистой до блоковой (рис. 1,з, е). Цемент ранних стадий является биологически индуцированным карбонатом, мономинеральным беспримесным продуктом жизнедеятельности кальцимикробов, аккрецированных на биопленке палеооплизины. ОВ здесь является остатками микробов и не несет структурообразующей минерал роли (Лютоеv и др., 2010). В карбонате биогермного и биокластового биоцементолитов распределение концентраций  $PO_4^{0-}$ ,  $SO_4^{2-}+SO_3^{2-}$ ,  $CO_2$ ,  $C^*$ ,  $Mn^{2+}$  парамагнитных центров по кальциту разных стадий в целом аналогично. К цементу поздней генерации резко возрастает концентрация примесных ионов  $Mn^{2+}$  и плавно спадают концентрации органических радикалов и сульфат-замещений карбонатных групп. Фосфатные замещения исчезают уже в цементе первой генерации. Сложнее изменяется концентрации  $CO_2$ -центров (рис. 2,а–в). В биокластовом биоцементолите зафиксировано ее монотонное снижение, а в биогермном – она принимает максимальные значения в ранних генерациях цемента, возвращаясь к своему исходному значению при переходе к последней генерации. Все эти изменения концентрации парамагнитных центров хорошо отражают последовательность формирования биоцементолитов. В ИК-спектрах этих проб зарегистрированы четкие полосы свечения ионов  $Mn^{2+}$  в решетке кальцита из палеооплизин и разных генераций цемента. В кальците от тела палеооплизин к окружающей его микробиальной пленке содержание  $Mn^{2+}$  падает, а затем к цементу последней генерации происходит возрастание интенсивности свечения, а, следовательно, и концентрации примесного марганца. Особенно резко это

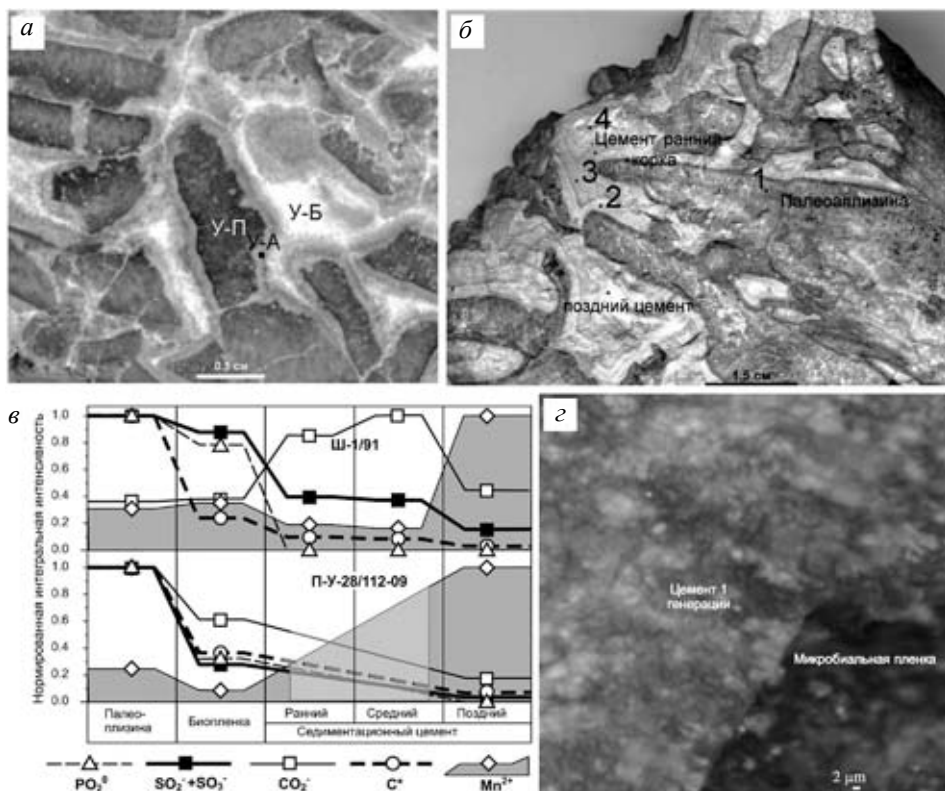


Рис. 2. Спектроскопические характеристики биоиндуцированных цемента ассельских биоцементолитов: *а* – микробально-палеоаплизинный биогермный биоцементолит, ассельский ярус, массив Шахтау, обр. Ш-1/91; *б* – микробально-палеоаплизинный биокластовый биоцементолит, р. Утлан, Северный Урал, обр. П-У-28/112-09; *в* – вариации концентраций парамагнитных центров в карбонате биоцементолитов; *г* – рамановская микрофотография распределения ОВ в районе контакта микробальной пленки и биоиндуцированного синседиментационного цемента ранней генерации, микробально-палеоаплизинный биогермный биоцементолит, обр. Ш-1/91.

проявлено в биокластовом биоцементолите как индикаторе наиболее мелководных образований, в которых проявляется усиление роли континентального сноса при формировании цемента. В поздних генерациях цемента, наряду с небольшим привнесом терригенных ионов железа и марганца, обнаруживается частичное наследование примесных составов катионной и анионной подрешеток карбонатов. Это свидетельствует о том, что генерации цемента являются результатом биоиндуцированной кристаллизации кальцита *in situ* микробального компонента палеоаплизин.

Методом рамановской спектроскопии было исследовано ОВ в шлифах из биогермного и биокластового биоцементолитов в области микробальной пленки вокруг тела палеоаплизин и цементов ранней генерации. Ана-

лиз спектров комбинационного рассеивания света ОВ из микробиальной структуры показал положение D-полосы, которая согласно общепринятой интерпретации рамановской спектроскопии, отвечает за величину кристаллитов, варьирует в диапазоне 1328–1336 см<sup>-1</sup>. Более выраженные линии ОВ свидетельствуют о некоторой карбонатизации первичной органики. В биоиндуцированном кальците цемента первой генерации ОВ характеризуется только спектром люминисценции, что говорит о слабой его полиморфизации (рис. 2,з).

Электронно-микроскопические исследования палеоаплизиновых биоцементолитов из разных местонахождений (от Приполярного Урала до Башкирского антиклинория) показало, что в области микробиальных пленок присутствуют единичные наноразмерные зерна органоминерального Ag и медистого Au. В составе кальцитов разных генераций встречаются микронной размерности зерна оксидов железа (иногда с присутствием Ni фазы), пирит, шарики гематита, окислы Ti (вероятнее всего рутил, часто в сопровождении образований Zn фазы), своеобразные формы хлорида Ca, единичные зерна церуссита, сфалерита (с присутствием кадмиевой фазы). В разных образцах в том или ином количестве встречается доломит, как в самом теле палеоплизин, так и в цементе. В доломите и в кальците крустификационного цемента довольно часто отмечаются зерна барита и целестина, размером до пяти микрон. Также можно видеть включения карбоната и барита, сульфидов Fe, Ni, Cu в выделениях кварца. Вокруг барита, как правило, развит низкомагнезиальный кальцит. Все примесные минеральные фазы включены в карбонатную матрицу без нарушения ее сплошности, что свидетельствует об их образовании одновременно с карбонатом в процессе жизнедеятельности микроорганизмов. Присутствие в крустификационном кальците биофильных микроэлементов Pb, Ni, Zn и Ba, которые входят в состав минеральной компоненты сапропелей, говорит о цианобактериальной природе микробиальной пленки. Ba относится к элементам, указывающим на высокую биопродуктивность, а Ni, Cu, Zn – к элементам, которые попадают в осадок главным образом с органическим веществом.

Кроме того, было выявлено, что при напылении образцов из имеющих газовой-жидких включений произошел выброс воды, в составе которой были хлориды K-NaCl состава. Наличие Cl может свидетельствовать о его консервации в форме жидких включений первичной морской воды и как считает (Weber, 1964), жидкие включения порового флюида могут сохраниться без особого изменения его состава. Как показали исследования Н. Ота (Юдович и др., 1980) на примере раковин бивалвий, содержание Na в их раковинах закономерно снижается при удревлении возраста, что связывается с процессом диагенетического разложения ОВ. Сохранение Na в газовой-жидких включениях в кальците цемента указывает на слабое преобразование первичного материала.

Наряду с исследованием цементов методами химического и количественного спектрального анализов изучались и другие компоненты биоцементолитов (зеленые филоидные водоросли, мшанки, палеоаплизины). Приведенный химический анализ основных компонентов из ассельских биоцементолитов разреза Писаный Камень на Северном Урале показал вариации их состава на разных стадиях экологической сукцессии (таблица 1).

Обобщенные данные по первичной минералогии скелетов (Flügel, 2004) свидетельствуют о том, что и гидроиды (*Palaeoaplysina*), и зеленые водоросли, представленные здесь *Anchicodium*, реже *Eugenophyllum* (Пономаренко, Иванова, 2010), имели арагонитовые скелеты. Как выявлено (Senowbari-Daryan, Flügel, 1993), тубифитесы, являвшиеся часто распространенными компонентами биоцементолитов, секретировали высоко-Mg кальцит, подобно современным арагонитовым красным кораллиновым водорослям, возможно и соленопорам. Различия в магниальности кальцитовых скелетов палеоаплизин и зеленых водорослей попытаемся объяснить «физиологическим фактором» по (Weber, 1973), который связывал его со скоростью роста. Суть состоит в том, что чем быстрее происходит кальцификация, тем ближе отношение Mg/Ca к отношению, существующему в морской воде, и организм не успевает отбросить ненужный ему Mg из скелета. Кроме того, чем выше филетический уровень организма, тем меньше он допускает Mg в скелет. Таким образом, можно предположить, что палеоаплизины, являясь колониальными метазойными организмами и содержащими меньше всего количество MgO, могли жить относительно долго. Зеленые водоросли из-за короткой продолжительности жизни активно захватывали Mg из окружающей воды при кальцификации таллома, что могло вызвать локальное недонасыщение окружающих вод ионами Mg<sup>2+</sup>, с чем, по-видимому, связывается пониженное содержание MgO в цементе. Также интересно повышенное содержание нерастворимого остатка в талломах водорослей (1.87 %), но его состав пока не изучен.

**Таблица 1.** Химический состав основных компонентов биоцементолитов

Стадия ЭС	Основные компоненты	CaO	MgO	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	Н.О.
деструкция	палеоаплизины	53.91	0.61	0.005	0.16
	биоцемент	50.42	3.59	0.005	0.2
колонизация	водоросли	52.13	3.29	0.033	1.87
	биоцемент	54.06	0.68	0.005	0.28
	мшанки	53.69	1.54	0.005	0.48
стабилизация	биоцемент	52.83	1.86	0.008	0.6
	матрикс	53.46	1.3	0.014	1.05

В талломах зеленых водорослей отмечается и относительно повышенное содержание фосфора (табл. 1). Выделяются два основных механизма образования сингенетичного фосфата: (а) непосредственное осаждение фосфата из морской воды и (б) метасоматическая фосфатизация карбонатного осадка (Юдович, 2006). Если в первом случае садка фосфата была возможна только в диагенезе из поровых вод, откуда могла достигаться необходимая концентрация фосфора (на один-два порядка выше, чем в средней морской воде). Для метасоматической фосфатизации карбоната достаточно более низкой концентрации фосфатов. Экспериментальным путем было подтверждено, что осаждение фосфатов может происходить в среде, обогащенной органическим веществом, которое находится на стадии активного разложения под воздействием микроорганизмов (Батурин, 1978). Относительно повышенное содержание фосфора в талломах зеленых водорослей могло быть вызвано возрастанием щелочности в результате разложения ОВ водорослей редуцентами, которыми, по всей видимости, являлись микробиальные организмы микробиальных пленок, покрывающих не только пластины палеоаплизин, но и талломы филлоидных водорослей. Присутствие биопленок фактически на всех органических компонентах биоцементолитов, в свою очередь, свидетельствует о слабой активности окружающих вод, что подтверждает идею о формировании скелетных холмов в склоновых обстановках.

Распределение содержания Ва и Sr в тех же биоцементолитах на разных стадиях формирования каркаса скелетных холмов приведены в таблице 2. Палеоаплизин в отложениях стадии деструкции являются биокластовым материалом, крустифицированным биоиндуцированным цементом. Среди них по насыщенности ОВ выделяются светлые и темные по цвету обломки их скелетов.

**Таблица 2.** Распределение Ва и Sr в основных компонентах биоцементолитов

Стадии ЭС	Компоненты породы	Ва (г/г)	погр. (%)	Sr (г/г)	погр. (%)
Деструкция	<i>Palaeoaplysina</i> (темный)	22	30	4300	14.2
	Цемент 1 генерации	17	30	480	27.7
	Цемент последней генерации	17	30	370	27.7
	<i>Palaeoaplysina</i> (темный)	17	30	3700	14.2
	<i>Palaeoaplysina</i> (светлый)	36	30	880	22.2
	Биоцемент	15	30	430	27.7
Колонизация	Водоросли	48	30	1600	18.2
	Биоцемент	15	30	580	22.2

При анализе имеющихся данных по геохимии стронция было установлено, что максимальные его содержания имеются в современных рифах, а в ископаемых содержание Sr в 3–6 раз ниже кларкового для карбонатов (Юдович и др., 1980). Там же было отмечено повышенное содержание Sr в нижнепермских палеоаплизиновых известняках. Этот факт говорит о том, что такое содержание является характерным признаком морских вод того времени. Наиболее высокие содержания Sr отмечаются в темных скелетах палеоаплизин, содержащих ОВ, а меньше в кальцитизированных талломах зеленых водорослей и светлых палеоаплизинах. Количество Sr, близкое к кларковому, отмечается как в биологически индуцированных цементных корках, так и в блоковом кальцитовом цементе. Известно, что главным источником Sr в современных рифах является арагонит в скелетах животных и водорослей, однако на его распределение в карбонатных породах влияет характер диагенеза. При протекании диагенеза «в открытой системе», примером которому могут служить высокопористые рифовые сооружения, в породах из-за замещения метастабильного арагонита кальцитом, остается минимальное количество первоначального Sr. При заторможенном диагенезе могут возникать реликтовые положительные аномалии по Sr, которые интерпретируются как «эффект закрытой системы». Сущность этого явления состоит в том, что уже при раннедиагенетическом преобразовании карбонатного осадка поровый флюид оказывается запечатанным. В результате, независимо от того, сохранились ли метастабильные фазы в условиях закрытой системы или постепенно заместились кальцитом, Sr в поровом флюиде уже не мог покинуть пределы пласта и накапливался либо в виде стронциевого кальцита, либо как собственные минералы Sr. Подтверждением существования закрытой системы диагенеза в нашем случае является наличие микробильной оторочки на органических остатках и присутствие микрозерен барита и целестина в биоцементолитах. Поэтому, образование биопленок на поверхности сессильных организмов, по которым развивалась крустификационная цементация, определяли не только своеобразный диагенез «закрытой системы» во время раннедиагенетической литификации, но и своеобразную архитектуру каркасов скелетных холмов.

Результаты изотопного анализа ассельских микробильно-палеоаплизиновых биогермных и биокластовых биоцементолитов и позднегжельско-раннепермских раковин брахиопод показывают, что изотопный состав углерода характеризуется более высокими величинами  $\delta^{13}\text{C}$  (3.5–5.5 ‰ – в биогермных и 6.9–7.3 ‰ – в биокластовых биоцементолитах, и 5.1–7.3 ‰ – в раковинах брахиопод) по сравнению с обычными морскими карбонатами (–2... 2 ‰). При этом изотопный состав кислорода имеет несколько пониженные величины  $\delta^{18}\text{O}$  (соответственно 25.1–30.0 ‰ и 28–30 ‰). Эти данные говорят о том, что исследованные образцы не попали в область значений изотопного состава, свойственным карбонатам нормально-осадочного происхождения,

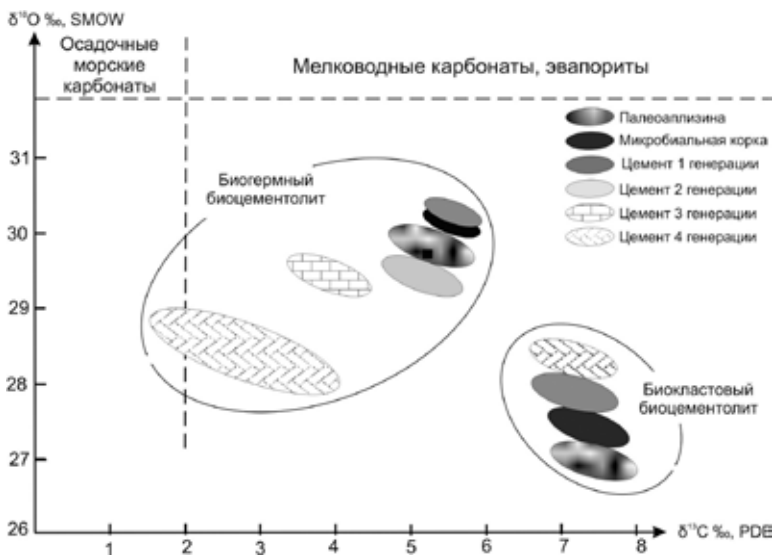


Рис. 3. Распределение величин изотопного состава углерода и кислорода в микробно-палеоаплизиновых биоцементолитах: биогермном (обр. Ш-1/91) и биокластовом (обр. П-У-28/112-09).

что свидетельствует о специфических условиях образования пород скелетных холмов (рис. 3). Колебания изотопной кривой углерода в нижнепермских биогермных биоцементолитах составляют 2 ‰, в биокластовых биоцементолитах – 0.4 ‰, а в раковинах брахиопод – 2.2 ‰. Мы видим близкие величины колебания в биогермных биоцементолитах и раковинах брахиопод, тогда как в биокластовых, т. е. перемещенных органических остатках, близкие величины в теле палеоплизин и цементе. Отклонения величин изотопного состава углерода и кислорода в пределах 1–2 ‰ могут быть следствием изменения изотопного состава углерода CO<sub>2</sub> атмосферы в течение того времени. Утяжеление изотопного состава кислорода может быть обусловлено как ингрессией трансгрессивных морских вод, так и аридизацией климата. Повышение изотопного состава углерода от 3.5 ‰ к 5.5 ‰ отчетливо прослеживается от цемента поздней генерации (блоковый кальцит) к цементу ранних (радиально-лучистый кальцит) в биогермных биоцементолитах, тогда как в палеоплизинах его изменения незначительны 5.0 ‰ ... 5.2 ‰.

### УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ БИОИНДУЦИРОВАННЫХ ЦЕМЕНТОВ

Биологически индуцируемая минерализация проявляется в том, что биомолекулы выделяются в окружающую среду в процессе нормального или патологического метаболизма. Многочисленными экспериментальными исследованиями установлено, что именно ранняя минерализация позволяет остановить процесс разложения органики, и движущей силой такой минерализации являются бактерии (Ископаемые бактерии, 2011). Со-



гласно экспериментам, бактерии вызывают осаждение арагонита и кальцита, показывая четкие морфологии, которые отражают бактериальное участие. Так как большинство бактерий за исключением цианобактерий независимы от света, бактериально контролируемое осаждение карбоната не ограничено мелководными обстановками и происходят также в глубоководных сублиторальных местах, различных криптовых средах обитания и в глубоких частях бассейнов.

Распространение таких обильных биологически индуцированных цементов в позднем палеозое было связано в большей степени с изменениями физико-химических параметров биосферы того времени. Изучение изотопного состава по арагониту аммоноидей Среднего Урала показало, что температура вод в мелководных морских бассейнах составляла 13.7–18.9 °С (гжель), достигая в сакмарское время 17.4–23.7 °С (Захаров и др., 2001), что характеризует прохладные воды умеренной зоны. Минеральный состав скелетных представителей биоцементолитов – мшанок, зеленых водорослей, фораминифер, гидрозой, тубифитесов, кальциспонгий – имеет в основном арагонитовый, кальцит-арагонитовый и высокомагнезиально-кальцитовый состав, что свидетельствует о насыщенности океанских вод арагонитом (Stanley, Hardie, 1998; Flügel, 2004). Известно, что обилие скелетных каркасов соответствует распространению олиготрофных вод. Повышение питательных веществ вызывает эвтрофику и аноксию в мелководных условиях, что и обеспечило мезотрофные условия в каменноугольных и пермских морях (Martin, 1995, 1996). В мелководных бассейнах наблюдалось обилие разнообразных бентосных сообществ крупных скелетных метазой и водорослевых ассоциаций, что свидетельствует о высоком питательном балансе морских вод. Этим возможно и объясняется широкое распространение радиально-лучистых крустификационных корок в биоцементолитах позднего палеозоя (рис. 4). Биоцементолиты с микрокристаллическим цементом, образовавшимся в результате метаболической продукции микробов и водорослей, колонизировавших скелетный дебрис и не образывавших крустификационные цементы, также являются важными компонентами верхнепалеозойских органогенных сооружений (рис. 1).

Позднее были даны четкие обоснования вековых вариаций в фанерозое несkeletalной карбонатной минералогии, основанные на строении ооидов и карбонатного цемента (Sandberg, 1983, 1985). После многочисленных дискуссий большинство исследователей согласились с существованием, так называемых кальцитовых и арагонитовых морей. Кальцитовые моря определяются по преобладанию кальцитовой минералогии в течение парниковых периодов, а арагонитовые – по преобладанию арагонитовой и высокомагнезиальной минералогии в течение ледниковых периодов.

Большинство работ, посвященных исследованию кальцитовых и арагонитовых морей в фанерозое, были сфокусированы, главным образом, на мо-

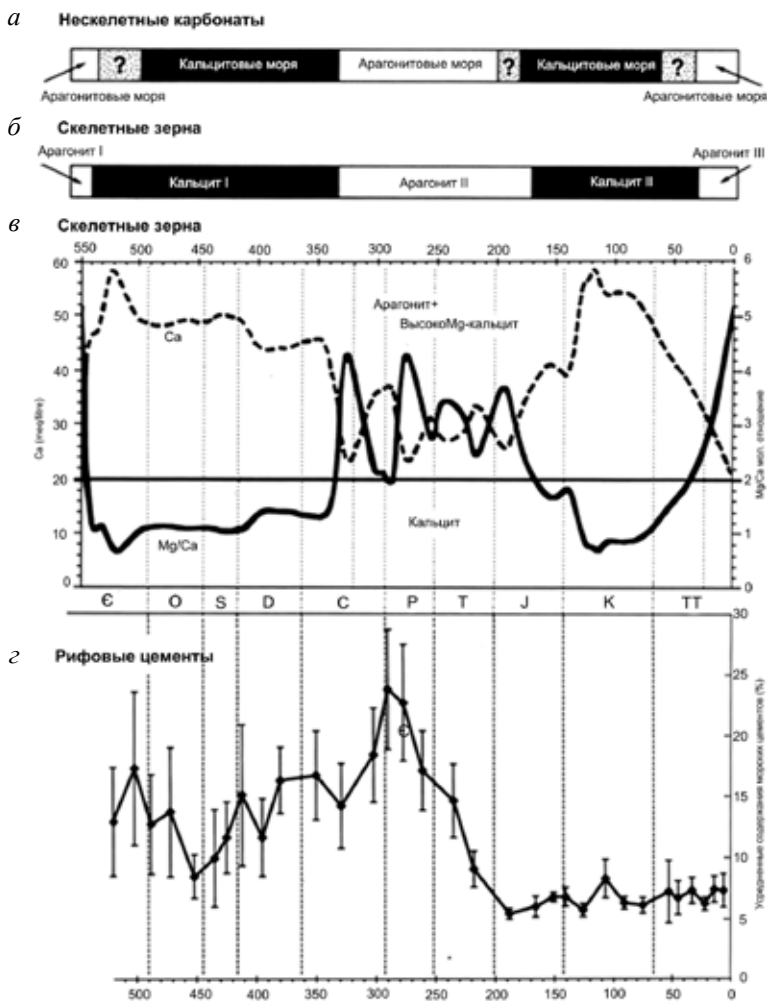


Рис. 4. Соотношение между вариациями карбонатной минералогии морских групп, минералогией морских эвапоритов и нескелетных карбонатов, соотношением Mg/Ca и абсолютной концентрацией Ca в морской воде, с частотой рифовых каркасов во времени: *а* – вековые изменения минералогического состава нескелетных карбонатов, *б*, *в* – скелетных зерен, *г* – количество рифовых цементов, изменяющихся во времени; интервалы, характеризующиеся обильными рифовыми цементами, соответствуют приблизительно фазам биоцементных рифов (по: Flugel, 2004).

левом соотношении Mg/Ca в морской воде как на первично стимулирующем факторе. В работе (Vots et al., 2011) показано, что повышение содержания растворенного  $SO_4$  понижает соотношение Mg/Ca, при котором кальцит дестабилизируется и арагонит становится доминантным полиморфом  $CaCO_3$ . Большинство организмов использовали для себя преимущественно ту минералогическую форму, которая была характерна для вод того времени. Со-

впадающие с изменениями в  $\text{CaCO}_3$  минералогии эвапориты, которые осаждались из морской воды в течение тех же самых периодов, колебались между  $\text{KCl}$  (кальцитовые моря) и  $\text{MgSO}_4$  (арагонитовые моря) типами, включающими соответственно высокие концентрации растворенных  $\text{CaCl}_2$  и  $\text{MgSO}_4$ . Исследования галлийных флюидных включений, показавших совместное изменение  $\text{SO}_4$  и  $\text{Mg}/\text{Ca}$  с изменением  $\text{CaCO}_3$  минералогии, позволили авторам утверждать, что помимо соотношения  $\text{Mg}/\text{Ca}$  в качестве главного влияния на осаждение разных модификаций  $\text{CaCO}_3$  имели ионы  $\text{SO}_4$ .

Установлено, что срединно-океанические хребты работают как гигантский породный флюид системы ионного обмена для  $\text{Ca}^{2+}$  (флюидный) и  $\text{Mg}^{2+}$  (породный) и контролируют мольное соотношение  $\text{Mg}/\text{Ca}$  в морской воде открытых океанов (Stanley, Hardie, 1999) – рис. 5,б. При низкой скорости спрединга, соответствующей низкому гидротермальному потоку рассола, если это соотношение  $\sim 2$  для теплых поверхностных морских вод, тогда вместо низко-Mg кальцита, как это отмечается в современных океанах, осаждался арагонит  $\pm$  высоко-Mg кальцит. Напротив, высокие скорости спрединга (=высокому гидротермальному потоку рассолов) отражают низкое мольное соотношение в морской воде. Если это соотношение опускается ниже  $\sim 2$ , тогда низко-Mg кальцит будет осаждаться вместо арагонита  $\pm$  высоко-Mg кальцита, как это было характерно, например, для мелового периода (Ries et al., 2009). Л. Харди (Hardie, 1996) использовал кривые уровня моря первого порядка как отражающие продукцию океанической коры в течение фанерозоя и модель Спенсера-Харди (Spencer, Hardie, 1990) для прогнозирования минералогии несkeletalных морских карбонатных ооидов и цементов как функций вековых изменений соотношения  $\text{Mg}/\text{Ca}$  в морской воде. В результате он получил полное соответствие с периодами смены арагонитовых и кальцитовых морей.

Глобальное распространение биоцементолитов в рифогенных образованиях в позднем карбоне и ранней перми, несомненно, контролировалось изменениями физико-химических параметров. Минеральный состав скелетных представителей – мшанок, зеленых водорослей, фораминифер, гидрозой, кальциспонгий – имеет в основном арагонитовый, кальцит-арагонитовый и высокомагнезиально-кальцитовый состав, что свидетельствует о насыщенности океанских вод арагонитом. Начиная с раннего карбона, соотношение  $\text{Mg}/\text{Ca}$  в морской воде сместилось в арагонитовый режим, стали преобладать новые рифостроящие сообщества из водорослей (дазикадиевые, филлоидные), гидроидов и губок (хаetidные, кальциспонгии, сфинктзойные) (Stanley, 2006). Этим, возможно, и объясняется широкое распространение радиально-лучистых крустификационных корок – индикаторов биоцементолитов. Для арагонитовых морей этого этапа характерно резкое понижение роли кораллов в рифообразовании, так как они имели кальцитовый скелет (Kiesseling et al., 2008).

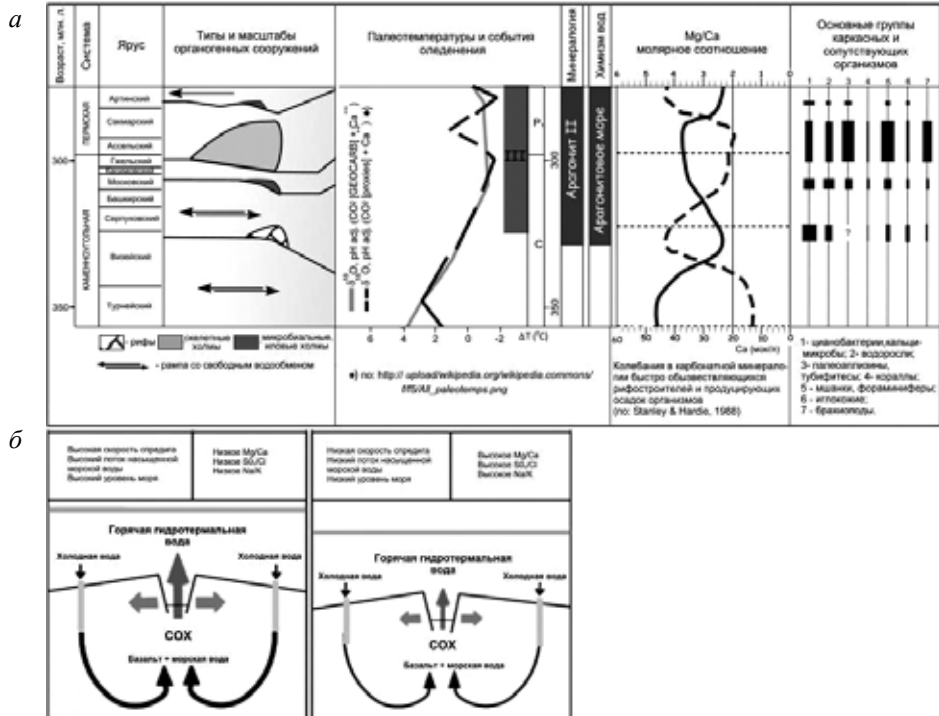


Рис. 5. *а* – взаимосвязь каменноугольно-раннепермского рифообразования с глобальными гео-биосферными событиями; *б* – характеристика влияния скорости спрединга в срединно-океанических хребтах – COX – на глобальный уровень моря, привнос гидротермальных вод и химический состав морской воды (по: Stanley et al., 1999), слева – при высоких, справа – при низких скоростях спрединга; широкие стрелки (не в масштабе) – вертикальные (интенсивность поступления притоков гидротермальных флюидов COX), горизонтальные (сопоставляются с скоростями спрединга).

Эвстатическое понижение уровня моря, связанное с оледенением на Гондване, а также с проявлением мощной пермской фазы герцинского тектогенеза, привело к возникновению обширных областей эрозии. Это, в свою очередь, повлекло за собой изменение палеоландшафтных обстановок, палеоэкологических условий, повышение континентального сноса и, соответственно, увеличение трофических уровней, усиление биохимической деятельности микробных сообществ и формирование своеобразных биоидуцированных цементов, широко представленных в скелетных холмах исследуемого региона (рис. 5,а).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В разрезах севера Урала и Предуральяского краевого прогиба в верхне-каменноугольно-нижнепермских органических сооружениях, представляющих собой скелетные холмы, широко распространены биоцементолиты,

для которых наиболее характерной особенностью является развитие крустификационного биологически индуцированного кальцита.

По данным изучения ископаемых и современных рифов максимально содержания (до 30 %) такие цементы достигают только в позднекаменноугольно-раннепермский интервал (Kießling, 2002).

Для того времени был характерен холодный климат (фаменско-позднетриасовый период фанерозойского “icehouse”). Глобальное понижение уровня моря, связанное с оледенением на Гондване, а также с проявлением судетской и астурийской фазами герцинского тектогенеза, привело к возникновению обширных областей эрозии. Это в свою очередь повлекло за собой изменение палеоландшафтных обстановок, палеоэкологических условий, повышение континентального сноса и, соответственно, увеличение трофических уровней, усиление биохимической деятельности микробиальных сообществ и создание эвтрофных и аноксических условий в мелководных морях.

На широкое распространение разнообразных крустификационных цементов биоцементолитов в скелетных холмах в позднем карбоне и ранней перми влияло сочетание холодного климата, глобального понижения уровня моря, повышения континентального сноса и соответственно увеличения питательных веществ, а также арагонитового состава океанских вод в условиях низких скоростей спрединга.

Работа проводилась в рамках программы Президиума РАН 28/2, по проекту № 12-П-5-1006.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антошкина А.И.* 2003. Рифообразование в палеозое: север Урала и сопредельные области. Екатеринбург: УрО РАН. 303 с.
- Антошкина А.И.* 2008. Эволюция рифообразования и биогенных каркасов в палеозое северо-востока Европейской платформы // *Вестн. ИГ Коми НЦ УрО РАН.* № 5. С. 10–13.
- Антошкина А.И.* 2009. Биоцементолиты – важный компонент органогенных построек позднего карбона-ранней перми (на примере севера Урала) // *Мат-лы 2 всерос. конф. «Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ», 27–30 сентября 2009 г. Казань: КГУ.* С. 42–43.
- Батурин Г. Н.* 1978. Фосфориты на дне океанов. М.: Наука. 232 с.
- Захаров Ю.Д., Борискина Н.Г., Попов А.М.* 2001. Реконструкция условий морской среды позднего палеозоя и мезозоя по изотопным данным (на примере севера Евразии). Владивосток: Дальнаука. 112 с.
- Лютюев В.П., Антошкина А.И., Пономаренко Е.С.* 2010. Парамагнитные маркеры стадийности отложения карбонатов палеоаплизиновых биоцементолитов // *Мат-лы всерос. литол. совещ. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН.* С. 205–207.

- Пономаренко Е.С.* 2011. Литолого-палеоэкологическая характеристика нижнепермской органогенной постройки роза Кырта Испередский, Северный Урал // Литосфера. № 3. С. 50–63.
- Пономаренко Е.С., Иванова Р.М.* 2010. Генезис «червячковых известняков» в нижнепермской органогенной постройке Писаный Камень на р. Унья (Северный Урал) // Мат-лы всерос. литол. совещ. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. С. 142–144.
- Равикович А.И.* 1956. К характеристике биогермных фаций верхнего палеозоя бассейна Печоры (р. Унья) // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 31(2). С. 37–59.
- Чувашиов Б.И., Мизенс Г.А., Черных В.В.* 1999. Верхний палеозой бассейна р. Щугор // Мат-лы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 2. Екатеринбург: УрО РАН. С. 39–80.
- Юдович Я.Э.* 2006. Семь генотипов фосфатогенеза // Вестн. Ин-та геологии Коми НЦ УрО РАН. № 6 (13). С. 2–6.
- Юдович Я.Э., Майдль Т.В., Иванова Т.И.* 1980. Геохимия стронция в карбонатных отложениях (в связи с проблемой геохимической диагностики рифов). Л.: Наука. 152 с.
- Bots P., Benning L.G., Rickaby R.E.M., Shaw S.* 2011. The role of SO<sub>4</sub> in the switch from calcite to aragonite seas // *Geology*. V. 39. № 4. P. 331–334.
- Chuvashov B.I.* 1983. Permian reefs of the Urals // *Facies*. V. 8. P. 191–212.
- Flügel E.* 2004. *Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 976 p.
- Flügel E., Flügel-Kalher E.* 1992. Phanerozoic reef evolution: basic question and data base // *Facies*. V. 26. P. 167v278.
- Hardie L.A.* 1996. Secular variation in seawater chemistry: An explanation for the coupled secular variation in the mineralogies of marine limestones and potash evaporites over the past 600 m.y. // *Geology*. V. 24. P. 279–283.
- James N.P., Bourque P.A.* 1992. Reefs and Mounds / Eds R.G. Walker, N.P. James. *Facies models –response to sea-level change*. Geol. ass. Canada. P. 323–347.
- Kiessling W.* 2002. Secular variations in the Phanerozoic reef systems / Eds W. Kiessling, E. Flügel, J. Golonka. *Phanerozoic reef patterns*. SEPM, spec. publ. V. 72. P. 625–690.
- Martin R.E.* 1995. Cyclical and secular variation in microfossil biomineralization: Clues to the biogeochemical evolution of Phanerozoic oceans // *Global and planetary change*. V. 11. P. 1–23.
- Martin R.E.* 1996. Secular increase in nutrient levels through the Phanerozoic: implications for productivity, biomass, and diversity of the marine biosphere // *Palaios*. V. 11. P. 209–219.
- Riding R.* 2002. Structure and composition of organic reef and carbonate mud mounds: concepts and categories // *Earth-science rev.* V. 58. P. 163–231.
- Sandberg P.A.* 1983. An oscillating trend in Phanerozoic nonskeletal carbonate mineralogy // *Nature*. V. 305. P. 19–22.
- Sandberg P.A.* 1985. Nonskeletal aragonite and pCO<sub>2</sub> in the Phanerozoic and Proterozoic / Eds E.T. Sundquist, W.S. Broecker. *The carbon cycle and atmospheric CO<sub>2</sub>: Natural variations Archean to present* // *Amer. geophys. union*. 32. P. 585–594.

- Senowbari-Daryan B., Flügel E.* 1993. *Tubiphytes* Maslov, an enigmatic fossil: classification, fossil record and significance through time. Pt I: discussion of Late Paleozoic material / Eds F. Barattolo et. al. Boll. soc. paleont. Ital., spec. vol. 1. Mucchi, Modena. P. 353–382.
- Spencer R.J., Hardie L.A.* 1990. Control of seawater composition by mixing of river waters and midocean ridge hydrothermal brines / Eds R.J. Spencer, I.-M. Chou. Fluid-mineral interactions: A tribute to H.P. Eugster. geoch. soc., spec. publ. V. 19. P. 409–419.
- Stanley S.M.* 2006. Influence of seawater chemistry on biomineralization throughout Phanerozoic time: paleontological and experimental evidence // *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.* V. 232. P. 214–236.
- Stanley S.M., Hardie L.A.* 1998. Secular oscillations in the carbonate mineralogy of reef-building and sediment-producing organisms driven by tectonically forced shifts in seawater chemistry // *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.* V. 144. P. 3–19.
- Ries J.B.* 2009. Effects of secular variation in seawater Mg/Ca ratio (calcite–aragonite seas) on CaCO<sub>3</sub> sediment production by the calcareous algae *Halimeda*, *Penicillus* and *Udotea* – evidence from recent experiments and the geological record // *Terra Nova.* V. 21. P. 323–339.
- Ries J.B., Stanley S.M., Hardie L.A.* 2006. Scleractinian corals produce calcite, and grow more slowly, in artificial Cretaceous seawater // *Geology.* V. 34. № 7. P. 525–528.
- Weber J.N.* 1964. Chloride ion concentration in Liquid inclusions of carbonate rocks as a possible environment indicator // *J. sediment. petrol.* V. 34. № 3. P. 677–679.
- Weber J.N.* Temperature dependence of magnesium in Echinoid and Asteroid skeletal calcite: a reinterpretation of its significance // *J. geol.* 1973. V. 81. № 5. P. 543–556.

## **BIOINDUCED CRUSTIFICATION AS A REACTION OF THE LATE CARBONIFEROUS – EARLY PERMIAN REEF ECOSYSTEMS ON BIOSPHERE CHANGES**

**A.I. Antoshkina, E.S. Ponomarenko**

Syn-sedimentary incrustate cements played an important role in the Upper Carboniferous-Lower Permian reef-like formations structure of skeletal mounds in the northern part of the Urals. Small or thin organisms covered with biofilms served as a substratum for firm cement crusts construction in the reef ecosystems structure. Probably such sessile organisms couldn't form any frame constructions. However extensive and fast post-humous biologically induced incrustate cements of soft skeletons settled on heterogeneous bioclastic material promoted of high topography firm frameworks on a sea-bottom in slope conditions.

*Keywords:* sessile organisms, biologically induced cement, biocementstones, skeletal mounds, Late Carboniferous – Early Permian, northern part of the Urals, biospheric changes.

УДК 552.5

## **СПЕЦИФИЧНЫЕ МИКРОАГРЕГАТЫ И ПРОБЛЕМАТИЧНЫЕ МИКРОФОССИЛИИ – СПУТНИКИ БИОХЕМОГЕННЫХ ПОРОД**

© 2014 Л.В. Леонова<sup>1</sup>, Т.В. Литвинова<sup>2</sup>, С.П. Главатских<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Институт геологии и геохимии УрО РАН, Екатеринбург  
lleonova@yandex.ru; stepan\_glav@uralweb.ru*

<sup>2</sup>*Геологический институт РАН, litvinova-geo@rambler.ru*

В микробиальных экосистемах в результате высокой скорости фоссилизации образуются псевдоморфозы по оболочкам как целостных, так и разрушенных клеток. Последние могут приниматься исследователями за хемотропные образования коллоидных соединений, в частности, водного диоксида кремния. В данной работе акцентируется внимание на микрообразованиях, принадлежность которых к минерализованным биопленкам или фрагментам ископаемых бактериальных чехлов доказана в процессе изучения методами электронной микроскопии, энерго-дисперсионной спектроскопии. Обращается внимание на некоторые минеральные микроагрегаты специфического облика, встречающиеся в исследуемых авторами образцах, строматолитах и обособлениях, биоминеральное происхождение которых удалось установить.

*Ключевые слова:* микрофоссилии ископаемых прокариот, минерализованные биопленки и фрагменты оболочек, нетипичные микрокристаллы биоминералов.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Изучение некоторых осадочных и гидротермально-осадочных пород с использованием метода электронной микроскопии выявило стабильное присутствие в них сингенетических микроагрегатов неясного генезиса, отличающихся по морфологии от своих хемотропных аналогов. Обычно эти частицы сопутствуют литологическим объектам, происхождение которых тесно связано с жизнедеятельностью микроорганизмов, в частности,



бактериальным литифицированным постройкам (Леонова и др., 2011а) или строматолитам (Литвинова, 2009), причем в последних они встречаются гораздо чаще, чем микрофоссилии прокариот. Находки минерализованных остатков ископаемых бактерий хорошей степени сохранности имеют существенную научную значимость. С их помощью можно оценить роль биогенного фактора в формировании породы и даже некоторых рудных и нерудных полезных ископаемых и уточнить скорость литификации осадка. Сопоставление их с современными аналогами позволяет изучать не только процессы становления микромира, но и внести существенный вклад в теорию эволюции биосферы в целом (Заварзин, 2003; Проблемы..., 1993), так как характер седиментации в палеобассейнах во многом зависел от количества в нем микроорганизмов и их жизнедеятельности (Розанов, 2003).

Наряду с бесспорными биогенными микрочастицами, в осадочных отложениях в этих же условиях могут fossilizироваться и сохраняться фрагменты частично разрушенных оболочек или пленок колоний. Встречая подобные образования в процессе изучения осадочных пород, многие исследователи оставляют их без внимания как неинформативные или принимают за специфичные хемогенные минеральные агрегаты. Таким образом, роль микробиоты как активного создателя пород оказывается заниженной. Поэтому в данной работе мы акцентируем внимание на некоторых минеральных агрегатах необычного облика, биоминеральное происхождение которых нам удалось установить, а также на микрофоссилиях – фрагментах ископаемых бактериально-водорослевых образований.

## ИСХОДНЫЕ ДАННЫЕ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объекты изучения включают пластовые, желваковые и столбчатые неветвящиеся строматолиты из карбонатных толщ нижнего рифея и лепешковидные, сплюснуто-шарообразные и шаровидные обособления верхнепермского ( $P_2kz_2$ ) и среднедевонского ( $D_2ef-gv$ ) возрастов. Строматолиты различных таксонов отобраны в нижнерифейских отложениях котуйканской свиты Северного Прианбарья, в районе безымянного притока р. Фомич, где прослеживается трехкилометровый карбонатный риф мощностью около 250 м (Литвинова, 2009). Коллекции лепешковидных и шарообразных обособлений выявлены в обнажениях верхнепермских гипс-доломитовых пород правого берега реки Волги (Республика Татарстан, от п. Красновидово до п. Сюкеевский Взвоз), где они представлены доломитом, кремнисто-доломитовым и кремнистым материалом (Леонова и др., 2011а). Морфологически идентичные обособления были найдены также в среднедевонских ( $D_2ef$ ) яшмовых отложениях Южного Урала (п.п. Файзулино, Кусимовский Рудник), они состоят преимущественно из вернадита, литиофорита и кварца. В перекрывающих яшмовые толщи среднедевонских пес-

чаникоподобных породах с кварцевым цементом собраны образцы обособлений (п.п. Файзулино, Хасаново, Аскарново), также сложенные кварцем, вернадитом и литиофоритом (Леонова и др., 2011б).

Независимые исследования объектов проводились с помощью сканирующего электронного микроскопа TesScan MV 2300, оснащенного энерго-дисперсионным спектрометром (ЭДС) Inca 200, напыление осуществлялось золотом (ГИН РАН, Москва), а также с использованием сканирующего электронного микроскопа JSM-6390LV, JEOL, ЭДС – IncaEnergy 450 с углеродным напылением проб (ИГГ УрО РАН, Екатеринбург). Для детального изучения морфологии микроагрегатов и проведения микроаналитических измерений использовались свежие сколы образцов, ориентированные спилы, специально подготовленные для работы с помощью сканирующего микроскопа полированные и прозрачные шлифы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.

### ВЫВОДЫ

В биогенных породах разного возраста и неодинакового минерального состава достаточно часто встречаются покровные формы со сморщенной поверхностью (табл. I, фиг. 1, 2). Такие объекты нередко относят к хемогенным образованиям водного диоксида кремния, предполагая, что их структура возникла в результате обезвоживания агрегатов в процессе литификации осадка. Однако благодаря использованию метода электронной микроскопии удалось решить вопрос в пользу биогенного происхождения таких микрообъектов. На микрофотографии пробы из вернадит-литофорит-кварцевого обособления (Южный Урал, п. Кусимовский Рудник) представлена разрушенная оболочка одной из клеток цепочки ископаемых цианобактерий (табл. I, фиг. 3, 4), сохранившаяся благодаря быстрому замещению гликокаликса диоксидом кремния (таблица 1).

Следует отметить, что слоистость строматолитов, фиксируемая как в разрезе, так и с помощью электронного микроскопа, обусловлена чередованием однообразного пелитоморфного минерального слоя с органогенным, сложенным повторяющимися агрегатами схожего облик (Литвинова, 20090). Анализ элементарного состава позволяет разделить морфологически сходные, но различные по генезису объекты, а также уточнить состав вмещающей их породы и выявить акцессорные минералы. Так, широко распространенные в биогенных породах различного возраста частицы с морщинистой (шагреновой) или гладкой поверхностью (табл. I, фиг. 5, 6, 7) приурочены в строматолитах к органогенному слою, что говорит в пользу их биогенного происхождения. С помощью метода энерго-дисперсионной спектроскопии при напылении проб золотом был установлен их химический состав. Эти образования характеризуются повышенным содержанием углерода, обязательным присутствием кремнезема, а также Na, K, Cl – обычных спутников

**Таблица 1.** Полуколичественный анализ элементного состава (ЭДС-Inca Energy 450) в точках опробования микрофоссилии цианобактерии.

Элементы весовой % К	Результаты точечного элементного анализа				
	Спектр 1	Спектр 2	Спектр 3	Спектр 4	Спектр 5
O	61.13	59.24	63.29	61.70	51.20
Mg	0.56	0.73	0.65	0.54	0.74
Al	11.46	8.89	7.87	8.38	14.17
Si	19.90	23.12	22.66	20.32	22.93
K	1.25	2.00	1.11	0.97	1.96
Ti	0.18				
Mn	0.70	1.33	0.37	0.56	1.87
Fe	4.83	3.19	2.37	5.12	5.66
P		0.33	0.23	0.58	0.32
S		0.60	0.88	1.13	0.61
Ca		0.57	0.57	0.70	0.53
Итого 100.00					

биоса, что существенно отличает эти частицы по составу от вмещающей их чисто карбонатной породы. Некоторыми исследователями образования подобной морфологии трактуется как минерализованная биопленка, представляющая собой в прошлом колониальное сообщество (Астафьева и др., 2011), способное объединять различные бактерии и водоросли. Действительно, эти образования покрыты упорядоченными определенным образом наночастицами, характеризующимися высоким содержанием редкоземельных элементов (Литвинова, 2009). Их присутствие может свидетельствовать о жизнедеятельности в колонии элементоспецифичных бактерий: известно, что редкоземельные и некоторые другие элементы могут избирательно замещать биос (Аверина, Ермолаев, 1979). Кроме того, бактерии и при жизни могут извлекать из воды те или иные элементы, что уже давно известно ученым, и даже активно используется как при очистке водоемов, например, от фосфора (Мино, 2000), так и для обогащения (Kagavaiko, 1985) и добычи ряда элементов (Ag, Si и др.) методом выщелачивания (Иванов, Степанов, 1960).

О том, что ископаемые биолиты сохранили следы жизнедеятельности микробиальных сообществ, свидетельствуют микрофотографии наших образцов, где покровы приурочены к минерализованным остаткам ископаемых прокариот, установленных в пробах из обособлений вернадит-литтиофорит-кварцевого (табл. I, фиг. 8) (Южный Урал, Кусимовский Рудник) и доломит-кремневого составов (табл. I, фиг. 9) (Республика Татарстан, правый берег реки Волги, п. Яшельча).

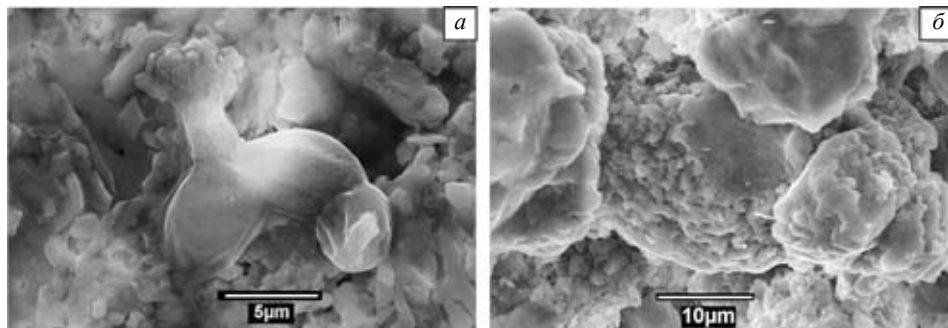


Рис. 1. Микрофотографии специфичных кристаллов кальцита, образовавшихся при разрыве клетки цианобактерии: *a* – современное отложение карбонатов в чаше источника лечебных минеральных вод Ротонда санатория Нижне-Ивкино (Куменский р-н, п. Нижне-Ивкино); *б* – доломит-кремневые образования, правый берег реки Волги, Республика Татарстан, п.п. Яшельча, Красновидово; верхняя пермь, казанский ярус.

Следует отметить, что такие специфичные, состоящие из сложно нарастающих округлых лепестков агрегаты доломита широко распространены в обособлениях из верхнепермских гипс-доломитовых отложений правого берега реки Волги, тогда как во вмещающих породах зерна доломита имеют ромбоэдрический габитус. Подтверждением их биогенной природы могут служить аналогичные по морфологии микрокристаллы карбоната, образующиеся и в настоящее время. Так, около одного из источников лечебных минеральных вод санатория Нижне-Ивкино (Куменский р-н, п. Нижне-Ивкино) нами была обнаружена и изучена корочка кальцита (1–2 мм) с захороненными минерализованными остатками цианобактерий и их построек. На одной из микрофотографий (рис. 1, *a*) представлено, как внутриклеточное вещество, прорвав оболочку клетки, катализирует процесс осаждения кальцита в виде розетки.

Еще одно наблюдение: как в современных, так и в ископаемых карбонатных образованиях, связанных с жизнедеятельностью микробиальных сообществ, совместно с описанными выше агрегатами биокарбонатов встречаются микрочастицы шарообразной или близкой к ней формы. Часто грани таких образований имеют специфично расщепленную поверхность, на первый взгляд напоминающую кристаллы второй генерации. Однако с помощью электронного микроскопа при увеличениях  $\times 2000$  и более можно наблюдать непрерывность роста этих моночастиц (рис. 1, *б*).

С целью выявления в породе реликтов ископаемого органического вещества, ранее были изучены методом электронного парамагнитного резонанса (ЭПР) пробы доломитовых и кремнисто-карбонатных обособлений из верхнепермских ( $P_2kz_2$ ) отложений (Леонова и др., 2011а). Результаты показали, что в минеральных матрицах исследуемых образцов заключе-

ны остатки ископаемых органических веществ (ОВ) низкой степени метаморфизма. По ЭПР - характеристикам сигналов углеродных радикалов ( $g=2.0027$ ,  $\Delta H \approx 0.9-1.3$  Гс) их можно отнести к остаткам ОВ белкового типа, то есть к макро- и микробиоте, включающей и бактерий (Муравьев, 2007).

В заключение следует отметить, что применение электронного микроскопа оснащенного ЭДС-спектрометром, совместно с другими физическими методами позволяет существенно расширить возможности исследования биогенных и абиогенных агрегатов в осадочных породах, происхождение которых обусловлено сложными биохимическими процессами. Роль бактериальных сообществ в формировании осадочных пород в настоящее время еще не оценена в полной мере, а природа многих микроагрегатов не изучена вовсе или трактуется как хемогенная. Вопрос их происхождения может быть решен лишь при проведении дополнительных исследований по установлению природы микроагрегатов нетипичного для карбонатов габитуса, значительная часть из которых может оказаться тесно связанной с жизнедеятельностью бактериально-водорослевой колонии. Исследовательскими и экспериментальными работами продемонстрировано (Бактериальная палеонтология, 2002; Muller, 1984), что в процессе фоссилизации органики в ископаемом состоянии могут сохраняться мельчайшие фрагменты первоначального строения организма, детализация состава и строения которых возможна лишь при работе с помощью электронного микроскопа.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверина А.С., Ермолаев Н.П.* 1979. Органическое вещество как промежуточная ступень в процессах концентрирования рудных элементов метаморфических пород // Геология рудных месторождений. № 3. С. 68–75.
- Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гептнер А.Р.* и др. 2011. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. М.: ПИН РАН. 171 с.
- Бактериальная палеонтология. 2002. М.: ПИН РАН. 180 с.
- Заварзин Г.А.* 2003. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Иванов В.И., Степанов Б.А.* 1960. Применение микробиологических методов в обогащении и гидрометаллургии. М. 29 с.
- Леонова Л.В., Главатских С.П., Галеев А.А., Королёв Э.А.* 2011а. Участие микробиальных организмов в образовании доломитовых обособлений из верхнепермских отложений среднего Поволжья // Минералогические перспективы. Мат-лы междунар. минералог. сем. Сыктывкар. С. 86–88.
- Леонова Л.В., Главатских С.П., Королёв Э.А., Галахова О.Л.* 2011б. Роль бактериальных сообществ в формировании марганцеворудных обособлений и про-

слоек в девонских силицитовых отложениях южного Урала // Ленинградская школа литологии. Мат-лы Всеросс. литол. совещ., посв. 100-летию Л.Б. Рухина. Т. 2. СПГУ. С.-Петербург. С. 220–222.

*Литвинова Т.В.* 2009. Новые данные по строению и составу строматолитовых построек (С. Прианбарье) // Литология и полезн. ископаемые. № 4. С. 428–437.

*Мино Т.* 2000. Селекция полифосфат-аккумулирующих бактерий для усовершенствованного биологического удаления фосфата в активизированных илах при технологических процессах очистки сточных вод // Биохимия. Т. 65. Вып. 3. С. 405–413.

*Муравьев Ф.А.* 2007. Литолого-минералогическая характеристика пермских маркирующих карбонатных горизонтов Республики Татарстан // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.г.-м.н. Казань: КГУ. 24 с.

Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. 1993 / Отв. ред. А.Ю. Розанов. 320 с.

*Розанов А.Ю.* 2003. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтологический журнал. № 6. С. 41–49.

Biogeotechnology of metals. 1985 / Eds G.I. Karavaiko, S.N. Groudev. Proc. intern. seminar and intern. training course. Moscow. 417 p.

*Muller K.P.* 1984. Further observation on the phosphatisation of fossils // Symp. 5 Intern. field workshop and seminar of phosphorite. V. 1. Beijing. Geol. publ. house. P. 219–220.

## Объяснение таблицы I

Микрофотографии биогенных частиц и агрегатов, установленных в исследуемых образцах.

Фиг. 1. Покровные образования со сморщенной поверхностью, обнаруженные в сплюснуто-шарообразных обособлениях доломит-кремневого состава из осадочных доломитов; правый берег реки Волги, Республика Татарстан, п. Яшельча; верхняя пермь, казанский ярус.

Фиг. 2. Аналогичные частицы, присутствующие в кварц-вернадит-литофоритовых образованиях из силицитов; Южный Урал, Абзелиловский р-н, п. Аскароро; верхний девон, гжельский ярус.

Фиг. 3. Микрофоссилии цианобактерий, обнаруженные в сплюснуто-шаровидном обособлении вернадит-литофорит-кварцевого состава; Южный Урал, Абзелиловский р-н, п. Кусимовский Рудник; средний девон, эйфельский ярус (цифрами отмечены точки элементного анализа ЭДС, представленного в таблице 1).

Фиг. 4. Разрушенная оболочка одной из клеток, сохранившаяся благодаря быстрому замещению гликокаликса диоксидом кремния.

Фиг. 5. Покровные образования с гладкой или морщинистой (шагреновой) поверхностью в обособлениях кварц-вернадит-литофоритового состава; Южный Урал, Баймакский р-н, п. Хасаново; средний девон.

Фиг. 6, 7. Идентичные по морфологии и составу частицы в строматолитах; Северное Прианбарье, р-н безымянного притока р. Фомич.

Фиг. 8. Покровные образования, приуроченные к микрофоссилиям ископаемых прокариот в обособлениях кварц-вернадит-литофоритового состава; Южный Урал, Абзелиловский р-н, п. Аскароро; верхний девон, гжельский ярус.

Фиг. 9. Специфичные агрегаты доломита, приуроченные к микрофоссилиям прокариот в пробах из доломит-кремневого образования; Республика Татарстан, правый берег реки Волги, п.п. Яшельча, Красновидово; верхняя пермь, казанский ярус.

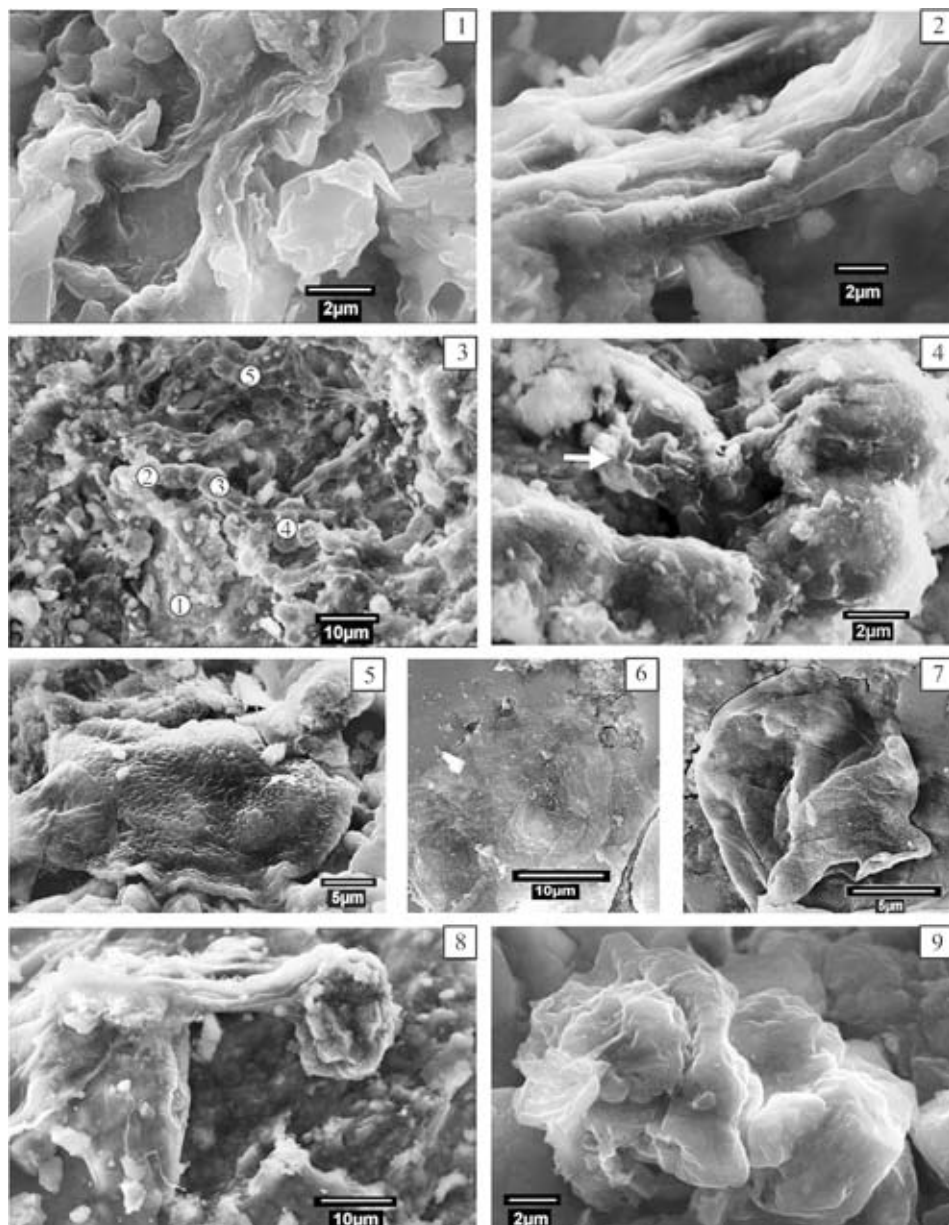
## SPECIFIC MICROAGGREGATES AND PROBLEMATIC MICROFOSSILS AS SATELLITES OF BIOGENIC ROCKS

L.V. Leonova, T.V. Litvinova, S.P. Glavatskikh

High rate of fossilization, stimulated development of pseudomorphs in microbiogenic systems along the shells of whole and broken cells. Researchers might take the latter for cheno-genetic formations of colloid compounds, aqueous silicon dioxide in particular. This paper focuses attention on micro-formations, which belong to mineralized biofilms or to fragments of fossil bacterial covers that was proved by using the methods of electron microscopy and energy-dispersive spectroscopy. Attention is drawn to some mineral aggregates of specific appearance, found in the samples studied by the authors, in stromatolites and segregations, the biomineral origin of which was established.

*Key words:* microfossils of fossil prokaryotes, mineralized biofilms and fragments of covers, uncommon microcrystals of biominerals.

Таблица I





УДК 561 (232)

## **ОСОБЕННОСТИ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ИЗВЕСТКОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПРИ ПЕРЕХОДЕ К ФАНЕРОЗОЙСКОЙ БИОСФЕРЕ**

© 2014 В.А. Лучинина, А.А. Терлеев

*Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН  
LuchininaVA@ipgg.sbras.ru*

В статье рассматриваются особенности минерализации венд-раннепалеозойских водорослей, сохранившихся в нескольких вариациях: кремненными, органостенными, обызвествленными, иногда частично фосфатизированными. На этом фоне преобладали обызвествленные формы отделов Chlorophyta и Rhodophyta. Известковые водоросли дважды подвергались минерализации, если первичная структура была прижизненной, то второе карбонатное покрытие образовывалось благодаря осаждению кальция на отмершие талломы с помощью бактериально-цианобактериальных ассоциаций, выполняющих роль катализаторов. В случае нахождения мест fossilization водорослей вблизи рудных месторождений, их пористая карбонатная оболочка могла изменить цвет в зависимости от химических элементов, преобладающих в растворе.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Статья написана с целью, во-первых, отразить особенность минерализации известковых водорослей – основных продуцентов карбоната кальция, преобладавших в осадочных фациях на рубеже венда-кембрия. Во-вторых, оценить очевидные диагенетические изменения fossilized биогенного материала с помощью знаний о первичной природе обызвествленных водорослей.

Начиная с позднего рифея и на протяжении венда – кембрия лишь очень немногие водоросли разработали процесс прижизненного обызвествления и это были представители отделов Chlorophyta и Rhodophyta. При этом карбонат, производимый Chlorophyta откладывался на поверхности слоевищ,

в то время как у Rhodophyta кальцификация происходила на уровне клеточных мембран (Taylor et al., 2009; Cuif et al., 2011).-

Изначально и до настоящего времени, если допустить, что современные и ископаемые формы строили скелет по одному принципу, то у Chlorophyta таллом, практически, всегда был арагонитовым, в то время как большинство форм Rhodophyta образовывали кальцит (исключение – современный род *Peysnella*, использующий арагонит). Но подтвердить это предположение на кембрийском материале пока невозможно из-за значительных диагенетических изменений первичного карбоната, уничтоживших почти все морфологические элементы водорослей, что отразилось на многочисленных разногласиях среди специалистов по поводу установления природы известковых водорослей (Riding, 1990; 2001; Pratt, 1984, 1995; Pratt et al., 2001).

Мы придерживаемся той систематики бентосной венд-кембрийской известковой альгофлоры, которая была принята и обоснована нами в серии ранее опубликованных работ (Терлеев, Лучинина, 2000; Лучинина, 2009).

### ОСОБЕННОСТИ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ДРЕВНИХ ИЗВЕСТКОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Некоторые особенности минерализации известковых водорослей рассматривались нами на примерах наиболее типичных представителей венд-кембрийских родов, таких как *Proaulopora*, *Epiphyton*, *Renalcis*, а также ордовикской сифонеи с редко встречающейся уникальной сохранностью сифонов внутри таллома.

#### **Отдел Chlorophyta. Зеленые водоросли**

Одним из древнейших представителей зеленых известковых водорослей, несмотря на малое количество доказательств, большинством исследователей признавался род *Proaulopora*, впервые описанный в рукописном отчете А.Г. Вологдиным в 1934 г. из нижнего кембрия Западного Саяна. Впоследствии материал был опубликован в 1962 г. (Вологдин, 1962). Но ранее П.С. Краснопеева (1937), прочитавшая отчет Вологодина и обнаружившая род *Proaulopora* в нижнем кембрии Хакасии, признала приоритет Вологодина и описала род под его авторством с типовым видом *P. rarissima* Vologdin, 1937.

Что касается установления систематического положения рода, то Вологдин поместил его с некоторым сомнением в семейство Dasycladaceae (?). Не менее именитый палеоальголог В.П. Маслов, не вдаваясь в объяснения, описал этот же род из нижнего кембрия р. Лены, но под новым названием *Palaeonites* (Маслов, 1956), указав, что он похож на сифонеи, но также поставил знак вопроса. В последующих работах систематика рода продолжала оставаться дискуссионной (Кордэ, 1957, 1973; Лучинина, 1971 и др.) и до настоящего времени не найдены достоверные доказательства принадлежности рода к сифоновым водорослям несмотря на то, что фрагменты кембрийских *Proaulopora* сохранялись лучше по сравнению с остатками

других известковых водорослей – таллом был четко очерчен, хорошо выражены контуры двуслойной оболочки с тончайшими элементами «воротничков» или «члеников», но при этом исчезала система внутренних сифонов (табл. I, фиг. 7–11, 13), основного диагностического признака сифоновых водорослей, что и повлияло на дискусионность в понимании природы рода.

Похожими формами, судя по фотографиям, можно было бы считать представителей рода *Aeolisaccus* Elliot из верхнего мела острова Андрос, относимые к цианобактериям (Barattolo, 1990), а также род *Decastronema*, выделенный С. Голубичем с соавторами (Golubic, Radojicic, Lee Seong-Joo, 2006) из мела Сербии и Черногории и сопоставленный ими с современными представителями рода *Scytonema* (цианобактерии) из межприливных участков острова Андрос.

Подобные противоречия, возможно, объясняются морфологическим параллелизмом в развитии различных таксономических групп. Нередко отдельные типы структур вегетативного тела водорослей бывают схожи у представителей нескольких отделов.

Что касается стратиграфического диапазона местонахождений рода *Proaulopora*, то он зафиксирован от верхнего рифея до ордовика включительно, при этом, помимо известковых талломов, были обнаружены органостенные, а также минерализованные формы в кремнях (Пятилетов и др., 1981). Добавился также частично фосфатизированный материал, выделенный в результате растворения в уксусной кислоте (табл. I, фиг. 13).

Примером уникальной минерализации зеленых водорослей является ордовикская обызвествленная сифония (табл. I, фиг. 12) с редкой сохранностью внутри таллома сифона первого порядка, от которого отходят более мелкие сифоны второго порядка, что обычно исчезает в процессе фоссилизации. Подобная сохранность объясняется частичным окремнением морфологических элементов. Образец был отобран О.Д. Суетенко, в юго-западной части Монголии в баянлэгской структурной зоне, расположенной севернее Джинсэтинского хребта в Гобийском Алтае. Монголии. Верхний ордовик установлен на основании комплексов строматопорат, мшанок и ругоз (Ulitina et al., 1976).

### **Отдел *Rhodophyta*. Красные водоросли**

Классическим примером венд-кембрийских красных известковых водорослей являются представители родов *Epiphyton* и *Renalcis*, без которых не формировалась ни одна органогенная постройка того времени. Систематика этих водорослей не менее противоречива, чем у зеленых. Наши представления о ней изложены в серии публикаций (Терлеев, Лучинина, 2000; Терлеев, Лучинина, 2006; Luchinina, Terleev, 2003, 2008; Лучинина, 2009, 2013).

В отличие от современных известковых талломов *Chlorophyceae*, с трубчатыми неклеточными сифонами и структурами, обызвествленными в области внешних плазмемных мембран, талломы класса *Rhodophyceae* сложены клетками. Обызвествление происходило на внешней плазмемной мембране между двумя соседними клетками. Впоследствии, клетки погиба-

ли и больше не выполняли вспомогательную роль для жизни поверхностного слоя. Те же процессы прослеживались и у древних представителей рода *Epiphyton*, у которых в большинстве случаев сохранялся лишь многоосевой кустистый таллом и из-за недостатков других морфологических признаков природа самого распространенного кембрийского рода оставалась невыясненной, пока не были обнаружены экземпляры с уникальной сохранностью клеток, спорангиев, а также плазмодесм и нематетий, позволившие нам уверенно рассматривать род в составе отдела Rhodophyta. Плохая сохранность элементов морфологии у *Epiphyton* объяснялась тем, что его представители подвергались обызвествлению дважды: сначала выделение карбоната кальция самой водорослью происходило прижизненно внутриклеточно, как это случается у современных красных водорослей, например, у *Corallina*, а после отмирания организма поверхность талломов заселялась бактериально-цианобактериальными ассоциациями, активно осаждавшими карбонат кальция, образуя, таким образом, известковый чехол, полностью скрывающий и уничтожавший первичную структуру при жизни обызвествлявшейся водоросли (Лучинина, Тихомирова, 1988).

Не менее красноречивые примеры изменчивости известковых водорослей в процессе минерализации можно привести из биогермов нижнего кембрия Южного Тянь-Шаня, в северных предгорьях Туркестанского хребта где в мощной осадочно-эффузивной толще встречены многочисленные представители *Renalcis* и *Epiphyton*, отличающиеся по своему облику от типичных представителей этих родов (табл. I, фиг. 1–3; табл. II, фиг. 1–5) (Журавлева, Репина, Яскович и др., 1970).

В добавлении к этому, пористый вторичный чехол как у *Epiphyton*, так и у *Renalcis* нередко пропитывался растворами, содержащими различные микроэлементы, из-за чего талломы одних и тех же водорослей обретали разную окраску (табл. II, фиг. 6). Так, например, первичная карбонатная оболочка водорослей, обитавших вблизи рудообразующих систем Кызыл-Ташского колчеданного месторождения, подвергалась активному воздействию гидротермальных растворов и меняла цвет из-за включения, например, железа (Терлеев и др., 2013). Подобное явление отмечено и в монографии Э.Л. Школьника с соавторами (Школьник, Жегалло, Батурин и др., 2012) на примере рода *Epiphyton* с черной известковой оболочкой, изменившей цвет под влиянием марганцевых растворов в Усинском рудном месторождении (Кемеровская область) в рудовмещающих породах нижнего кембрия.

И, наконец, небольшое замечание касается так называемой «водоросли» *Nuia* на примере экземпляра из нижнего кембрия Дальнего Востока (Беляева и др., 1975) (табл. I, фиг. 4). В последнее время подобное образование палеоальгологи не идентифицируют с водорослями, а считают объектом, возникшим в результате специфической фоссилизации различных органических фрагментов, в том числе и водорослевых.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В начале фанерозоя среди массы водорослей лишь немногие формы работали известковую биоминерализацию и это были только представители отделов *Chlorophyta* и *Rhodophyta*. Они минерализовались по-разному: кальцификация представителей семейства *Chlorophyceae* происходила, главным образом, на поверхности слоевищ и между сифонами, уменьшаясь от периферии к центру, в то время как формы семейства *Rhodophyceae* обызвествлялись внутриклеточно на уровне клеточных мембран. Органо-минеральные взаимодействия в процессе осаждения кальцита в стенках красных водорослей в основном аналогичны процессам, наблюдаемым у кораллов и моллюсков.

Биоминерализация известковых водорослей на изученном рубеже происходила дважды в связи с тем, что бактерии и цианобактерии использовали их отмершие талломы в качестве готового питательного субстрата и, в результате метаболической деятельности активизировали процессы осаждения карбоната кальция, образуя второй известковый чехол вокруг прижизненно-обызвествленного таллома. В случае обитания водорослей вблизи тектонически активных структур, а также рудообразующих месторождений бактерии и цианобактерии осаждали из гидротермальных перенасыщенных растворов железо, марганец, фосфор и другие элементы.

Помимо карбонатной минерализации, в кембрийском периоде наблюдалась и окремненная альгофлора, но ее количество несравненно меньше по сравнению с рифейской. Описаны случаи разной минерализации представителей одного рода, например, *Proaulopora*, сохранившаяся с обызвествленными, окремненными и органостенными талломами.

Возможно, детализация особенностей минерализации венд-кембрийских известковых водорослей частично будет способствовать устранению некоторых неопределенностей в их систематике, если принять во внимание то, что аналогичный процесс у современных красных представителей почти исключительно кальцитовый, а у зеленых – арагонитовый.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 13-05-01107 и 13-05-00334), программы Проблемы происхождения жизни и становления биосферы (проект 28.1) и проекта НИР 23.4 (Стратиграфия фанерозоя арктических территорий и акваторий России как основа для проектирования и проведения геологоразведочных работ в Северном Ледовитом Океане).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вологдин А.Г. 1962. Древнейшие водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР. 655 с.
- Беляева Г.В., Лучинина В.А., Назаров Б.Б. и др. 1975. Кембрийская фауна и флора хребта Джагды (Дальний Восток). М.: Наука. 207 с.
- Журавлёва И.Т., Ретина Л.Н., Яскович Б.В. и др. 1970. К познанию раннего кембрия Южного Тянь-Шаня. Ташкент: ФАН. 52 с.

- Краснопеева П.С. 1937. Водоросли и археоциаты древнейших толщ Потехинского планшета Хакассии // Мат-лы по геологии Красноярского края. Томск: Изд-во Зап.-Сиб. геол. треста. С. 1–51.
- Кордэ К.Б. 1957. Новые представители сифонниковых водорослей // Мат-лы к Основам палеонтологии. Вып. 1. М. С. 67–74.
- Кордэ К.Б. 1973. Водоросли кембрия. М.: Наука. 349 с.
- Лучинина В.А. 1971. К систематике рода *Proaulopora* Vologdin // Водоросли палеозоя и мезозоя Сибири. М.: Наука. С. 5–8.
- Лучинина В.А. 2009. *Renalcis* и *Epiphyton* – различные формы единого жизненного цикла известковых водорослей // Палеонтол. журн. № 4. С. 101–105.
- Лучинина В.А. 2011. Палеоальгология при переходе от циано-бактериальной (строматолитовой) к водорослевой экосистеме на примере кембрийских отложений Сибирской платформы / Ред.: С.В. Рожнов, Г.А. Заварзин. Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы. М.: ПИН РАН. С. 26–37.
- Лучинина В.А. 2013. Кембрийская альгофлора – ассоциация различных групп микроорганизмов // Палеонтол. журн. Т. 47. № 9. С. 1–8.
- Лучинина В.А., Тихомирова Н.С. 1988. О новой форме сохранности раннекембрийских водорослей и их ультраструктуре / Ред.: В.Н. Дубатовол, Т.А. Москаленко. Новосибирск: Наука. С. 12–14.
- Маслов В.П. 1956. Ископаемые известковые водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР. 301 с.
- Пятилетов В.Г., Лучинина В.А., Шенфиль В.Ю., Якишин М.С. 1981. Новые данные о древних водорослях Сибири // Докл. АН СССР. Т. 261. № 4. С. 982–983.
- Терлеев А.А., Лучинина В.А. 2000. Новые факты по установлению природы рода *Epiphyton* Bornemann, 1886 // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 2–3. С. 173–177.
- Терлеев А.А., Лучинина В.А. 2006. Новые морфологические элементы у рода *Epiphyton* Bornemann, 1886 // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: КМК. Р. 147–151.
- Терлеев А.А., Токарев Д.А., Лучинина В.А. и др. 2013. Цианобактерии, водоросли в базальтах и железисто-кремнистых отложениях тумат-тайгинской свиты нижнего кембрия Кузыл-Таштыгского рудного месторождения (Восточная Тува) // Водоросли в эволюции биосферы. Мат-лы 1 палеоальгологической конф. М.: ПИН РАН. С. 141–143.
- Школьник Э.Л., Жегалло Е.А., Батурич Г.Н. и др. 2012. Исследование марганцевой, железомарганцевой минерализации разных природных обстановок методами сканирующей электронной микроскопии. М.: Эслан. 472 с.
- Barattolo F. 1990. Mesozoic and Cenozoic marine benthic calcareous algae with particular regard to Mesozoic dasycladaleans // *Calcareous algae and Stromatolites*. Springer-Verlag. P. 504–540.
- Cuif J.-P., Dauphin Y., Sorauf J.E. 2011. *Biominerals and fossils through time*. Univ. press. Cambridge. 480 p.
- Golubic S., Radojic R., Lee Seong-Joo. 2006. *Decastronema kotori* gen.nov.: comb. nov., a mat-forming cyanobacterium on Cretaceous carbonate platforms and its modern counterparts // *Carners de Geologie/Notebooks on Geology*. Art. 2006/02. P. 1–17.
- Luchinina V.A., Terleev A.A. 2003. Peculiarities in the development of Early Cambrian calcareous algae on the Siberian platform // *Acta micropalaeontol. Sin.* V. 20. № 1. P. 31–38.

- Luchinina V.A., Terleev A.A.* 2008. The morphology of the genus *Epiphyton* Bornemann // *Geologia Croatica*. V. 61. № 2–3. P. 105–111.
- Pratt B.R.* 1984. *Epiphyton* and *Renalcis* – diagenetic microfossils from calcification of coccoid blue-green algae // *J. sediment. petrol.* V. 54. № 3. P. 0948–0971.
- Pratt B.R.* 1995. The origin biota and evolution of deep-water mounds // *Carbonate mud mounds; their origin and evolution* // Intern. Assoc. of Sedimentologists, Spec. publ. V. 23. Blackwell Sci., Oxford. P. 49–123.
- Pratt B.R., Spincer B.R., Wood R.A., Zhuravlev A.Yu.* 2001. Ecology and evolution of Cambrian Reefs // *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia univ. press. N-Y. P. 254–274.
- Riding R.* 1990. Calcified Cyanobacteria / Ed. R. Riding. *Calcareous Algae and Stromatolites*. Springer-Verlag. P. 55–87.
- Riding R.* 2001. Calcified Algae and Bacteria / Eds A.Yu. Zhuravlev, R. Riding. *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia univ. press. N-Y. P. 445–473.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* 2009. *Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Acad. press is an imprint of Elsevier. 1253 p.
- Ulitina L.M., Bolshakova L.N., Kopaevich G.V.* 1976. Peculiarities of distribution Stromatoporates, Corals and Bryozoa in the Paleozoic section of Djinsetin mountain ridge (Goby Altay) / *Palaeontology and stratigraphy of Mongolia*. Transactions. V. 3. Moscow, Nauka. P. 327–340.

### Объяснение фототаблицы 1

Фиг. 1. *Renalcis gelatinosus* Korde, 1961, × 100; черная контрастная обочка оконтуривает светлую центральную часть колонии, обычно окрашенную в серый цвет; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрия.

Фиг. 2. *Renalcis* sp., × 50; слившиеся колонии имеют псевдоветвистую форму; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрия.

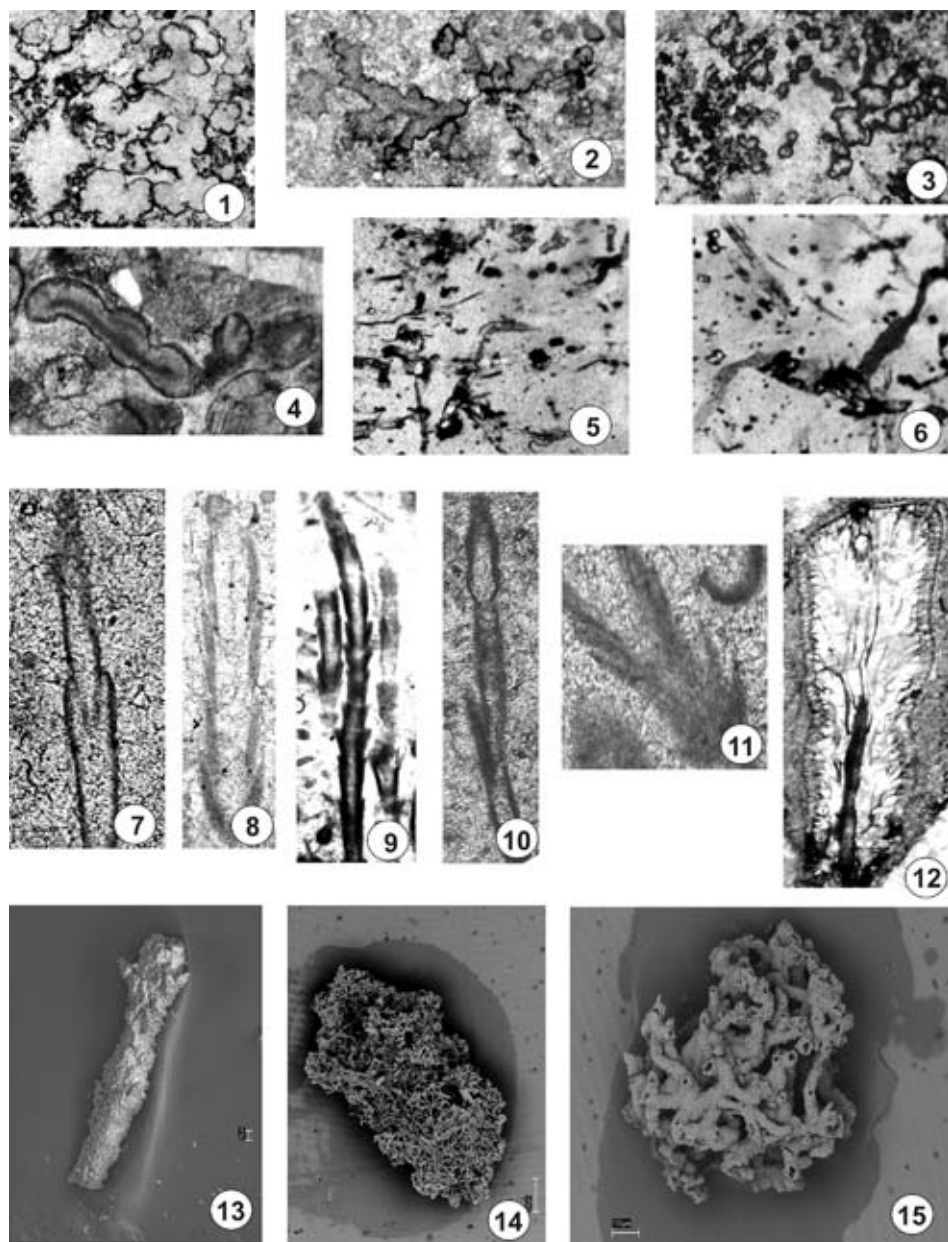
Фиг. 3. *Renalcis pectunculus* Korde, 1961, × 50; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрий.

Фиг. 4. *Nuia* Maslov, 1954, раскристаллизация осадка вокруг фрагмента известковой водоросли *Girvanella* sp., × 60; Дальний Восток, хребет Джагды; нижний кембрий, шевлинская зона.

Фиг. 5, 6. Окремненные нитчатые водоросли, × 60; Центральный Казахстан, Тектурмасский антиклинорий; средний ордовик.

Фиг. 7–11. *Proaulopora rarissima* Vologdin 1937, фиг. 7, 8 – × 100, фиг. 9, 10 – × 50, фиг. 11 – × 200; Восточный Саян, бассейны рр. Колба и Жержул; нижний кембрий.

Фиг. 12. Сифоновая водоросль, × 20; окремненный центральный сифон и отходящие от него сифоны более мелких порядков; Монголия, Гобийский Алтай; средний ордовик, баянлэгская структурная зона.



Фиг. 13–15. Частично фосфатизированные фрагменты известковых водорослей после растворения: фиг. 13 – *Proaulopora* sp.,  $\times 100$ ; фиг. 14 – *Girvanella* (?) sp.,  $\times 40$ ; фиг. 15 – *Girvanella* sp.,  $\times 60$ ; Сибирская платформа, Туруханский р-н; нижний кембрий.



## Объяснение фототаблицы II

Фиг. 1–5. *Epiphyton fruticosum* Vologdin, 1932, × 30; колонии, объединяющие мелкие кустистые талломы; по краям колонии контрастно окрашены темным веществом, в то время как веточки талломов имеют не характерный для водоросли светлый цвет в результате выщелачивания первичной серой окраски карбонатного чехла; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрия.

Фиг. 6. *Epiphyton scapulum* Korde, 1961, × 30; таллом пигментирован углисто-графитистым веществом, обусловившим темную окраску; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрия.

Фиг. 7–8. *Epiphyton* sp., частично фосфатизированный и выделенный растворением в уксусной кислоте, × 200; темные отверстия – полости, в которых располагались «веточки» кустистого таллома, окруженные бактериально-цианобактериальной карбонатной массой; фиг. 8 – в продольном срезе зафиксирована толщина вторичного известкового покрытия, осажденного бактериально-цианобактериальными ассоциациями; Алтае-Саянская область, Кузнецкий Алатау, р. Кия.

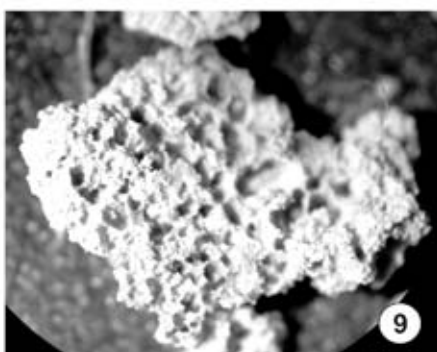
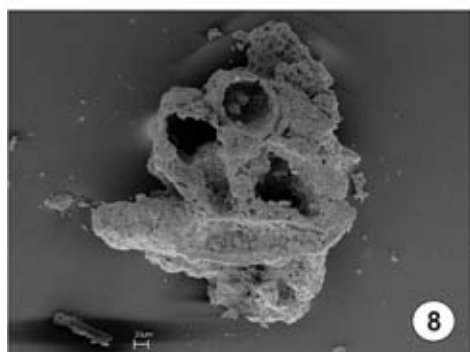
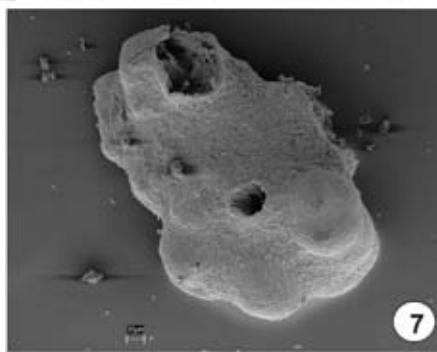
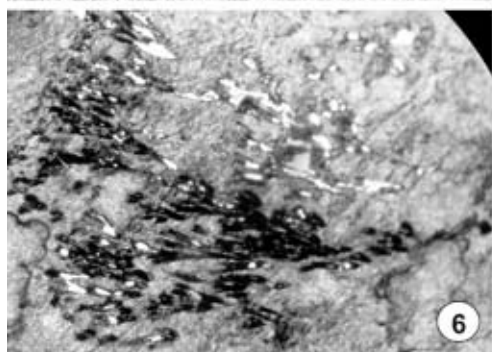
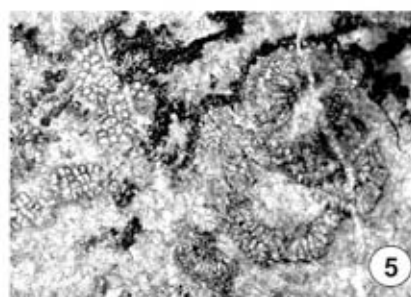
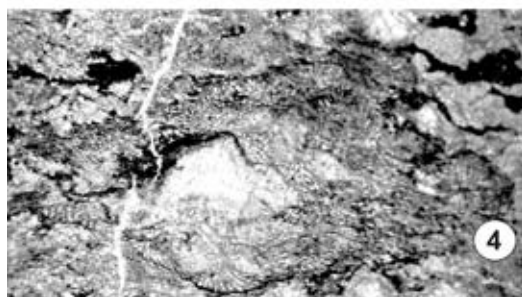
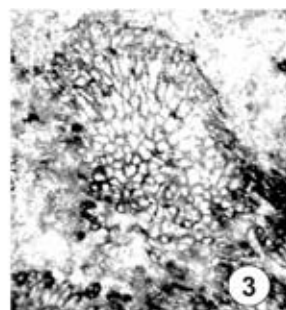
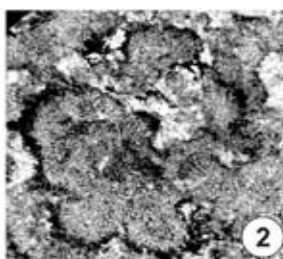
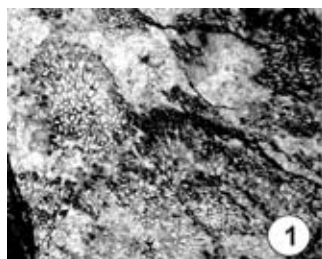
Фиг. 9. *Epiphyton* sp., × 20; туфовая, частично пиритизированная карбонатная масса вокруг известковых талломов *Epiphyton*, от которых остались лишь темные полости после растворения первичных известковых образований; Сибирская платформа, Туруханский р-н; нижний кембрий.

## FEATURES MINERALIZATION OF CALCAREOUS ALGAE IN TRANSITION TO PHANEROZOIC BIOSPHERE

V.A. Luchinina, A.A. Terleev

In the article discusses the features of mineralization Vendian - Early Paleozoic algae preserved in different variations :silicified , with organic walls , calcified , sometimes partially phosphatized. Among them were dominated calcareous forms of Divisions Chlorophyta and Rhodophyta. Calcareous algae exposed mineralization twice and if the primary structure was lifetime , the second carbonate cover was formed due to the deposition of calcium on the dead thallus with using bacterial-cyanobacterial associations, acting as catalyts. In the case of finding the locations fossilization of algae near ore bodies, their porous carbonate cover was able to change color depending on the chemical elements prevailing in solution.

Таблица II



УДК 563.14:577.118

## **БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ**

© 2014 М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
afanasieva@paleo.ru, amon@paleo.ru*

Анализируются вопросы биоминерализации скелетов радиолярий. Процесс формирования любого скелета контролируется посредством заранее образованной органической матрицы, являющейся «слепок» будущей раковины и обеспечивающей ее развитие как единого образования за счет взаимодействия органического и минерального компонентов скелета. Теоретическое и экспериментальное исследование органической и минеральной составляющих скелетов современных и ископаемых радиолярий и фораминифер позволило построить гипотетическую модель биоминерализации, которая начинается с появления в органической матрице будущего скелета первичных кристаллических единиц, группирующихся во все более крупные, иерархически соподчиненные, элементы скелета E, D, C, B, A, каждый из которых окружен органическими ламеллами. Предложена последовательная схема взаимодействия минерального и биогенного факторов, проявляющихся на пяти структурных уровнях: молекулярном, нано-, ультра-, микро- и макроуровнях.

*Ключевые слова:* Radiolaria, Foraminifera, биоминерализация, органическая матрица, единицы ультраструктуры A, B, C, D, E, структурные уровни.

Матрицируемая биоминерализация появилась впервые у древних прокариот еще в криптозое. Ее широкое распространение, выразившееся в образовании скелетов одноклеточных и многоклеточных организмов (эукариот), явилось в конце докембрия кульминационным моментом в развитии органического мира (Соколов, 1976; Розанов, 1989). В атдабанском веке раннего кембрия появляются первые радиолярии с кремневым скелетом.

Радиолярии очень малы. Размеры их живой клетки изменяются от нескольких десятков микрон до 1–3 мм, составляя, как правило, 100–800 мкм. Внутри цитоплазматического тела радиолярий находится минеральный скелет.

Живые организмы и минералы являются наиболее сложными и структурно-совершенными иерархическими системами материального мира. При этом первые представлены относительно независимыми живыми формами, морфология и функционирование которых определяются, в большей степени, внутренними факторами, чем внешними. Поэтому в сложной системе геологических и палеонтологических исследований изучение биоминеральных взаимодействий имеет фундаментальное значение. Одним из наиболее актуальных направлений биоминералогических исследований является изучение биогенного минералообразования в живых и вымерших организмах (Юшкин, 1996).

### ПОЯВЛЕНИЕ КРЕМНЕВОГО СКЕЛЕТА

Химический анализ опаловых скелетов радиолярий из подтипа Polycystina показал наличие 98 % аморфного  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$  (Hurd, Takahashi, 1981; Петрушевская, 1981; Takahashi, Nonjo, 1981) с незначительной примесью от 1 до 4 % Mg, Ca, Al, Na (Anderson, 1983)<sup>1</sup>. Спектральный анализ скелетов Phaeodaria выявил преобладание  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ , затем Al и до 1 % Mg, Ca и Cu (Решетняк, 1966; Takahashi, Anderson, 2002).

Скелеты ближайших родственников радиолярий из типа Acantharia построены из целестина ( $\text{SrSO}_4$ ). При этом очень примечателен факт, что у всех представителей типа Radiolaria скелет закладывается **вне** центральной капсулы, окружая ее, и, наоборот, у Acantharia первые зачатки скелета в виде группы сходящихся к центру коротких иголок появляются **внутри** центральной капсулы.

Между тем Й.П. Мюллер (Müller, 1858) еще в 1858 г. описал у колониальных радиолярий из подтипа Collodaria (род *Collosphaera*) наличие в центральной капсуле кремневого скелета большого количества кристаллов продолговатой формы размером до 50 мкм. При зарождении кристаллов (рис. 1) сначала возникают удлиненные прилегающие к ядру гранулы (Hertwig, 1876, 1879; Brandt, 1881). Первичные гранулы медленно вырастают в мелкие кристаллы, которые затем переходят в гаметы (рис. 1,а). Крупные кристаллы после выхода гамет остаются внутри центральной капсулы и кремневого скелета (рис. 1,б-з). Эти кристаллы обнаруживали большое сходство с кристаллами целестина, что подтверждалось как значениями межплоскостных углов ( $103\text{--}105^\circ$  у биокристаллов и  $104^\circ 50'$  у целестина), так и химическими реакциями.

---

<sup>1</sup> В этой связи вызывает недоумение утверждение P. De Wever с соавторами о том, что “The skeleton of polycystine radiolarians is made of pure silica ( $\text{SiO}_2, n\text{H}_2\text{O}$ )” (De Wever et al., 2001, p. 10).

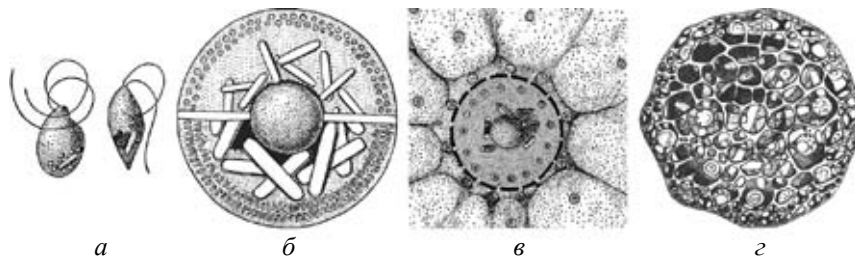


Рис. 1. Кристаллы целестина ( $\text{SrSO}_4$ ) в клетке Collodaria: а – гаметы (Brandt, 1885); б, в – центральная капсула (Стрелков, Решетняк, 1971); z – скелет *Collosphaera huxleyi* (Müller) (Догель, 1950).

Э. Геккель (Haeckel, 1862) тоже обратил внимание на кристаллы в количестве от 5 до 30 внутри центральной капсулы *Collosphaera*. По его мнению, форма их была удивительно похожа на кристаллы сернокислого стронция ( $\text{SrSO}_4$ ) с характерными межплоскостными углами  $103\text{--}105^\circ$ .

В.А. Догель (1950) придавал большое значение кристаллам целестина в филогении Radiolaria. Наличие у колониальных радиолярий в центральной капсуле крупных кристаллов целестина (рис. 1, б-з) рассматривалось Догелем как важное доказательство примитивности колониальных форм, от предков которых произошли все остальные таксоны Radiolaria.

Но этим фактам долгое время не придавали значения, пока Догель (1950) в 1950 г. не высказал впервые предположение о едином общем корне для всех представителей типов Radiolaria и Acantharia в виде форм, близких к коллодариям. Далее, по его мнению, происходила дифференцировка протистов по двум направлениям: «одни группы утратили способность синтезировать  $\text{SrSO}_4$  и стали чисто кремневыми, другие, то есть Acantharia, наоборот, утратили способность к синтезированию опала и стали в отношении образования скелета целестиновыми формами» (Догель, 1950, с. 563).

Анализ эволюции скелетов радиолярий и акантарий и дальнейшее развитие идей Догеля позволяют предложить несколько иную и крайне важную в филогенетическом отношении картину зарождения и эволюции кремневого скелета радиолярий (Афанасьева, Вишневская, 1992; Афанасьева, 2000; Афанасьева, Амон, 2006).

В истории эволюционного становления древние предки радиолярий и акантарий изначально стали образовывать свои раковины из целестина: возможно, сульфатные воды палеоморей были более благоприятны для синтеза  $\text{SrSO}_4$ . Запись об этих событиях сохранилась в генах у Acantharia и реализовалась в форме целестинового скелета, который они, видимо, смогли пронести через весь фанерозой. По мнению К.А. Микрюкова (2000), основой для образования скелетов древних протистов могли быть продукты метаболизма – кристаллы какой-либо из минеральных солей, ионами которой были богаты палеозойские моря. Подобные кристаллы отлагаются

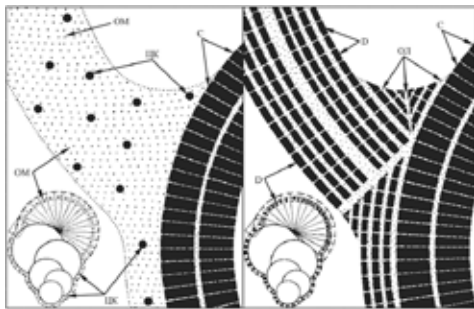
у многих современных морских простейших. Они могли бы отлагаться и у сидячего предка радиолярий. Возможно, этой солью был сернокислый стронций – целестин. Споры радиолярий и в настоящее время имеют большой кристалл сернокислого стронция (Hollande, Martoja, 1974), что увеличивает их сходство с *Acantharia*. Кристаллы целестина также обнаружены и в цитоплазме жгутиковых *Radiolaria* (Микрюков, 2000).

Далее развитие радиолярий, вероятно, пошло по пути отказа от сернокислого стронция ( $\text{SrSO}_4$ ) и начала синтеза опала ( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ) – твердого геля кремнекислоты. Следы этого столь необычного перехода к принципиально иной химической основе скелета (соль → гель кислоты) можно и сейчас наблюдать в раковинах радиолярий *Collodaria* (под *Collosphaera*). Они обладают способностью откладывать в своем скелете как опал, так и целестин. Причем у *Collosphaera* кристаллы целестинового типа формируются внутри центральной капсулы (рис. 1, б, в), т. е. там, где у *Acantharia* образуется пучок из скелетных игл. Возможно, *Radiolaria* утратили способность синтезировать  $\text{SrSO}_4$  и стали чисто опаловыми.

Общим гипотетическим предком всех радиолярий могли быть организмы с целестиновым скелетом, напоминающим скелет акантарий. Присутствие кристаллов целестина в клетках отдельных представителей радиолярий подтипа *Collodaria* свидетельствует в пользу предположения о первичности целестинового скелета у древних представителей *Radiolaria* и его последующей замене опаловым (Микрюков, 2000).

## БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ

Основные закономерности матрицируемой биоминерализации заключаются в том, что процесс формирования любого скелета контролируется посредством заранее образованной органической матрицы, являющейся «слепком» будущей раковины и обеспечивающей ее развитие как единого твердого образования за счет взаимодействия органического и минерального компонентов скелета. Хотя, конечно, не следует забывать, что у разных организмов существуют частные различия как в составе органических матриц, так и в процессах их минерализации. Кроме того, в настоящее время является общепризнанным положение о существовании иерархически соподчиненных структурных единиц в скелетах всех представителей органического мира, включая позвоночных животных (Барсков, 1975, 1982, 1984; Lowenstam, 1981; Голубев, 1981, 1987; Афанасьева, 1982, 1990, 2000; Лоуэнстам, 1984; Мутвей, 1984; Afanasieva, 1990, 2006; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Голубев, Голубев, 2009). Например, минерализация известковых скелетов *Coccolithophorales*, *Foraminifera*, *Radiolaria*, *Spongia* и *Mollusca* начинается с появления в органической матрице будущей раковины мелких первичных кристаллитов, группирующихся во все более крупные кристаллические единицы.



*a*

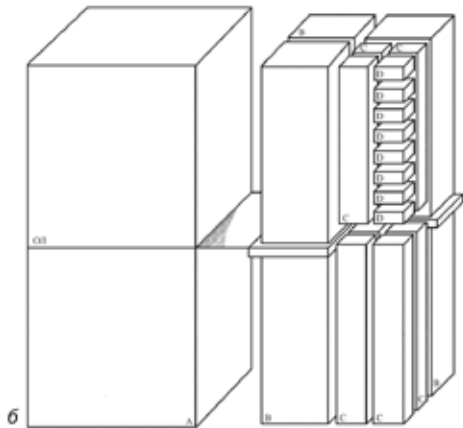


Рис. 2. Гипотетическая модель биоминерализации раковин фораминифер (Афанасьева, 1982): *a* – начальные стадии формирования стенки раковины; *б* – схема иерархического соподчинения кристаллических единиц А, В, С, D в стенке раковин; OM – органическая матрица; ОЛ – органические ламеллы; ЦК – центры кристаллизации.

Минерализация известковых раковин Foraminifera начинается с появления в органической матрице будущей раковины отдельных центров кристаллизации – мелких первичных кристаллитов, наблюдаемых в скрещенных николях оптического микроскопа в виде ярких точек (рис. 2,*a*) (Bellemo, 1974; Angell, 1979). Постепенно первичные кристаллиты группируются во все более крупные кристаллические единицы **D**, **C**, **B**, **A** (рис. 2; табл. I, фиг. 1–9) (Афанасьева, 1982; Afanasieva, 2006; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Наименьшие из них ромбические единицы **D** группируются вместе, образуя колонку кристаллической единицы **C**. Из единиц **C** формируются кристаллические единицы **B**, объединяющиеся, в свою очередь, в единицы **A**. Единицы **A** и **B** выделяются в пределах предложенного ранее единого элемента ультраструктуры стенки «кристаллическая единица» (Hansen, 1970; Bellemo, 1974).

Интересное иерархическое соподчинение структурных блоков показано на примере шестилучевых стеклянных губок *Euplectella* sp. (рис. 3,*a–d*). В скелете губок различается до семи уровней структурной иерархии от нанометрового диапазона до макроскопических масштабов. Консолидированные нано-сферы опала (рис. 3,*a*) расположены в четко выявленных травлением концентрических слоях (рис. 3,*a, б*), которые объединены органической матрицей в слоистые спикулы (рис. 3,*в, г*). Последующая сборка этих спикул в пучки скелета осуществляется на основе кремневого цемента и приводит к образованию макроскопической решетки (рис. 3,*д*). Далее пучки собираются в иерархически более сложные конструкции макроскелета целого организма губки (Aizenberg et al., 2005).

Данные о формировании скелета современных губок блестяще подтвердили наше предположение о центростремительном нарастании спикул

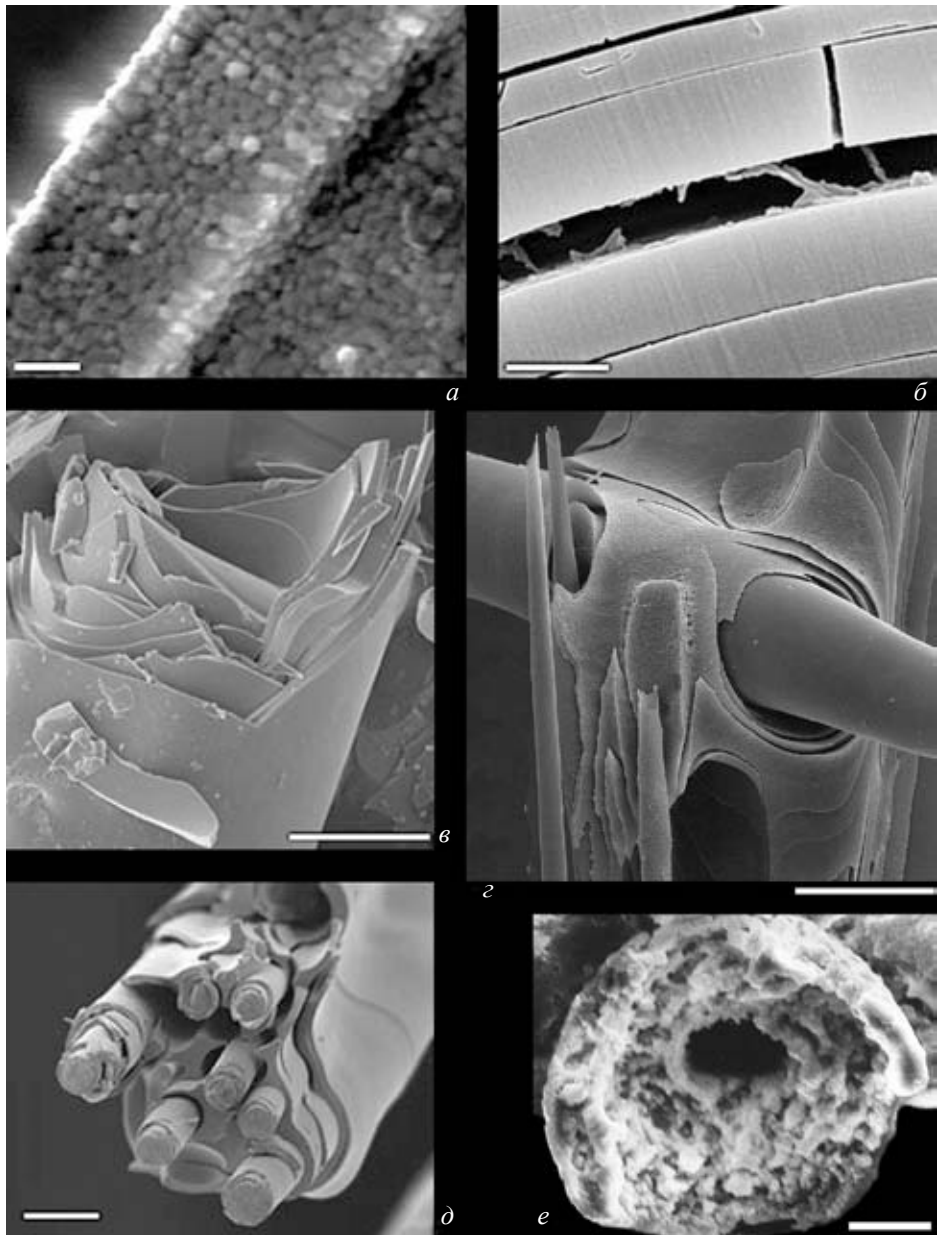


Рис. 3. Биоминерализация скелета губок. *a-d* – скелет современной губки *Euplectella* sp., травление 10 мин в HF или в 2.5 % NaOCl (Aizenberg et al., 2005): *a* – наночастицы опала на поверхности поперечного скола спикулы (штрих = 500 нм); *b-g* – слои, выявленные травлением на поперечном сколе спикулы: *b* – (штрих = 1 мкм), *в* – (штрих = 10 мкм), *г* – (штрих = 25 мкм); *д* – объединение отдельных спикул в единый пучок (штрих = 20 мкм); *e* – поперечный скол спикулы губки *Triaxonida?* sp. 403, экз. ПИН, № 5311/12513, фрагмент (штрих = 15 мкм); верхний девон, среднефранкий подъярус, доманиковая свита; Тимано-Печорский бассейн, р. Доманик, карьер 2, обр. 5 (Афанасьева, 2000, 2007; Afanasieva et al., 2005).



(рис. 3,е), установленное на ископаемом материале (Афанасьева, 2000, 2007; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Каждый элемент скелета от элементарного кристаллита до слоев стенки раковины и всего скелета оказывается окруженным остаточной, неминерализованной органической матрицей. И чем крупнее структурный элемент скелета, тем толще и сложнее устроены обволакивающие его органические ламеллы, вплоть до очень сложных «чехлов» призм у моллюсков (Барсков, 1975, 1982, 1984; Голубев, 1981, 1987; Голубев, Голубев, 2009). Получается нечто аналогичное «кладке кирпичей», скрепленных цементом. Причем эта структура такова, что практическая прочность скелета во многом определяется энергией связи органического и минерального компонентов.

Подобное соотношение органической и минеральной составляющих скелета, вероятно, является именно тем «своеобразным инструментом борьбы за существование, страховкой против окаменения» (Белов, 1976, с. 287), необходимость существования которого у организмов предвидел известный кристаллограф Н.В. Белов. Он не занимался вопросами биоминерализации, но подчеркивал, что у организмов должен существовать механизм, обеспечивающий в нужный момент остановку процесса минерализации. Остаточная органическая матрица, относительное содержание которой в скелетах живых организмов обычно достигает 20–30 %, препятствует контакту и слиянию соседних минеральных единиц (Голубев, 1981). Эта остаточная, неминерализованная матрица, по-видимому, представляет собой «консервирующее» вещество, способствующее сохранению в латентном состоянии первичной структуры скелета в течение длительного геологического времени.

Кристаллографические исследования Р.В. Галиулина (1994, 1996) показали, что если внутренняя геометрия зародыша кристалла совпадает с геометрией пространства, в котором он растет, то структура некоторое время продолжает расти. Однако пространство, в частности, пространство органической матрицы скелетов, неоднородно, и для того, чтобы присоединить очередной атом, кристалл должен сначала подготовить для него место. В связи с этим в процессе роста кристалл меняет кривизну пространства (Кузьменков, 1977; Галиулин, 1994). Для роста кристалла достаточно, чтобы его структура была комбинаторно правильной. И «если бы эта комбинаторная правильность могла сохраниться, то ничто бы не помешало собрать всю Вселенную в один кристалл. Однако комбинаторная правильность неустойчива, она всегда скатывается к метрической правильности, которая уже несовместима с меняющейся кривизной пространства. В противоположность кристаллам живые организмы не столь детерминированы. Эта недетерминированность проявляется в виде мутаций, которые снимают напряжения, возникающие между растущей структурой и пространством. Но главное, чем жизнь отличается от кристалла – это непредсказуемость и обязательное присутствие элементов нерациональности» (Галиулин, 1996, с. 103–104).

## Структурные уровни организации скелета

Конечная форма и структурированность скелета являются результирующим итогом взаимодействия двух основных факторов: абиогенного и биогенного. Первичный гидратированный  $\text{SiO}_2$  поступает в клетку-организм радиолярий из морской воды. При этом в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Это пластичный и гибкий строительный материал, в изобилии предоставляемый гидро- и литосферой.

Глобулярный опал органической матрицы скелетов радиолярий можно рассматривать как генерацию  $\text{SiO}_2$ , сформировавшуюся в результате перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному. Процесс роста скелета в клетке радиолярий контролируется цитобиохимическими реакциями, управляемыми аппаратом Гольджи. Взаимодействие живых и минеральных систем не позволяет  $\text{SiO}_2$  в полной мере кристаллизоваться так, как это присуще ему в мире минералов.

Взаимодействие минерального и биогенного факторов проявляется на пяти уровнях: молекулярном, нано-, ультра-, микро- и макроуровнях (Афанасьева, Амон, 2006). Этот условный ряд построен в порядке возрастания размера частиц и структур скелета и, одновременно, в порядке возрастания эффекта биогенного фактора.

**Молекулярный уровень** почти целиком и полностью определяется характеристиками атомов Si и O и энергетических свойств связи Si–O. Благодаря кристаллохимическим свойствам  $\text{SiO}_2$  минеральное вещество всегда пространственно структурировано и ориентировано на молекулярном уровне в виде цепей, лент и слоев (рис. 4).

**Наноуровень** обуславливает возникновение первичных частиц – мицелл золя полимеризованной кремнекислоты. Важной особенностью этого уровня является то, что мицеллы способны к самопроизвольному росту и наращиванию молекулярного веса, а также к образованию сетчатых структур. На наноуровне сохраняется способность образования плоских и объемных форм  $\text{SiO}_2$ -золя.

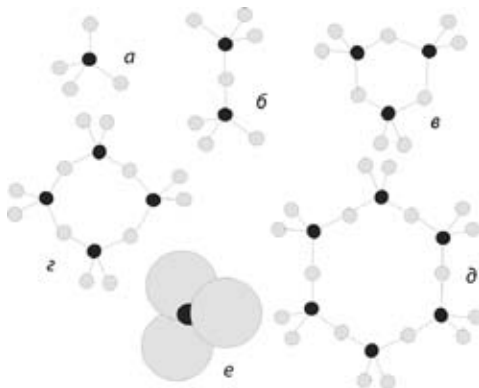


Рис. 4. Основной кремнекислородный тетраэдр  $[\text{SiO}_4]$  и сложные конечные группы из тетраэдров (Куколев, 1966): *a* –  $(\text{SiO}_4)^{4-}$ ; ортогруппа; *b* –  $(\text{Si}_2\text{O}_7)^{6-}$ ; диортогруппа; *c* –  $(\text{Si}_4\text{O}_{12})^{8-}$ ; *d* –  $(\text{Si}_6\text{O}_{12})^{12-}$ ; *e* – плотно упакованные тетраэдрические группы  $\text{O}^{2-}$  вокруг  $\text{Si}^{4+}$  в плотнейшей кубической упаковке; черным выделен атом кремния.

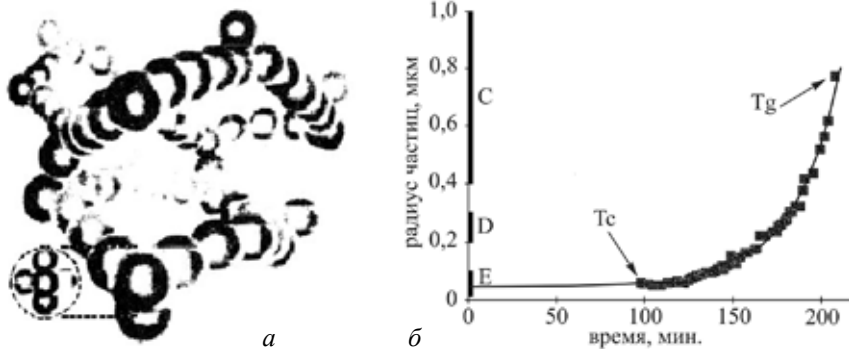


Рис. 5. Особенности процесса гелеобразования: *а* – электронная фотография цепочек, образующих структуру геля (Фрике, 1988); *б* – зависимость среднего радиуса частиц геля от времени (Попов, Тихонов, 1996):  $T_g$  – точка гелеобразования,  $T_c$  – критическая точка выхода реакции; C, D, E – размеры кристаллических единиц ультраструктуры кремневого скелета радиолярий (Афанасьева, 2000).

Роль биогенного фактора на наноуровне невелика и сводится, главным образом, к генетически предопределенному «выбору строительного материала». Этот материал потенциально «разрешает» формировать конечные скелетные конструкции любой формы.

**Ультрауровень** отражает начало формирования скелета радиолярий по заданной генетической программе. Оно отмечается с того момента, когда первичные глобулы геля (рис. 5) полимеризованной кремнекислоты размером 3–6 нм приобретают возможность образования сорбционного монослоя и попадают под контроль цитобиохимической среды. Первые шаги биоминерализации скелета радиолярий связаны с зарождением на гексагональных пластинах органической матрицы будущей раковины первичных глобул аморфного опала **Е** (рис. 5; 6,а). Глобулы **Е** постепенно группируются во все более крупные, иерархически соподчиненные, элементы ультраструктуры скелета **Д**, **С**, **В**, **А**, каждый из которых оказывается окруженным органическими ламеллами (рис. 6,б). Важно подчеркнуть матричную природу формирования скелета, поскольку процесс биоминерализации контролируется органической матрицей, что свойственно всем скелетным организмам (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

**Микроуровень** определяет формирование составляющих морфологических элементов структуры скелета, имеющих таксономическое значение. При этом структура первичного опала, возможно, лежит в основе формирования первичной четырехлучевой спиккулы радиолярий, т.е. наноуровень проявляется на микроуровне.

**Макроуровень** характеризует собственно весь скелет радиолярий. Именно этот уровень дает основания для построения классификационной схемы радиолярий на уровне высоких таксонов.

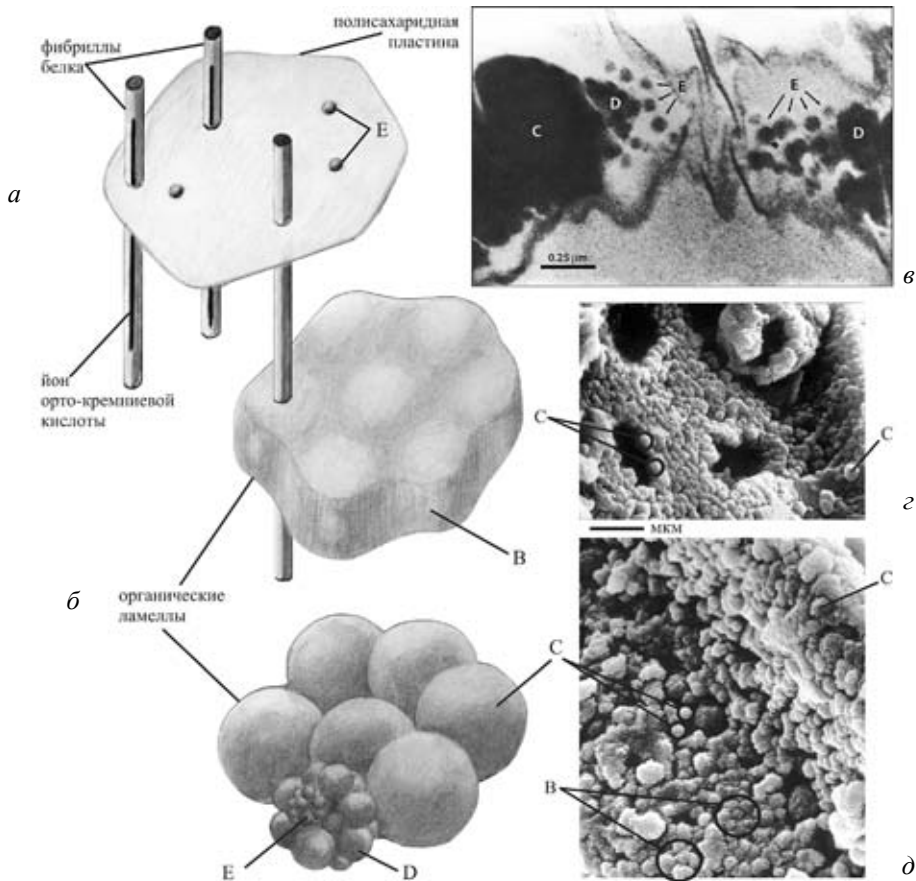


Рис. 6. Гипотетическая модель биоминерализации скелета радиолярий: а – начальная стадия биоминерализации скелетов (Голубев, 1987); б – иерархическое соподчинение ультраструктурных элементов В, С, D, Е (Афанасьева, 1990; Afanasieva, 1990); в – первичные глобулы опала на ультратонком срезе живых радиолярий в трансмиссионном электронном микроскопе (Anderson, 1981, fig. 13–14); г, д – агрегация глобул С в ультраструктурные единицы В на примере радиолярии *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston); обр. 5/41, экз. ПИН, № 5481/02504: г – штрих = 6 мкм, д – штрих = 2 мкм; Южный Урал, р. Урал, с. Донское; нижняя пермь, артинский ярус.

Ультра-, микро- и макроуровни характеризуются полным цитобиохимическим контролем организма. На этих уровнях кристаллохимическая сущность опала уступает место сущности другого рода, которую условно можно назвать «биологической». Начиная с ультрауровня опал, как исходный строительный материал, но уже в качестве биокристалла, превращается в элемент конструкции скелета, которая формируется организмом в соответствии с его собственными целями и задачами.

## Биоминерализация скелетов радиолярий

Физиологические и морфологические особенности скелетов радиолярий долгое время были областью гипотез и догадок в биологической литературе, хотя еще в 1887 г. Э. Геккель высказал общие соображения о способе построения скелетов радиолярий<sup>2</sup>: «Можно допустить, что скелеты образуются, главным образом, химической метаморфозой (минерализация, окремнение и пр.) псевдоподий и протоплазматической сети, особенно оправданной в случае астроидного скелета *Acantharia*, спонгоидного скелета *Spumellaria*, плектоидного скелета *Nassellaria*, канноидного скелета *Phaeodaria* и некоторых других типов. Однако при тщательном исследовании кажется более вероятным возникновение скелета не благодаря прямой химической метаморфозе протоплазмы, а секреции из нее, поскольку по мере того как растворенный скелетный материал (кварц, акантин) переходит из жидкого состояния в твердое, то он появляется не как внедренный в протоплазму, а как отложенный из нее. Тем не менее, следует помнить, что нельзя провести жесткую границу между этими двумя процессами» (Haeckel, 1887, p. 124).

Но это предложение не дискутировалось, поскольку экспериментальные исследования не проводились. И только спустя почти полвека П. Энрикес (Enriques, 1931) вновь сделал предположение, что окремнение скелета контролируется биологическими факторами.

Первые достоверные сведения о биоминерализации скелетов радиолярий были получены в 1971 г., когда Жан и Моника Кашон (Cachon, Cachon, 1971) обнаружили в эктоплазме живых радиолярий мелкие вакуоли со слоистыми мембранами, содержащими в межслойном пространстве кремнезем. При этом считалось, что сначала на мембранах появляются отдельные глобулы кремнезема размером 0.01–0.05 мкм, которые затем «сливаются» друг с другом, образуя скелет радиолярий.

Через 10 лет О.Р. Андерсон (Anderson, 1981, 1983) показал, что формирование скелетов современных полицистин начинается с образования органической матрицы будущего скелета (рис. 6,в). Она представляет собой органическую модель раковины, обуславливающую ее конечное строение и скульптуру.

---

<sup>2</sup>“It may indeed be assumed that these skeletons arise directly by a chemical metamorphosis (silicification, acanthinosis, etc.) of the pseudopodia and protoplasmic network; and this view seems especially justified in the case of the Astro-troid skeleton of the *Acantharia*, the Spongoid skeleton of the *Spumellaria*, the Plectoid skeleton of the *Nassellaria*, the Cannoid skeleton of the *Phaeodaria*, and several other types. On closer investigation, however, it appears yet more probable that the skeleton does not arise by direct chemical metamorphosis of the protoplasm, but by secretion from it; for when the dissolved skeletal material (silica, acanthin) passes from the fluid into the solid state, it does not appear as imbedded in the plasma, but as deposited from it. However, it must be borne in mind that a hard line of demarcation can scarcely, if at all, be drawn between these two processes” (Haeckel, 1887, p. 124).

В 1990 г. М.С. Афанасьева предложила гипотетическую модель биоминерализации и фоссилизации скелетов радиолярий, основанную на экспериментальных данных искусственного отжига скелетов (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

### **Допущения, необходимые для раскрытия процесса биоминерализации**

Для того чтобы представить гипотетическую модель биоминерализации и раскрыть последующие стадии преобразования скелетов радиолярий в процессе литогенеза, необходимо сделать следующие три допущения.

1. В последние годы большое внимание уделяется гелям. Они широко распространены в живой природе в виде биополимерных гелей. В гелевой системе происходит зародышеобразование и рост кристаллов (Демин, 1996; Ракин, 1996). Ярким примером такого минералообразования является опал – гель орто-кремниевой кислоты  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ .

Исследованиями К.Г. Попова и Н.А. Тихонова (1996) было показано, что если рассматривать гелеобразование как некий эволюционный процесс становления и развития структуры, то можно предположить существование нескольких критических точек, характеризующих переходы между различными структурами и определяющих резкие изменения в макроскопических параметрах геля (рис. 5).

Одной из них является «критическая точка выхода реакции». Размер золь в первые 100 минут формирования структурных фрагментов геля увеличивается незначительно. Но при достижении частицами золь размеров в несколько десятков нанометров скорость их роста ограничивается, и на первый план выходит образование цепочек, образующих структуру геля. На электронной фотографии аэросиликагеля (рис. 5,а), приведенной в работе Й. Фрике (1988), отчетливо видны цепочки, образующие структуру геля, с зольными частицами размером около 3 нм. Точка изменения скорости роста размера частиц и является «критической точкой выхода реакции» (Попов, Тихонов, 1996). И именно здесь начинается рост структурных фрагментов будущего геля, гидродинамический радиус которых описывается критической экспонентой (рис. 5,б).

Другая точка называется «точкой гелеобразования» (рис. 5,б). Она определяет момент установления макроскопической структуры и свидетельствует о качественных модификациях системы при ее количественных изменениях.

Если допустить, что таким же образом формируются  $\text{SiO}_2$ -золи в первичной органической матрице скелета радиолярий, то в определенной степени можно объяснить возникновение глобулярного опала – геля кремниевой кислоты, принимающего участие в строении скелетов радиолярий.

2. При лабораторных исследованиях структуры гидрозоль кремнезема Ю.П. Мельником с коллегами (1973) было установлено, что при разных значениях pH существенно меняется соотношение между коллоидной и

молекулярно-растворимой составляющей орто-кремниевой кислоты: в щелочной среде при pH 8.3–9.0 получается гидрозоль SiO<sub>2</sub> с преобладанием коллоидных глобулярных частиц размером 0.01–0.1 мкм.

Протоплазма большинства животных и растительных клеток содержит почти нейтральную смесь веществ кислого и основного характера (pH 7.0) (Вилли, 1968). Поэтому можно допустить, что из морской воды (pH 7.5–8.5) в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Затем ионы SiO<sub>2</sub>, по-видимому, поступают в особое органическое вещество матрицы, pH которого должно отражать слабощелочную среду, и где может происходить агрегация глобул опала. Поэтому глобулярный кремнезем скелетов радиолярий можно рассматривать как генерацию SiO<sub>2</sub>, сформировавшуюся в результате перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному (рис. 5). Наличие коллоидов – типичная черта биосферы, они широко распространены в структуре живого и минерального веществ поверхности Земли (Вернадский, 1987).

3. Детальное теоретическое и экспериментальное исследование органической матрицы было предпринято С.Н. Голубевым (1987) для известковых и кремневых скелетов различных организмов от цианобактерий *Mastigocladus* sp. до эукариот: полихеты *Serpula* sp., кремневые губки *Hyalospongia* sp., *Euplectella aspergilum*, скелеты членистоногих *Balanus* sp., раковины цефалопод *Sepia* sp. и *Nautilus* sp., бивальвия *Mytilus edule*, гастропода *Astrea rugosa*, брахиопода *Picthyris* sp., панцирь черепахи, ребро и мозговой песок человека. Он показал, что структура любой органической матрицы подобна трехмерной сетке, состоящей из вытянутых по вертикальной оси фибрилл белка и расположенной в горизонтальной плоскости системы полисахаридных эллиптических или гексагональных пластин длиной около 1.5 мкм (рис. 6,а).

Эти пластины образуются в аппарате Гольджи и при минерализации скелета входят в состав органической матрицы. При этом между органическим веществом полисахаридных пластин и минеральными частицами реализуется условие эпитакии, т. е. направленной минерализации одного вещества на поверхности другого при условии стереохимического соответствия двух веществ (по принципу «ключа и замка») (Голубев, 1987; Голубев, Голубев, 2009). Показано, что полисахариды прямо руководят (манипулируют) образованием гибридных нанокомпозитов кремнезема в процессах золь–гель (Shchipunov et al., 2005).

Таким образом, полисахаридные пластины участвуют в управлении первичной ориентации минеральных частиц и дальнейшем формировании скелета. Более того, существуют явные черты биофизической общности соответствующих механизмов биоминерализации от прокариот до человека, что показывает глубокое сходство процессов биоминерализации в

органическом мире. При этом биофизическое единообразие реализуется в нескольких химических вариантах, как по составу матриц, так и по составу минеральной части (Голубев, 1987; Голубев, Голубев, 2009).

Следовательно, можно допустить, что слоистые мембраны радиолярий, обнаруженные Жаном и Моникой Кашон (Cachon, Cachon, 1971) в вакуолях живых радиолярий, аналогичны гексагональным пластинам, которые были установлены Голубевым (Голубев, 1987) в известковых и кремневых скелетах различных биологических объектов: цианобактерий, брахиопод, панцире черепах (табл. I, фиг. 10–12).

### Гипотетическая модель биоминерализации скелета

Итак, исходя из сделанных допущений и на основании экспериментального и теоретического исследования скелетов современных и ископаемых радиолярий можно предположить следующую последовательность биоминерализации скелетов (рис. 6) (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

1. Процесс окремнения скелета, по-видимому, начинается с зарождения первичных глобул кремнезема **E** на полисахаридных гексагональных пластинах органической матрицы (рис. 6,а). При этом образование наименьших единиц ультраструктуры скелета **E** (0.01–0.15 мкм) в органической матрице будущего скелета отвечает «критической точке выхода реакции», т. е. именно той точке, где, согласно данным Попова и Тихонова (1996), начинается рост структурных фрагментов будущего геля  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$  (рис. 5,б).

Похожие глобулы были обнаружены Андерсоном (Anderson, 1981, фиг. 13–14) в трансмиссионном электронном микроскопе на ультратонком срезе живых радиолярий в виде округлых темных пятнышек размером около 0.08 мкм (рис. 6,в). Кроме того, по данным К.Р. Бьёрклунда и Р.М. Голла (Bjørklund, Goll, 1986), гладкая поверхность скелетов живых радиолярий образована тонким слоем эпивитриума, имеющего толщину около 0.75 мкм, который, вероятно, также состоит из первичных глобул опала **E**.

2. Следующий этап характеризуется первым объединением первичных глобул кремнезема **E** в более крупные единицы ультраструктуры скелета **D** (рис. 6,б). Формирование единиц **D** соответствует интервалу между двумя точками: «критической точкой выхода реакции» и «точкой гелеобразования» (рис. 5,б). В ультратонком срезе современных живых радиолярий (Bjørklund, Goll, 1986) и на поверхности ископаемых скелетов (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006) размер глобул **D** равняется 0.2–0.3 мкм (рис. 6,б).

Наблюдение в СЭМ скелетов раннепермских, артинских радиолярий *Biantactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) позволило выявить на поверхности фоссилизованных скелетов остатки глобул **D** в форме самых мелких зерен кремнезема размером 0.06–0.15 мкм (рис. 6,з, д) (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).



**Таблица 1.** Минеральные единицы ультраструктуры скелетов кокколитофорид, фораминифер и радиолярий (в мкм).

Минеральные единицы	Coccolithophorales	Foraminifera	Radiolaria		
	Голубев, 1981, 1987	Афанасьева, 1982	Cachon, Cachon, 1971	Anderson, 1981	Афанасьева, 1990
A	—	2–9	—	—	3–8
B	~ 1.5	0.6–2	—	—	1–3
C	—	0.2–0.6	—	0.5–0.08	0.4–1
D	—	0.6 x 0.6 x 0.05	—	0.2–0.3	0.2–0.3
E	0.01–0.05	—	0.01–0.05	0.08	0.06–0.15

3. Далее происходит объединение отдельных глобул **D** в более крупные единицы ультраструктуры – глобулы **C**, размером от 0.4 до 1 мкм (рис. 6,б-д). Эта модификация скелета, по-видимому, связана с собственно «точной гелеобразования» (рис. 5,б). При относительно медленном окремнении скелета современных радиолярий отмечено заполнение первичными глобулами **E** промежутков между глобулами **C** (рис. 6,в) (Anderson, 1981, фиг. 13–14).

У раннепермских радиолярий fossilizированные глобулы кремнезема **C** хорошо видны на поверхности и на ребрах скелета *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (рис. 6,з, д). При этом можно часто видеть, что глобулы **C** объединяют глобулы **D**. Кроме того, на внутренней поверхности пор обнаружен слой толщиной около 0.6 мкм, составляющий стенку скелета и соизмеримый с величиной глобул **C** (рис. 6,з).

4. Дальнейшая реализация процесса минерализации выражается в агрегации глобул кремнезема **C** в ультраструктурные единицы **B**, представляющие собой изометрические таблички, часто напоминающие по абрису очертание шестигранника (рис. 6,б). Диаметр табличек **B** изменяется от 1 до 3 мкм при толщине, равной величине глобул **C** (0.4–1 мкм). Структурные единицы **B** установлены на поверхности скелетов раннепермских *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (рис. 6,д). Они соизмеримы с гексагональными полисахаридными пластинами (рис. 6,а), и их форма, вероятно, является производной от «управляемой» биоминерализации скелета.

5. Самые крупные элементы ультраструктуры скелета **A** (3–10 мкм в диаметре) были выделены при термической обработке скелетов<sup>3</sup> ранне-

<sup>3</sup> Подробно вопросы fossilизации и экспериментального исследования органической и минеральной составляющих скелетов современных и ископаемых радиолярий рассмотрены в работах: Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2006, и в статье Афанасьева, Амон «Fossilизация скелетов радиолярий» настоящего сборника.

пермских *Ruzhencevispongi plumatus* Nazarov et Ormiston, растрескавшихся по их границам (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2006).

Теоретически ультраструктурные единицы **A** объединяют в иерархической последовательности все перечисленные выше единицы **B, C, D, E**. Установленные в скелетах радиолярий ультраструктурные единицы **A, B, C, D, E** по своим размерам и функциональному значению хорошо сопоставляются с аналогичными минеральными единицами фораминифер и кокколитофорид (табл. 1). Это подтверждает положение о том, что основные закономерности биоминерализации едины для всех представителей органического мира.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В настоящее время является общепризнанным положение о существовании иерархически соподчиненных структурных единицах в скелетах всех представителей органического мира от протистов до позвоночных животных. Процесс формирования любого скелета контролируется посредством заранее образованной органической матрицы, являющейся «слепком» будущей раковины и обеспечивающей ее развитие как единого твердого образования за счет взаимодействия органического и минерального компонентов скелета.

2. Конечная форма и структурированность скелета являются результатом взаимодействия двух основных факторов: абиогенного и биогенного, что не позволяет  $\text{SiO}_2$  и  $\text{CaCO}_3$  в полной мере кристаллизоваться так, как это присуще им в мире минералов.

3. Исследование органической и минеральной составляющих скелетов радиолярий и фораминифер позволило построить гипотетическую модель биоминерализации скелетов. Биоминерализация известковых скелетов Foraminifera и кремневых скелетов Radiolaria начинается с появления в органической матрице будущей раковины первичных кристаллических единиц, группирующихся во все более крупные, иерархически соподчиненные, элементы ультраструктуры скелета. При этом каждый элемент скелета, от элементарного кристаллита до слоев стенки раковины и всего скелета, оказывается окруженным остаточной, неминерализованной органической матрицей.

4. Первичный гидратированный  $\text{SiO}_2$  поступает в клетку-организм радиолярий из морской воды. При этом в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Глобулярный опал органической матрицы скелетов радиолярий можно рассматривать как генерацию  $\text{SiO}_2$ , сформировавшуюся в результате перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному. Процесс роста скелета в клетке радиолярий контролируется цитобиохимическими реакциями, управляемыми аппаратом Гольджи.

5. Взаимодействие минерального и биогенного факторов проявляется на пяти уровнях: молекулярном, нано-, ультра-, микро- и макроуровнях. Этот условный ряд построен в порядке возрастания размера частиц и структур скелета и, одновременно, в порядке возрастания эффекта биогенного фактора.

6. Ультра-, микро- и макроуровни характеризуются полным цитобиохимическим контролем организма. На этих уровнях кристаллохимическая сущность опала уступает место сущности другого рода, которую условно можно назвать «биологической». Начиная с ультрауровня опал, как исходный строительный материал, но уже в качестве биокристалла, превращается в элемент конструкции скелета.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М.С.* 1982. Структурные элементы стенки раковин булимид (фораминиферы) // Палеонтол. журн. № 4. С. 14–20.
- Афанасьева М.С.* 1990. Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. № 1. С. 28–38.
- Афанасьева М.С.* 2000. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир. 480 с.
- Афанасьева М.С.* 2007. Скелет радиолярий: морфология игл, внутреннего каркаса и первичной внутренней сферы // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–14.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2006. Радиолярии. М.: ПИН РАН. 320 с.
- Афанасьева М.С., Вишневская В.С.* 1992. Возможные причины появления кремневого скелета радиолярий // Докл. АН. Т. 325. № 3. С. 590–596.
- Барсков И.С.* 1975. Биохимические и микроструктурные методы в палеонтологии // Итоги науки и техники. Сер. Стратиграфия. Палеонтология. Т. 6. Биохимические методы в палеонтологии и древнейшие следы жизни на земле. М.: Наука. С. 5–59.
- Барсков И.С.* 1982. Биоминерализация и эволюция // Палеонтол. журн. № 4. С. 5–13.
- Барсков И.С.* 1984. Палеонтологические аспекты биоминерализации // Докл. XVII МГК. Т. 2. Секц. С.02. Палеонтология. М.: Наука. С. 61–66.
- Белов Н.В.* 1976. Очерки по структурной минералогии. М.: Наука. 344 с.
- Вернадский В.И.* 1987. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. Изд. 2. М.: Наука. 340 с.
- Вилли К.* 1968. Биология. М.: Мир. 808 с.
- Галушин Р.В.* 1994. Идеальные кристаллы в пространствах постоянной кривизны // Кристаллография. Т. 39. № 4. С. 581–585.

- Галиулин Р.В.* 1996. Как жизнь спасает Вселенную от минерализации // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 103–104.
- Голубев С.Н.* 1981. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука. 164 с.
- Голубев С.Н.* 1987. Минеральные кристаллы внутри организмов и их роль в происхождении жизни // Журн. общ. биол. Т. 48. № 6. С. 784–806.
- Голубев С.Н., Голубев С.С.* 2009. Взгляд на физический микромир с позиций биолога. Владивосток: Дальнаука. 245 с.
- Демин Ф.И.* 1996. Исследование процессов гелеобразования и зародышеобразования методом оптического (рэлеевского) рассеяния // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 22–23.
- Догель В.А.* 1950. Новые данные по филогении радиолярий // Зоол. журн. Т. 29. Вып. 6. С. 562–565.
- Кузьменков Л.С.* 1977. Рост структур с сохранением их подобия. Теория А.А. Власова. Процессы реального кристаллообразования. М.: Наука. С. 227.
- Лоуэнстам Х.* 1984. Процессы и продукты биоминерализации и эволюция биоминерализации // Докл. XVII МГК. Т. 2. Секц. С.02. Палеонтология. М.: Наука. 1984. С. 51–56.
- Мельник Ю.П., Дроздовская А.А., Воробьева К.А.* 1973. Новые экспериментальные и расчетные данные об условиях отложений докембрийских железо-кремнистых осадков // Геол. журн. Т. 33. Вып. 2. С. 12–23.
- Микрюков К.А.* 2000. Современное состояние системы саркодовых // Радиоляриология на рубеже тысячелетий: итоги и перспективы. Мат-лы 11 семинара по радиоляриям. СПб–М. С. 46–47.
- Мутвей Г.* 1984. Ультроструктурное исследование перламутра моллюсков // Докл. XVII МГК, Т. 2. Секц. С. 02. Палеонтология. М.: Наука. С. 56–61.
- Петрушевская М.Г.* 1981. Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана (Определитель по фауне СССР). Л.: ЗИН АН СССР. Вып. 128. 406 с.
- Попов К.Г., Тихонов Н.А.* 1996. Особенности процесса гелеобразования в окрестности критической точки выхода реакции // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 12–14.
- Ракин В.И.* 1996. Самоорганизация гелевой системы кристаллообразования // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 11–12.
- Решетняк В.В.* 1966. Глубоководные радиолярии Phaeodaria северо-западной части Тихого океана. Фауна СССР. Радиолярии. М.–Л.: Наука. 208 с.
- Розанов А.Ю.* 1989. Эволюция биосферы и скелетизация // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. М.: Наука. С. 18–27.

- Соколов Б.С. 1976. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации // Вестник АН СССР. № 1. С. 126–143.
- Фрике Й. 1988. Аэрогели // В мире науки. № 7. С. 50–56.
- Юшкин Н.П. 1996. Концепция углеводородной кристаллизации жизни // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 73–75.
- Afanasiyeva M.S. 1990. Experimental Evidence for Changes during Fossilization of Radiolarian Tests and Implications for a Model of Biomineralizations // Marine micropaleontol. № 15. P. 233–248.
- Afanasiyeva M.S. 2006. Biomineralization and development of radiolarian skeletons // Environmental micropaleontology, microbiology and meiobenthology. V. 3. P. 1–30.
- Afanasiyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. 2005. Radiolarians in the geological record // Paleontol. j. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
- Aizenberg J., Weaver J.C., Thanawala M.S. et al. 2005. Skeleton of Euplectella sp.: Structural Hierarchy from the Nanoscale to the Macroscale // Science. V. 309. P. 275–278.
- Anderson O.R. 1981. Radiolarian fine structure and silica deposition / Silicon and siliceous structures in biological systems. Eds T.L. Simpson, B.E. Volcani. N-Y: Springer-Verlag, P. 347–380.
- Anderson O.R. 1983. Radiolaria. N-Y: Springer-Verlag. 450 p.
- Angell R.W. 1967. The test structure and composition of the foraminifer Rosalina floridana // J. Protozool. V. 14. P. 299–307.
- Bellemo S. 1974. The compound and intermediate wall structures in Cibicidinae (Foraminifera) with remarks on the radial and granular wall structures // Bull. geol. inst. univ. Uppsala. New ser. V. 6. P. 1–11.
- Björklund K.R., Goll R.M. 1986. Final stages of skeletogenesis and early stages of disintegration for modern polycystine radiolarian // Marine Micropaleontol. V. 11. № 1–3. P. 171–184.
- Brandt K. 1881. Untersuchungen an Radiolarien // Monatsberichte der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. S. 388–404.
- Cachon J., Cachon M. 1971. Recherches sur le métabolisme de la silice chez les Radiolaires. Absorption et excretion // C. r. Acad. Sci. Paris. Gr. 12. T. 272. P. 1652–1654.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al. 2001. Radiolarians in the sedimentary record. Amsterdam: Gordon and Breach sci. publ. 533 p.
- Enriques P. 1931. Formazione e sviluppo dello scheletro siliceo nei radiolari // Boll. soc. Ital. biol. sperimentale. V. 6(4). P. 350–356.
- Haeckel E. 1862. Die Radiolarien (Rhizopoda radiata). Eine Monogr. Berlin. 572 s.
- Haeckel E. 1887. Report on the Radiolaria collected by H.M.S. „Challenger“ during the years 1873–1876 // Rep. sci. res. voyage H.M.S. Challenger. Zoology. Edinburgh. V. 18. S. 1–1803.
- Hansen H.J. 1970. Electron-microscopical studies of the ultrastructures of some perforate calcite radiate and granulate Foraminifera // Biologiske skrifter, Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. V. 7. № 2. P. 3–16.

- Hertwig R.* 1876. Zur Histologie der Radiolarien. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Sphaerzoiden und Thalassicolliden. Leipzig. 91 s.
- Hertwig R.* 1879. Der Organismus der Radiolarien. Jena. 149 s.
- Hollande A., Martoja R.* 1974. Identification du cristalloïde des isospores de radiolaires à un cristal de celestite (SrSO<sub>4</sub>). Détermination de la constitution du cristalloïde par voie cytochimique et à l'aide de la microsonde électronique et du microanalyseur par émission ionique secondaire // *Protistologica*. T. 10. Fasc. 6. P. 603–609.
- Hurd D.C., Takahashi K.* 1981. On the estimation of minimum mechanical lost during an in situ biogenic silica dissolution experiment // *Marine micropaleontol.* 1981. № 6. P. 169–182.
- Lowenstam H.* 1981. Minerals formed by organisms // *Science*. V. 221. № 4487. P. 1126–1131.
- Müller J.* 1858. Über die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres // *Abh. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*. S. 1–62.
- Shchipunov Yu.A., Kojima A., Imae T.* 2005. Polysaccharides as a template for silicate generated by sol–gel processes // *J. colloid interface sci.* V. 285. P. 374–380.
- Takahashi K., Anderson O.R.* 2002. Class Phaeodaria / The 2 illustrated guide to the Protozoa. Eds J.J. Lee, G.F. Leedale, P. Bradbury. Soc. Protozoologists. Lawrence, Kansas. P. 981–994.
- Takahashi K., Honjo S.* 1981. Sinking speed, residence time and dissolution of radiolarian // *Geol. soc. amer. proc.* V. 13(17). P. 564.

## **BIOMINERALIZATION OF RADIOLARIAN SKELETONS**

**M.S. Afanasieva, E.O. Amon**

Questions of radiolarian skeleton biomineralization are analyzed. The development of any skeleton is controlled by the previously formed organic matrix which serves as a cast or mould of the shell to be formed, and which determines its development as a single structure through interactions of the organic and mineral skeletal components, and by delineating the space within which the opal- or calcium-binding matrix is formed. Research on the organic and mineral constituents of foraminiferal and radiolarian skeletons provide a basis for the development of a hypothetical model of skeletal biomineralization. It begins with the appearance of small primary calcitic crystallites in the foraminiferal shell, and with the appearance of dense primary opal globules in the developing radiolarian skeleton; these particles are then deposited within an organic matrix enclosed by a living cytoplasmic envelope (the cytotakymma). These primary biomineral particles are progressively grouped within hierarchically interrelated ultrastructural skeletal units E, D, C, B, A. The interaction of the mineral and biogenic factors occurs at five levels: molecular, nano-, ultra-, micro-, and macrolevels.

*Key words:* Radiolaria, Foraminifera, biomineralization, organic matrix, ultrastructural units A, B, C, D, E, structural levels.

## Объяснение таблицы I

Кристаллические единицы ультраструктуры стенки раковин фораминифер (1–9) и полисахаридные пластины (10–12)

Фиг. 1. *Bolinina dilitata* Reuss, 1850, экз. МГУ, № 229/051-088 (ТЭМ, штрих = 1 мкм); квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм; Средиземное море, Мальтийский пролив, гл. 400 м, станция 13, инт. 150-160 см; травление 20 минут в 10 % КОН, наружная поверхность средней части раковины, кристаллические единицы А.

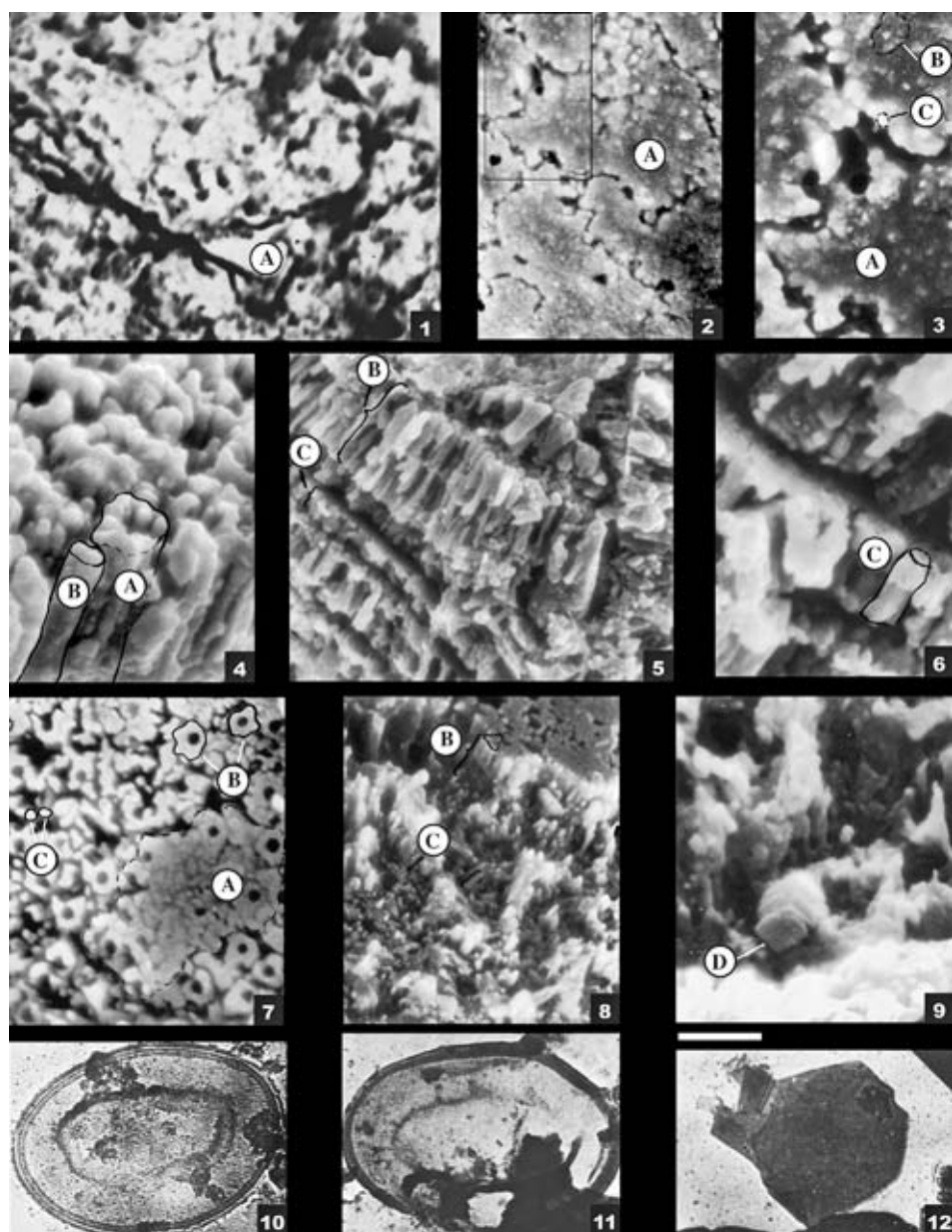
Фиг. 2, 3, 9. *Uvigerina mediterranea* Hofker, 1932; Тирренское море, гл. 770 м, станция 25: 2, 3 – экз. МГУ, № 229/062-048, квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм, инт. 140-150 см, травление 20 минут в 10% КОН, наружная поверхность средней части раковины, кристаллические единицы А, В, С: 2 – (штрих = 10 мкм); 3 – деталь (штрих = 5 мкм); 9 – экз. МГУ, № 229/062-050, квартал, голоцен, инт. 100-110 см, травление 40 минут в 10 % КОН, наружная поверхность средней части раковины, кристаллические единицы D (штрих = 2 мкм).

Фиг. 4, 8. *Bulimina marginata* d'Orbigny, 1826; квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм; Средиземное море, залив Сидра, гл. 1000 м, станция 4: 4 – экз. МГУ, № 229/173-013, инт. 200-210 см, травление 20 минут в 10 % КОН, наружная поверхность и скол стенки последней восьмой камеры, кристаллические единицы А, В, (штрих = 5 мкм); 8 – экз. МГУ, № 229/173-012, инт. 160-170 см, травление 40 минут в 10 % КОН, наружная поверхность дистальной части раковины, кристаллические единицы В, С (штрих = 15 мкм).

Фиг. 5–7. *Bulimina gibba* Fornasini, 1902; квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм; Средиземное море, Лионский залив, гл. 260 м, станция 24: 5, 6 – экз. МГУ, № 229/126-016, инт. 53-55 см, травление 20 минут в 10 % КОН, скол стенки в месте соединения начальной и четвертой камеры, кристаллические единицы В, С: 5 – (штрих = 15 мкм), 6 – деталь, кристаллические единицы С (штрих = 5 мкм); 7 – экз. МГУ, № 229/126-018, инт. 60–62 см, травление 40 минут в 10 % КОН, средняя часть раковины, поверхность дополнительного слоя, кристаллические единицы А, В, С (штрих = 5 мкм).

Фиг. 10–12. Полисахаридные пластины (фотографии любезно предоставлены С.Н. Голубевым): 10 – цианобактерия *Mastigocladus* sp. (ТЕМ, штрих = 0.4 мкм); 11 – брахиопода *Picthothyris* sp. (ТЭМ, штрих = 0.4 мкм); 12 – панцирь черепахи (ТЭМ, штрих = 1.4 мкм).

Таблица I





УДК 563.14:56.012

## **ФОССИЛИЗАЦИЯ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ**

© 2014 М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
afanasieva@paleo.ru, amon@paleo.ru*

Анализируются вопросы фоссилизации скелетов радиолярий. Полная деструкция первичной органической матрицы скелета и различные условия литогенеза, с одной стороны, вызывают распад скелетов на отдельные составляющие, а с другой – благоприятствуют срастанию соседних минеральных единиц и реализации «стремления» кремнезема к структурному совершенству в последовательном ряду: глобулярный опал → опал-СТ → низкотемпературный тридимит → низкотемпературный кварц. Процесс трансформации глобулярного опала в опал-СТ и кварц контролируется температурой и временем, что позволяет судить о соответствующих условиях постседиментационных процессов: седиментогенез → диагенез → ранний катагенез → поздний катагенез. Большое внимание уделено явлению пиритизации скелетов в условиях сероводородного заражения. Показано вторичное замещение кремнезема в скелетах радиолярий иными минералами.

*Ключевые слова:* Radiolaria, фоссилизация, вторичное замещение кремнезема, пиритизация, этапы литогенеза.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Широко распространенная в литосфере минеральная трансформация «органогенный опал → кварц» происходит, преимущественно, в твердой фазе. Скорость преобразования кремнезема различного генезиса в значительной мере зависит как от температуры, так и от условий захоронения, в том числе от потери воды органической матрицы скелетов, тектоники региона, вулканической деятельности, химизма среды. Но, по мнению ряда

исследователей, для открытых геологических систем наиболее актуальным является не температурный параметр, а геологическое время (Химичева, Плюснина, 1989).

Параметр геологического времени неоспорим при рассмотрении трансформации кремнезема химического генезиса. Однако при изучении изменения кремнезема в скелетах организмов данное правило «не работает» или соблюдается не всегда, ибо встречаются прекрасно сохранившиеся «древние» скелеты радиолярий с первично-глобулярной структурой скелета в палеозойских отложениях (Афанасьева, 1990, 2000) и «молодые» сильно изменившиеся раковины, вплоть до полного уничтожения первичной структуры скелетов, в кварцевой зоне эоцена (Витухин, 1990).

С другой стороны, хорошо известно, что кварц является «геологическим термометром» позволяющим судить о температуре природного процесса минералообразования. Для этого используются полиморфные превращения кремнекислоты, которая при температуре ниже 575 °С и при давлении 1 атм в гидротермальных жилах кристаллизуется в виде низкотемпературного тригонального кварца, образующего длинновытянутые кристаллы, а при более высоких температурах образуется высокотемпературный гексагональный кварц (кварц большинства магматических пород).

Вместе с тем, настоящая прижизненная кристаллизация кремнезема (подобно формированию кварца в минеральном мире) в скелетах радиолярий невозможна, т. к. межглобулярная органическая матрица сдерживает рост кристаллов<sup>1</sup>. Поэтому при изучении измененных скелетов радиолярий однозначно выявляется связь между постседиментационными стадиями преобразования кремнезема и палеотемпературами. И поскольку процесс изменения кремнезема в последовательном ряду: глобулярный опал → опал-СТ → тридимит → кварц, обратного движения не имеет, то каждая модификация кремнезема скелетов отражает максимальные значения термобарического влияния на породу в постседиментационных условиях.

Таким образом, ускорение процессов трансформации кремнезема за счет давления и температур с учетом параметра геологического времени, безусловно, имеет место в кремневых объектах любого генезиса. На этом основано наше утверждение о приуроченности скелетов радиолярий с полностью измененной структурой скелета (вплоть до кристаллов кварца) к зонам катагенеза и метаморфизма.

---

<sup>1</sup> Подробно вопросы биоминерализации скелетов радиолярий рассмотрены в работах: Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2006, и в статье Афанасьева, Амон «Биоминерализация скелетов радиолярий» настоящего сборника.

## МОДЕЛЬ ФОССИЛИЗАЦИИ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ

Сохранение и разрушение скелетов радиолярий в ископаемом состоянии связано с изменением характера взаимоотношений органической и минеральной составляющей скелета. Переход скелетов живых организмов в ископаемое состояние представляет собой непрерывный процесс, зависящий от геологической обстановки.

На избирательную сохранность скелетов радиолярий влияют фактор перехода скелета из водной среды в донный осадок и дальнейшие процессы литогенеза, которые продолжаются в течение всего времени пребывания фоссилий сначала в составе донных осадков на стадии седиментогенеза, затем в литифицированных отложениях периода диагенеза и вплоть до физико-химически измененных пород этапов катагенеза (Кеннетт, 1987; Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Причина подобного явления заключается, по-видимому, в изменении характера взаимоотношений органического и минерального компонентов в процессе фоссилизации скелета.

Постепенное преобразование остаточной органической матрицы сопровождается, с одной стороны, ее полной деструкцией и, как следствие, распадом скелетов на отдельные структурные элементы, а с другой – дублированием, обугливанием органических ламелл, увеличивающим прочность раковин. При этом из сложной конструкции проводящих каналов измененная органическая матрица превращается в систему разграничивающих ламелл, удельный вес которых в объеме фоссилизированного скелета не превышает 1 % (Голубев, 1981).

Дальнейшее практически полное разрушение обугленных ламелл благоприятствует срастанию соседних мелких минеральных единиц в более крупные, что отвечает, вероятно, твердофазному диффузионному процессу (Голубев, 1981), происходившему в условиях повышенных температур и давления в течение длительного периода геологического времени. Однако это обстоятельство совершенно не учитывается и не отмечается при палеонтологическом изучении органических остатков.

Полная деструкция первичной органической матрицы скелета и различные условия литогенеза, с одной стороны, вызывают распад скелетов на отдельные составляющие, а с другой – благоприятствуют срастанию соседних минеральных единиц и реализации «стремления» кремнезема к структурному совершенству в последовательном ряду: глобулярный опал → опал-СТ → низкотемпературный тридимит → низкотемпературный кварц (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Bohrmann et al., 1994; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Процесс трансформаций глобулярного опала в опал-СТ и кварц контролируется температурой и временем (табл. 1). Для полной трансформации глобулярного опала в

**Таблица 1.** Трансформация кремнезема в скелетах радиолярий и постседиментационные условия преобразования осадочных пород

Модификации кремнезема в скелетах радиолярий и палеотемпературы		Стадии литогенеза	
глобулярный опал	+20°C	седиментогенез	
опал-СТ	+40°C	диагенез	
		+30°C	
призматический низкотемпературный тридимит	+120°C	катагенез	ранний
			+50°C
			+100°C
дипирамидально-призматический низкотемпературный кварц	> +180°C		поздний
			+150°C
			> +200°C

кварц необходимо 30–40 млн. лет в зонах с высокой степенью седиментации и 60–70 млн. лет в зонах со средней степенью (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; De Wever et al., 1994; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Трансформация кремнезема в скелетах радиолярий на стадиях диагенеза и катагенеза позволяет судить о постседиментационных условиях преобразования осадочных пород (табл. 1).

Скелетные остатки организмов в процессе фоссилизации постоянно находятся под воздействием температуры, давления и времени. Теоретически и экспериментально установлено (Сеньковский, 1977; Голубев, 1981; Логвиненко, Орлова, 1987; Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Архипенко и др., 1996; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006), что интенсивность изменений минералов в осадочных породах и скелетных остатках организмов, при прочих равных условиях, зависит от длительности геологических процессов: даже самые незначительные изменения минеральной составляющей скелетов, происходящие с ничтожной скоростью, если они продолжаются достаточно долго (в геологическом масштабе времени), могут привести к ощутимым результатам. С другой стороны, те же изменения минералов могут проявиться при кратковременном, но сильном воздействии температур: согласно эмпирическому правилу Вант-Гоффа, повышение температуры системы на 10 °C увеличивает скорость протекания реакции в 2–4 раза (Киреев, 1951).

Для сравнения прочности скелетов современных и позднепалеозойских радиолярий и с целью примерного моделирования начальных стадий вторичного изменения скелетов был использован метод высокотемпературного отжига. Отжиг в некоторой степени моделирует изменения, которые могли происходить в процессе фоссилизации скелетов в геологическом масштабе времени (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Отжиг, т. е. высокотемпературное прокаливание скелетов радиолярий, проводился: 1) на воздухе при температуре около 500 °С в течение 48 ч, на подложке из стандартного кварцевого лабораторного стекла; 2) в муфельной печи при температуре около 1000 °С в течение 25 ч, в стандартных лабораторных тиглях.

### **Седиментогенез**

Вторичное преобразование скелетов радиолярий в естественных условиях и при искусственном отжиге может быть связано с нарушением характера взаимоотношения органической и минеральной составляющих скелета. Эти изменения начинаются с разрушения самых тонких органических ламелл, окружающих наименьшие структурные элементы скелета.

Остаточная, неминерализованная, органическая матрица, по-видимому, представляла собой «консервирующее» вещество, способствовавшее сохранению в латентном состоянии первичной структуры рентгено-аморфного опала в течение стадии седиментогенеза при температурах не более 20 °С и на глубинах недр земли до 1000 м (Мельник и др., 1973; Сеньковский, 1977; Голубев, 1981, 1987; Вассоевич, 1986, 1990; Логвиненко, Орлова, 1987).

После смерти организма и распада цитоплазмы клетки нефоссилизированные раковины радиолярий сохранили свою форму только благодаря «цементации» глобул кремнезема органическими ламеллами, которые препятствовали контакту и слиянию соседних минеральных единиц (табл. I).

### **Диагенез**

Глобулярный аморфный опал раковин радиолярий, находящийся в латентном состоянии в период седиментогенеза, трансформируется в глобулярный опал-СТ в процессе диагенеза. Повышение температуры недр (на глубинах 1000–1500 м) в течение диагенеза до 20–40 °С в совокупности с длительным периодом геологического времени, вероятно, способствовало началу изменения остаточной органической матрицы, находившейся в достаточно инертном состоянии при температурах до 20 °С.

Вторичное преобразование скелетов радиолярий в естественных условиях и при искусственном отжиге может быть связано именно с нарушением характера взаимоотношения органической и минеральной составляющих скелета. Эти изменения начинаются с разрушения самых тонких органических ламелл, окружающих наименьшие структурные элементы скелета. Поверхностный тонкий слой эпривитриума начинает разрушаться

первым, обнажая более крупнозернистую поверхность скелетов (Bjørklund, Goll, 1986). Примером этому могут служить радиолярии из естественных верхнепалеозойских обнажений, отличающиеся хорошо сохранившейся глобулярной структурой скелетов (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006) (табл. I, фиг. 1–4; табл. II, фиг. 1–4; табл. III, фиг. 1–5).

В результате искусственного отжига (25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях при температуре 1000 °С) скелетов современных радиолярий *Heliodiscus asteriscus* Haeckel, *Dictyocoryne profunda* Ehrenberg и *Spongaster tetras* Ehrenberg произошло расширение пор скелетов и отделение слоев с наружной поверхности скелета, что привело к истончению его стенок (табл. IV, фиг. 3–5; табл. V, фиг. 3–5, 9–11). С этим же, по-видимому, связано явление, когда в сходных условиях тонкостенные мелкие раковины разрушаются, а у крупных скелетов наблюдается только изменение характера скульптуры.

### Ранний катагенез

На ранней стадии катагенеза в условиях повышения температур от 40 до 120 °С в недрах земли на глубинах 1500-4000 м может происходить преобразование биогенного глобулярного опала-СТ скелетов радиолярий в призматические таблички низкотемпературного тридимита (Сеньковский, 1977; Вассоевич, 1986, 1990; Логвиненко, Орлова, 1987). Данное явление, по-видимому, обусловлено изначальным присутствием в сложной структуре органической матрицы полисахаридных пластин<sup>2</sup>. Гексагональное очертание этих пластин и система их вертикального расположения, перекликающаяся с характером чередования слоев в упаковке тридимита, вероятно, способствует образованию таблитчатых элементов ультраструктуры скелета **В**, которые, в свою очередь, в условиях повышенных температур ранней стадии катагенеза могут трансформироваться в призматические таблички низкотемпературного тридимита (табл. II, фиг. 5, 6).

Эмпирических данных о последовательных стадиях фоссилизации любых скелетных остатков просто не существует. Однако при длительном отжиге (48 часов) при температуре 500°С на подложке из лабораторного кварцевого стекла наблюдалась вторичная кристаллизация части скелетов современных *Heliodiscus echiniscus* Haeckel (табл. IV, фиг. 9–11) и раннепермских *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (табл. II, фиг. 5–8). Первичный глобулярный опал и опал-тридимит скелетов этих радиолярий был вторично замещен призматическими табличками низкотемпературного тридимита.

Нахождение в естественных отложениях позднепалеозойского возраста раскристаллизованных скелетов радиолярий подтвердило эксперимен-

---

<sup>2</sup> См. сноску 1.

тальные данные. Сравнительный анализ раннепермских *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston), *Ruzhencevispongus plumatus* Nazarov et Ormiston, *Copicyntra acilaxa* Nazarov и раннекаменноугольных представителей рода *Caspiaza* (*C. aculeata* Afanasieva, *C. urceus* Afanasieva) из верхнепалеозойских отложений северного борта Прикаспийской впадины и естественных обнажений Южного Урала и Тянь-Шаня показало существенные отличия в характере и степени сохранности их скелетов. Радиолярии из естественных обнажений, характеризующих стадию диагенеза, имеют, как правило, раковину с хорошо сохранившейся глобулярной структурой скелета (табл. I, фиг. 1–4; табл. II, фиг. 1–4; табл. III, фиг. 1–5). Плохая сохранность скелетов радиолярий, отобранных из верхнепалеозойских отложений Северного Прикаспия с глубин 3000–4000 м, связана, скорее всего, со вторичными изменениями структуры скелетов в условиях ранней стадии катагенеза (табл. I, фиг. 5–8).

### Поздний катагенез

Дальнейшая трансформация призматического низкотемпературного тридимита в структурно более совершенные дипирамидально-призматические кристаллы низкотемпературного кварца, возможно, происходила в течение поздней стадии катагенеза при температурах выше 120 °С, т.е. за порогом устойчивости низкотемпературного тридимита, что наблюдается в естественных условиях в недрах Земли на глубинах более 4000 м (Сеньковский, 1977; Вассоевич, 1986, 1990; Логвиненко, Орлова, 1987) или в результате метаморфизма древних отложений в зонах глубинных разломов (Braun, Amon, 1991; Афанасьева, Амон, 2012, 2013).

В постседментационных процессах литогенеза в течение длительного геологического времени (сотни миллионы лет) радиолярии перестают вести себя как представители биосферы (органическая матрица их скелетов к этому времени уже давно разрушена) и становятся объектами литосферы. В условиях диагенеза и катагенеза скелет может быть полностью растворен (выщелочен) или подвергнуться перекристаллизации, или метасоматозу.

Удручающе плохая сохранность и перекристаллизация скелетов вплоть до образования удлинённых дипирамидально-призматических кристаллов низкотемпературного кварца является отличительной особенностью радиолярий девона из зоны зеленокаменного метаморфизма Южного Урала и Западных Мугоджар (Афанасьева, Амон, 2013) и каменноугольных–раннепермских радиолярий из кернов скважин глубокого бурения Северного Прикаспия (глубины 4000–6000 м) (табл. I, фиг. 9–12) (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Габитус кристаллов кварца определяется шестигранной призмой и двумя ромбоэдрами, грани которых комбинируются на обеих головках в две характерные «пирамидки». В процессе вторичного преобразования структуры скелета кристаллы одним концом прикреплены к стенке скеле-

та радиолярий и поэтому имеют только одну головку. Как правило, грани головки нарастают быстрее призмы, и получаются кристаллы вытянутого облика – от короткопризматического до игольчатого (табл. I, фиг. 9). Реже случается наоборот: быстрее растет призма. Тогда преобладающими становятся грани ромбоэдров (табл. I, фиг. 12).

Выше уже говорилось, что срастание кристаллических единиц в результате разрушения обугленных органических ламелл отвечает твердофазному диффузионному процессу, который имеет большое значение на стадии катагенеза, но не учитывается при палеонтологическом исследовании фоссилий. Однако на основании изучения раскристаллизованных остатков скелетов радиолярий из кернов скважин глубокого бурения и, принимая во внимание результаты высокотемпературного отжига раковин, можно говорить о чисто твердофазных изменениях структуры скелета. Длительный отжиг раковин позднепалеозойских радиолярий при температуре 1000 °С в муфельной печи вызвал «оплывание» глобулярной поверхности скелетов *Biantactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (табл. II, фиг. 9–11) и *Ruzhencevispongus plumatus* Nazarov et Ormiston (табл. III, фиг. 6–8). В результате отжига произошел диффузионный обмен между минеральными единицами скелета радиолярий, вызвавший срастание и спонтанное цементирование кремнеземом большинства поровых отверстий скелетов *Biantactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (табл. II, фиг. 9–11).

Совместные с радиоляриями находки конодонтов из девонских отложений зоны зеленокаменного метаморфизма Западных Мугоджар подтверждают возможность вторичного формирования кристаллов кварца в скелете радиолярий в условиях высоких температур (Афанасьева, Амон, 2013). На поверхностях слоистости кремнистых пород шулдакской свиты среднего девона обнаружены бесцветные, белесые и черные экземпляры конодонтов (Иванов, 1983). Черный цвет конодонтов по шкале Эпштейн (Epstein et al., 1977) отвечает индексу ИОК 5, а матово-белый соответствует индексу ИОК 7. Это свидетельствует, по-видимому, о нагреве пород, превышавшем 300 °С и, возможно, достигавшем 500 °С (Иванов, 1983).

## ПЕРЕКРИСТАЛЛИЗАЦИЯ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ

Первично-опаловый скелет радиолярий, как и скелет кремневых губок, нередко подвергается процессам метасоматоза и замещается другими минералами вследствие различных причин: изменение условий обитания, например, сероводородное заражение вод, или в результате катагенеза и метаморфизма древних отложений (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Braun, Amon, 1991).

Происходит так называемая **перекристаллизация**, результаты которой, как правило, плачевны: сохранность катастрофически ухудшается, утрачивается первичная структура и форма скелета, что существенно сни-



жает возможность видовой и родовой идентификации радиолярий. Перекристаллизованные скелеты радиолярий особенно присущи палеозойским комплексам, составляя нередко львиную долю общего числа экземпляров в пробе. Весьма часто перекристаллизованные скелеты отмечают литологи при изучении карбонатных и кремнистых пород в шлифах, однако специалисты радиоляриологи, за редкими исключениями, оставляют подобные факты без внимания, предпочитая работать с перекристаллизованными формами хорошей сохранности.

### **Вторичное замещение кремнезема в скелетах радиолярий**

Полевые и лабораторные наблюдения позволили сделать заключение, что радиоляриям из многих местонахождений фанерозоя весьма свойственно явление замещения первичного органогенного опала скелетов минералами из групп низкотемпературного кварца (включая халцедон), железа, марганца, карбонатов, иногда флюорита и граната и даже золота (Афанасьева, 1990, 2000; Braun, Amon, 1991).

По мнению А. Брауна и других исследователей радиолярий замещающими минералами служат гематит, пирит, органическое вещество<sup>3</sup> (Braun, 1990a,b,c; Braun, Schmidt-Effing, 1993), доломит (Holdsworth, 1966; Braun, 1990a,b,c), кальцит (Pessagno, 1977; Braun, Amon, 1991), хлорит (Dehmer et al., 1989).

Уникальный случай замещения кремнезема скелета радиолярий гранатом был установлен Е.А. Кузнецовым (1947) в шлифах кварцитовых сланцев девона зеленокаменной полосы Южного Урала. Скелеты радиолярий «состоят из мельчайших кристалликов граната, многочисленные мелкие додекаэдры которых рассеяны в массе породы» (Кузнецов, 1947, с. 127).

подавляющее большинство микрофауны в баженовских глинисто-кремнисто-карбонатных отложениях позднеюрского-раннемелового моря Западной Сибири представлено скелетами радиолярий удовлетворительной и плохой сохранности (Амон, 2011). Радиолярии либо рассеяны в породе в виде единичных экземпляров, либо образуют тонкие линзовидные скопления и пропластки с таким обилием скелетов, что вмещающая порода может быть названа радиоляритом. Скелетная ткань раковин радиолярий почти полностью замещена халцедоном (перекристаллизация).

Апатит также замещает кремнезем скелетов радиолярий, что было, например, установлено по материалам рудовмещающей толщи Сафьяновского медно-цинково-колчеданного месторождения на Среднем Урале (Ярославцева и др., 2012).

---

<sup>3</sup> Природу органического вещества А. Браун не раскрывает “amorphous organic substance” (Braun, 1990a, p. 363; Braun, Schmidt-Effing, 1993, p. 378), однако нельзя исключить, что это углистые пленки.

Вторично измененные остатки радиолярии широко распространены в органично-литогенных фосфоритовых желваках и в фосфатном цементе песчаных фосфоритов верхнего мела (сеноман и кампан) Брянской области. При этом скелеты радиолярий, как правило, фосфатизированы целиком, замещены курскиитом (минералом группы фторкарбонатапатитов). Иногда сохраняются участки с реликтовым опаловым составом (Мануковский, Беляев, 2000).

В нижнемеловых глауконитовых песчаниках и фосфоритах Вятско-Камского фосфоритоносного бассейна обнаружены случаи замещения скелетов глауконитом. Наблюдается полное замещение скелетов радиолярий сульфидами, железом, марганцем, кальцитом, реже родохрозитом и другими карбонатами. Интересны случаи нахождения в ископаемом состоянии остатков центральных капсул скелетов, где хитиновидное вещество превращено в углистый пигмент (Титоренко, Горина, 2011).

Многие радиолярии в процессе литификации вмещающих отложений могут быть подвергнуты микробиальной коррозии и микритизации. Первичный опаловый скелет радиолярий может замещаться кальцитом. Попадая при отмирании радиолярий в щелочную среду карбонатного субстрата, опал начинает растворяться. Происходит постепенная кальцитизация скелетов радиолярий, однако замещение кальцитом происходит, скорее всего, диффузионным путем, т. к. кальцит стенок и раковинного пространства выполнен кальцитом разной структуры. Причем у одних раковин могут сохраняться шипы и фрагменты внутренней зоны скелета радиолярий, а у других мы видим лишь пелитоморфную оболочку – результат биокоррозии (Антошкина, 2013). Эти сферы часто принимают за остатки примитивных мелких фораминифер, водоросли или органы их размножения. Очень часто кальцитизированные скелеты радиолярий относят к фораминиферам с секреторными кремнисто-апатитовыми стенками (Чувашов и др., 2012). Подобные определения являются предметом постоянных дискуссий и не принимаются радиоляристами (Вишневская, Седаева, 2002; Седаева, Вишневская, 2008; Афанасьева, Амон, 2012).

### **Пиритизация скелетов радиолярий**

В условиях сероводородного заражения первичный аморфный опал скелетов различных организмов мог замещаться пиритом. Б.Б. Назаров отмечал, что «характерной особенностью позднеордовикских радиолярий Эстонии является замещение их кремнистого скелета пиритом или гидротетитом» (Назаров, Нылвак, 1983, с. 2).

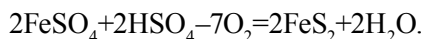
Скелеты радиолярий в баженовских отложениях позднеюрского-раннемелового моря Западной Сибири в отдельных случаях замещены пиритом (метасоматоз) (Амон, 2011). Допускается, что скелеты радиолярий могли особенно хорошо растворяться, проходя через слой воды до 500 м и осаждаясь на дне глубоководных впадин баженовского моря с низкими

скоростями седиментации. Не исключено, что сероводородное заражение, сопровождавшееся образованием сульфидно-щелочных растворов в осадке, усиливало растворение кремнистого скелета радиолярий с последующим замещением пиритом, карбонатными и глинистыми минералами (Важенина, 2010).

Исследование скелетов радиолярий, тентакулитов и спикул губок из верхнедевонских, среднефранских, доманиковых отложений Тимано-Печорского бассейна показало, что вторичный пирит с характерным медно-желтым блеском полностью замещает кремнезем скелета (табл. VI, фиг. 1, 2, 5–12). При этом пиритизация части скелетов могла начаться или у еще живых особей, непосредственно перед их смертью, или сразу после их отмирания. Об этом интересном феномене свидетельствует факт вторичного замещения пиритом только части кремневого скелета радиолярий (табл. VI, фиг. 3, 4) (Афанасьева, 2000).

Предположение, что вторичный пирит образовывался в скелетах живых радиолярий или в начале посмертного периода, накладывает определенные ограничения на время и место его формирования. Маловероятно, что условия пиритизации включили глубокое захоронение скелетов радиолярий в осадке и длительное геологическое время. Более того, формирование нефтематеринских пород доманика (средний фран), вмещающих данные скелетные остатки радиолярий, могло происходить только в условиях бескислородной среды.

По данным А.Г. Бетехтина, образование пирита в осадочных породах «связывается с разложением органических остатков без доступа свободного кислорода в более глубоких участках водного бассейна» (Бетехтин, 1950, с. 277). Сам же пирит часто образует псевдоморфозы по различным остаткам организмов. Эти псевдоморфозы, очевидно, образуются под воздействием на минералы  $H_2S$ . При этом обращает на себя внимание образование пирита путем восстановления сульфатов и других серосодержащих соединений органическими веществами по схеме:



Далее в работе А.Г. Бетехтина приводятся результаты очень интересного эксперимента: «мышь, погруженная в стакан с сульфатом железа, по прошествии нескольких лет оказалась замещенной пиритом. Очевидно, имело место разложение белковых веществ, вызывавшее образование сероводорода. В результате реакции ионов серы и железа и возник пирит» (Бетехтин, 1950, с. 278). Дополнительно к этому имеются сведения о прижизненной пиритизации раковин у морских двустворчатых моллюсков (Clark, Lutz, 1980).

Наше представление о процессе пиритизации, при котором первичный опал скелетов живых радиолярий замещается пиритом, весьма неполно. И

самое лучшее свидетельство характера процесса пиритизации может быть найдено именно в частично пиритизированных скелетах радиолярий: вторично пиритизированная сферическая часть скелета (табл. VI, фиг. 3, 4) и первично кремневые кончики игл. Можно предположить, что пиритизация происходила на органической матрице первичного скелета радиолярий. При этом перекристаллизация начиналась от начальной внутренней части скелета, постепенно распространяясь к периферическим концам игл. Вторичный пирит скелетов радиолярий и других организмов очень отличается от классических кристаллов или фрамбоидов пирита, наблюдаемых в породе. Здесь пирит представлен очень маленькими гранулами, которые соединяются в массивный скелет с характерным пиритовым блеском и цветом. При этом ориентация гланул пирита, возможно, аналогична расположению первичных гранул опала в скелете радиолярий.

С палеонтологической точки зрения наиболее существенным является предположение, что пирит начинает заменять опал или в скелете живой радиолярии, или в первые минуты (часы) после ее гибели. И хотя этот процесс еще совершенно не изучен, однако, кажется наиболее вероятным, что пиритизация происходила по биоминералогическим границам и направлениям роста скелета. Это удовлетворяет наблюдениям и иллюстрациям частичной и полной пиритизации скелетов радиолярий и других организмов (табл. VI).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Теоретическое и экспериментальное исследование органической и минеральной составляющей скелета радиолярий помогло получить представление о процессах его формирования, сохранения и разрушения в геологической истории, построить гипотетическую модель фоссилзации скелетов радиолярий и определить значение модификаций кремнезема скелетов радиолярий при оценке постседиментационных процессов.

1. Сохранение и разрушение раковин радиолярий в ископаемом состоянии связано с изменением характера взаимоотношений органической и минеральной составляющей скелета.

Постепенное преобразование остаточной органической матрицы раковин радиолярий, сопровождающееся дублированием или обугливанием органических ламелл, увеличивает прочность скелета и способствует сохранению первичной морфологии раковин в течение длительного периода геологического времени.

Полная деструкция остаточной органической матрицы, сдерживавшей окаменение раковин, и различные условия литогенеза, с одной стороны, вызывают распадение скелетов на отдельные структурные элементы, а с другой благоприятствуют срастанию соседних минеральных единиц и реализации «стремления» кремнезема к структурному совершенству в последовательном ряду: глобулярный опал → опал-СТ → призматический

низкотемпературный тридимит → дипирамидально-призматический низкотемпературный кварц.

2. Процесс трансформаций глобулярного опала в опал-СТ и кварц контролируется температурой и геологическим временем и позволяет судить об условиях постседиментационных процессов.

Глобулярный аморфный опал скелетов радиолярий, находящийся в латентном состоянии в период седиментогенеза, трансформируется в глобулярный опал-СТ при температурах до +40 °С, что отвечает стадии диагенеза.

Призматические псевдогексагональные таблички низкотемпературного тридимита, по-видимому, формируются в структуре скелетов радиолярий в условиях повышенных температур раннего катагенеза (от +40 °С до +120 °С).

Вытянутые пирамидально-призматические кристаллы более совершенного низкотемпературного кварца могут образовываться в стенке скелетов радиолярий только при высоких температурах поздней стадии катагенеза и метаморфизма древних отложений (от +120 °С до +180 °С).

3. Первично-опаловый скелет радиолярий нередко подвергается процессам метасоматоза и замещается другими минералами (карбонаты, сульфиды, реже родохрозит, апатит, флюорит и гранаты), а также железом, марганцем и даже золотом. Интересны случаи нахождения в ископаемом состоянии остатков центральных капсул скелетов, где хитиновидное вещество превращено в углистый пигмент.

Явление замещения первичного органогенного опала скелетов может быть обусловлено различными причинами: либо прижизненное изменение условий обитания, например, сероводородное заражение вод, либо как результат катагенеза и метаморфизма древних отложений.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амон Э.О.* 2011. Радиолярии в баженовской свите (волжский ярус) Широкого Приобья, Западная Сибирь // Ежегодник-2010 ИГГ УрО РАН. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 3–8. (Тр. ИГГ УрО РАН. Вып. 158).
- Антошкина А.И.* 2013. Позднедевонские рифовые экосистемы: специфика сообществ и биогенных структур (на примере Тимано-Североуральского региона) / Проблемы эволюции биосферы. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 190–205.
- Архипенко Д.К., Григорьева Т.Н., Мороз Т.Н.* 1996. Дифракционные и недифракционные методы изучения костно-минеральной ткани // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар. С. 28–29.

- Афанасьева М.С.* 1990. Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. № 1. С. 28–38.
- Афанасьева М.С.* 2000. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир. 480 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2006. Радиолярии. М.: ПИН РАН. 320 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2012. Биостратиграфия и палеобиогеография радиолярий девона России. М.: ПИН РАН. 280 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2013. Радиолярии среднего-верхнего девона Западных Мугоджар // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 88. Вып. 6. С. 54–69.
- Бетехтин А.Г.* 1950. Минералогия. М.: Госгеолиздат. 958 с.
- Важенина О.А.* 2010. Особенности осадконакопления и литологические типы пород баженовской свиты на территории широтного Приобья (Западная Сибирь) // Вестн. томского гос. ун-та. № 335. С. 161–163.
- Вассоевич Н.Б.* 1986. Избранные труды. Геохимия органического вещества и происхождение нефти. М.: Наука. 368 с.
- Вассоевич Н.Б.* 1990. Избранные труды. Литология и нефтегазоносность. М.: Наука. 264 с.
- Витухин Д.И.* 1990. Особенности распределения радиолярий в кайнозойских отложениях Дальнего Востока СССР (Сахалинская, Камчатская области) // Использование радиолярий в стратиграфии и палеобиологии. Уфа. С. 22–24.
- Вишневецкая В.С., Седаева К.М.* 2002. Ревизия некоторых таксонов фораминифер отряда Parathuramminoidea и вопросы эволюции фораминифер и радиолярий // Палеонтол. журн. № 6. С. 15–24.
- Голубев С.Н.* 1981. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука. 164 с.
- Голубев С.Н.* 1987. Минеральные кристаллы внутри организмов и их роль в происхождении жизни // Журн. общ. биол. Т. 48. № 6. С. 784–806.
- Иванов К.С.* 1983. К геологии вулканогенных толщ Западных Мугоджар. Свердловск: УНЦ АН СССР. 71 с.
- Кеннетт Дж.* 1987. Морская геология. Т. 2. М.: Мир. 384 с.
- Киреев В.С.* 1951. Курс физической химии. М.-Л.: Химическая литература. 502 с.
- Кузнецов Е.А.* 1947. Радиолярии из кремнистых сланцев Полевской и Уфалейской дач на Урале // Вестн. Мос. ун-та. № 12. С. 127–133.
- Логвиненко Н.В., Орлова Л.В.* 1987. Образование и изменение осадочных пород на континенте и в океане. Л.: Недра. 237 с.
- Мануковский С.В., Беляев В.И.* 2000. К вопросу о бактериально-водорослевой природе некоторых типов фосфатов в желваковых фосфоритах и фосфатоносных россыпях // Вестн. Воронеж. ун-та. Геология. Вып. 5(10). С. 41–47.
- Мельник Ю.П., Дроздовская А.А., Воробьева К.А.* 1973. Новые экспериментальные и расчетные данные об условиях отложений докембрийских железо-кремнистых осадков // Геол. журн. Т. 33. Вып. 2. С. 12–23.

- Назаров Б.Б., Нылвак Я. 1983. Радиоларии из верхнего ордовика Эстонии // Изв. АН Эстонской ССР. Геология. Т. 32. № 1. С. 1–8.
- Седаева К.М., Вишневская В.С. 2008. О природе проблематичных микрофоссилий из верхнего девона и нижнего карбона // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 10–11: Прилож. к журн. «Геология и геофизика». Т. 49. С. 152–152.
- Сеньковский Ю.Н. 1977. Литогенез кремнистых толщ Юго-Запада СССР. Киев: Наукова Думка. 128 с.
- Титоренко Т.Н., Горина О.В. Микрорепалеонтология (учебн.-метод. пособие). Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та. 2011. 144 с.
- Химичева Н.В., Плюснина И.И. 1989. О кремнистых породах – очагах нефтегазообразования // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. № 5. С. 12–17.
- Чувашов Б.И., Анфимов А.Л., Сорока Е.И., Ярославцева Н.С. 2012. Девонские форминиферы с некарбонатной раковинной в рудовмещающей толще Сафьяновского месторождения (Средний Урал) // Литосфера. № 5. С. 114–125.
- Ярославцева Н.С., Масленников В.В., Сафина Н.П. и др. 2012. Углеродсодержащие алевропелиты Сафьяновского медно-цинково-колчеданного месторождения (Средний Урал) // Литосфера. № 2. С. 106–124.
- Afanasiyeva M.S. 1990. Experimental evidence for changes during fossilization of radiolarian tests and implications for a model of biomineralizations // Marine micropaleontol. № 15. P. 233–248.
- Afanasiyeva M.S. 2006. Biomineralization and development of radiolarian skeletons // Environmental micropaleontology, microbiology and meiobenthology. V. 3. P. 1–30.
- Afanasiyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. 2005. Radiolarians in the geological record // Paleontol. J. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
- Bjørklund K.R., Goll R.M. 1986. Final stages of skeletogenesis and early stages of disintegration for modern polycystine radiolarian // Marine Micropaleontol. V. 11. № 1–3. P. 171–184.
- Bohrmann G., Abelmann A., Gersonde R. et al. 1994. Pure siliceous ooze, a diagenetic environment for early chert formation // Geology. V. 22. № 3. P. 207–210.
- Braun A. 1990a. Evolutionary trends and biostratigraphic potential of selected radiolarian taxa from the Early Carboniferous of Germany // Marine Micropaleontol. V. 15. P. 351–364.
- Braun A. 1990b. Oberdevonische Radiolarien aus Kieselschiefer-Geröllen des unteren Maintales bei Frankfurt a. M. // Geol. Jahrb. Hessen. Bd 118. S. 5–27.
- Braun A. 1990c. Radiolarien aus dem Unterkarbon Deutschlands // Cour. Forsch. Inst. Senckenberg. Bd 133. S. 1–177.
- Braun A., Amon E.O. 1991. Fluoritisierte Radiolarien aus Kieselkalk-Banken des Mittel-Viseum (Unterkarbon) des Rheinischen Schiefergebirges (Deutschland) // Palaeont. Z. T. 65. № 1–2. S. 25–33.
- Braun A., Schmidt-Effing R. 1993. Biozonation, diagenesis and evolution of radiolarians in the Lower Carboniferous of Germany // Marine Micropaleontol. V. 21. P. 369–383.

- Clark G.R.II, Lutz R.A.* 1980. Pyritization in the shells of living bivalves // *Geology*. V. 8. P. 268–271.
- Dehmer J., Hentschel G., Horn M. et al.* 1989. Die vulkanisch-kieselige Gesteinsassoziation am Beispiel der unterkarbonischen Kieseliefer am Ostrand des Rheinischen Schiefergebirges. *Geologie-Petrographie-Geochemie // Geol. Jahrb. Hessen*. Bd 117. S. 79–138.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P., Nigrini C. et al.* 2001. Radiolarians in the sedimentary record. Amsterdam: Gordon and Breach sci. publ. 533 p.
- Epstein A.G., Epstein J.B., Harris L.D.* 1977. Conodont color alteration an index to organic metamorphism // *U.S. geol. surv. Prof. pap. № 995*. 27 p.
- Holdsworth B.K.* 1966. Radiolaria from the Namurian of Derbyshire // *Palaeontology*. V. 9. P. 319–329.
- Pessagno E.A., Jr.* 1977. Upper Jurassic Radiolaria and radiolarian biostratigraphy of the California coast ranges // *Micropaleontology*. V. 23. P. 56–113.



## Объяснение таблицы I

Последовательные стадии модификации кремнезема в скелетах радиолярий на стадиях диагенеза (1–4), раннего катагенеза (5–8) и позднего катагенеза (9–12)

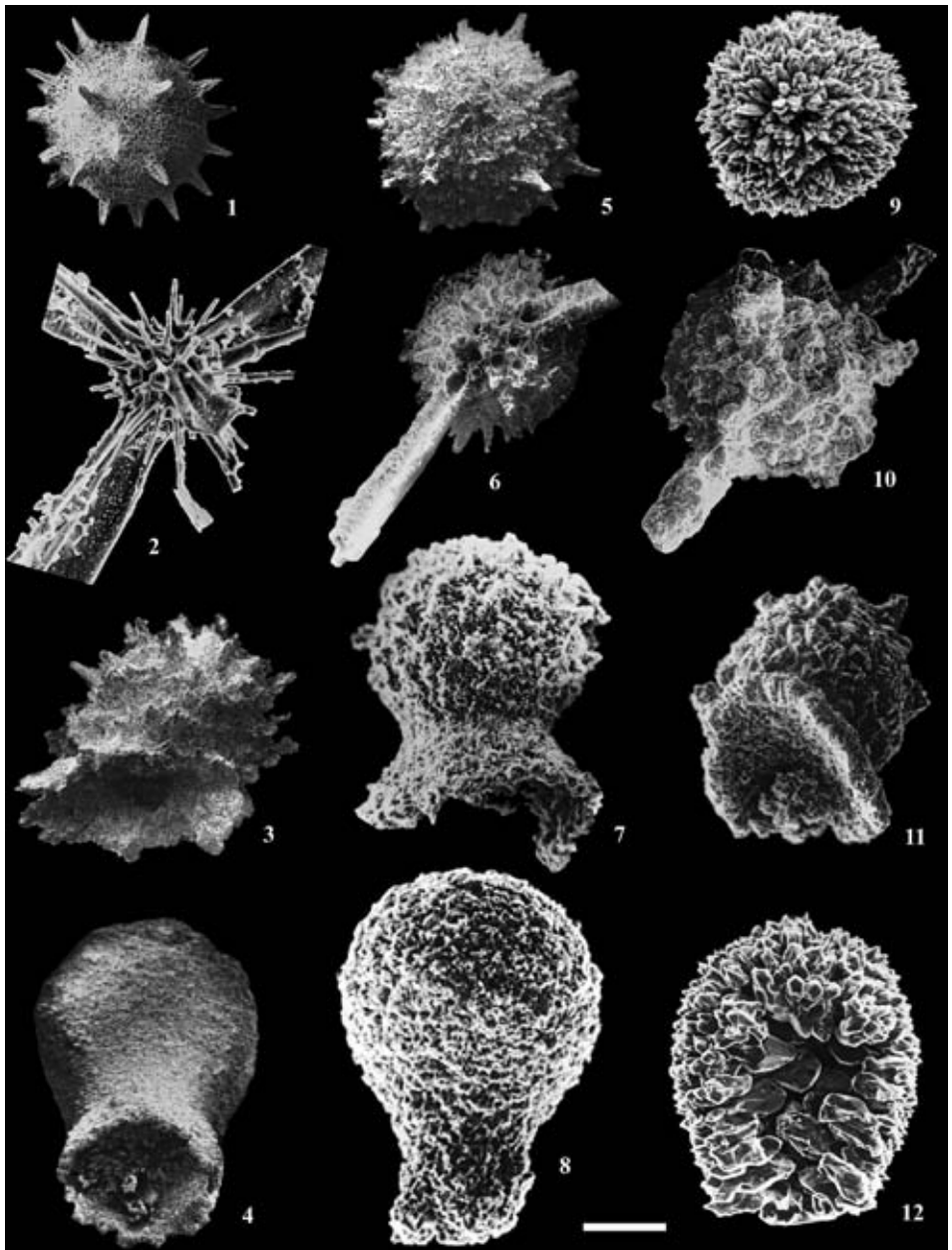
Нижняя пермь: ассельский ярус, Южный Урал, р. Урал, с. Донское, обр. 5/41 – фиг. 1, 2; артинский ярус, Северный Прикаспий, массив Карачаганак: скв. 13 (инт. 4984–4990 м), обр. 3061 – фиг. 5, 6, скв. 20 (инт. 4602–4603 м), обр. 1 – фиг. 10. Средний карбон, башкирский ярус, Северный Прикаспий, массив Карачаганак, скв. 12 (инт. 4656–4663 м), обр. 633 – фиг. 9. Нижний карбон, серпуховский ярус: Тянь-Шань, р. Угам, обр. 803/24 – фиг. 3, 4; Северный Прикаспий, массив Карачаганак: скв. 33 (инт. 4934–4941 м), обр. 86913 – фиг. 7, скв. 19 (инт. 4769–4778 м), обр. 113 – фиг. 8, скв. 19 (инт. 4760–4769 м), обр. 112 – фиг. 11, скв. 20 (инт. 4748–4753 м), обр. 42 – фиг. 12.

Фиг. 1, 5, 9. *Copicyntra acilaxa* Nazarov, 1986 (штрих = 115 мкм): 1 – экз. ПИН, № 5481/05511, 5 – экз. ПИН, № 5481/00337, 9 – экз. ПИН, № 5507/00112.

Фиг. 2, 6, 10. *Entactinia pycnoclada* Nazarov et Ormiston, 1985 (штрих = 50 мкм): 2 – экз. ПИН, № 5481/05512, 6 – экз. ПИН, № 5481/00304, 10 – экз. ПИН, № 5481/00409.

Фиг. 3, 7, 11. *Caspiaza aculeata* Afanasieva, 1986 (штрих = 100 мкм): 3 – экз. ПИН, № 5507/00311, 7 – экз. ПИН, № 5507/02608, 11 – экз. ПИН, № 5507/00201.

Фиг. 4, 8, 12. *Caspiaza urceus* Afanasieva, 1986: 4 – экз. ПИН, № 5507/00314 (штрих = 100 мкм), 8 – экз. ПИН, № 5507/00217 (штрих = 58 мкм), 12 – экз. ПИН, № 5507/00111 (штрих = 40 мкм).

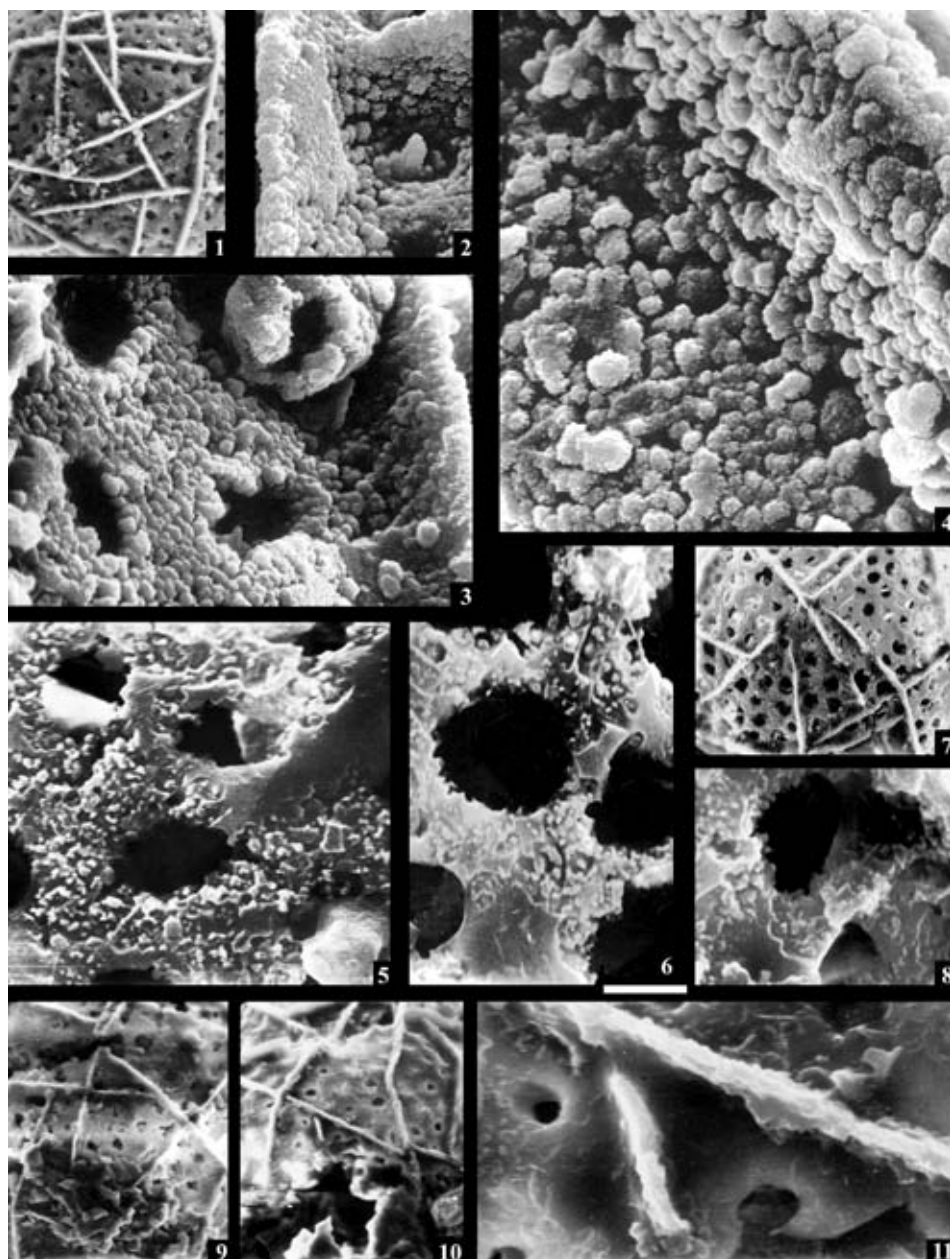


## Объяснение таблицы II

Моделирование процесса фоссилизации скелетов раннепермских радиолярий  
на примере *Bientactinosphaera strangulata*

Южный Урал, р. Урал, с. Донское, нижняя пермь, артинский ярус,  
обр. 5/41.

Фиг. 1–11. *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston, 1985),  
экз. ПИН, № 5481/02504: 1–4 – без отжига: 1 – (штрих=23 мкм), 2 –  
(штрих = 6 мкм), 3 – (штрих = 6 мкм), 4 – (штрих = 2 мкм); 5–8 – отжиг  
48 часов на подложке из лабораторного кварцевого стекла при температу-  
ре 500 °С: 5 – (штрих = 4 мкм), 6 – (штрих = 4 мкм), 7 – (штрих = 21 мкм),  
8 – (штрих = 4 мкм); 9–11 – отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных  
лабораторных тиглях при температуре 1000 °С: 9 – (штрих = 19 мкм), 1  
0 – (штрих = 19 мкм), 11 – (штрих = 4 мкм).

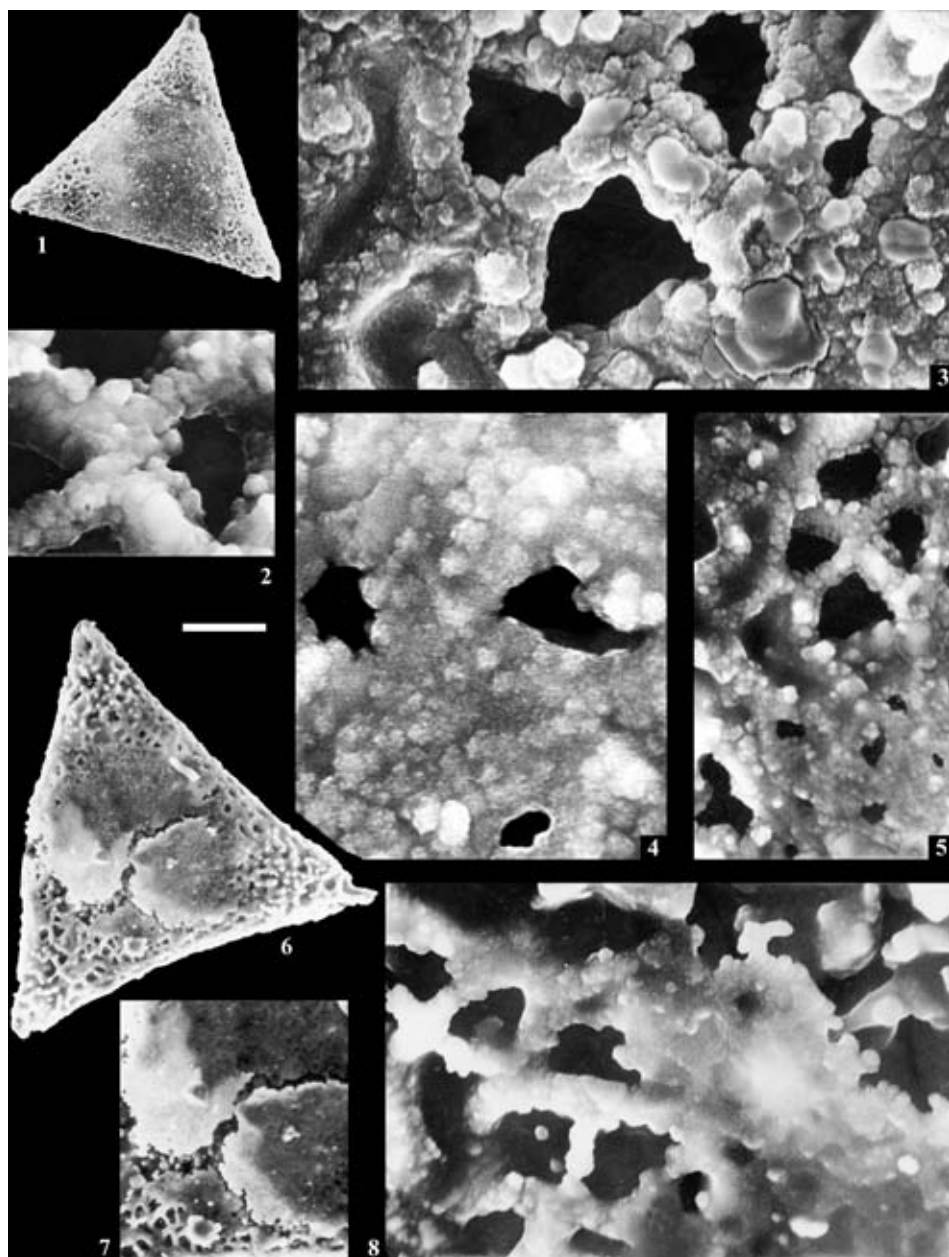


### Объяснение таблицы III

Моделирование процесса фоссилизации скелетов раннепермских радиолярий  
на примере *Ruzhencevispongia plumatus*

Южный Урал, р. Урал, с. Донское, нижняя пермь, артинский ярус,  
обр. 5/41.

Фиг. 1–8. *Ruzhencevispongia plumatus* Nazarov et Ormiston, 1985:  
1–5 – экз. ПИН, № 5481/01204, без отжига: 1 – (штрих = 120 мкм),  
2–4 – (штрих = 3 мкм), 5 – (штрих = 15 мкм); 6–8 – экз. ПИН, № 5481/01303,  
отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях  
при температуре 1000°C: 6 – (штрих = 90 мкм), 7 – (штрих = 66 мкм), 8 –  
(штрих = 14 мкм).



## Объяснение таблицы IV

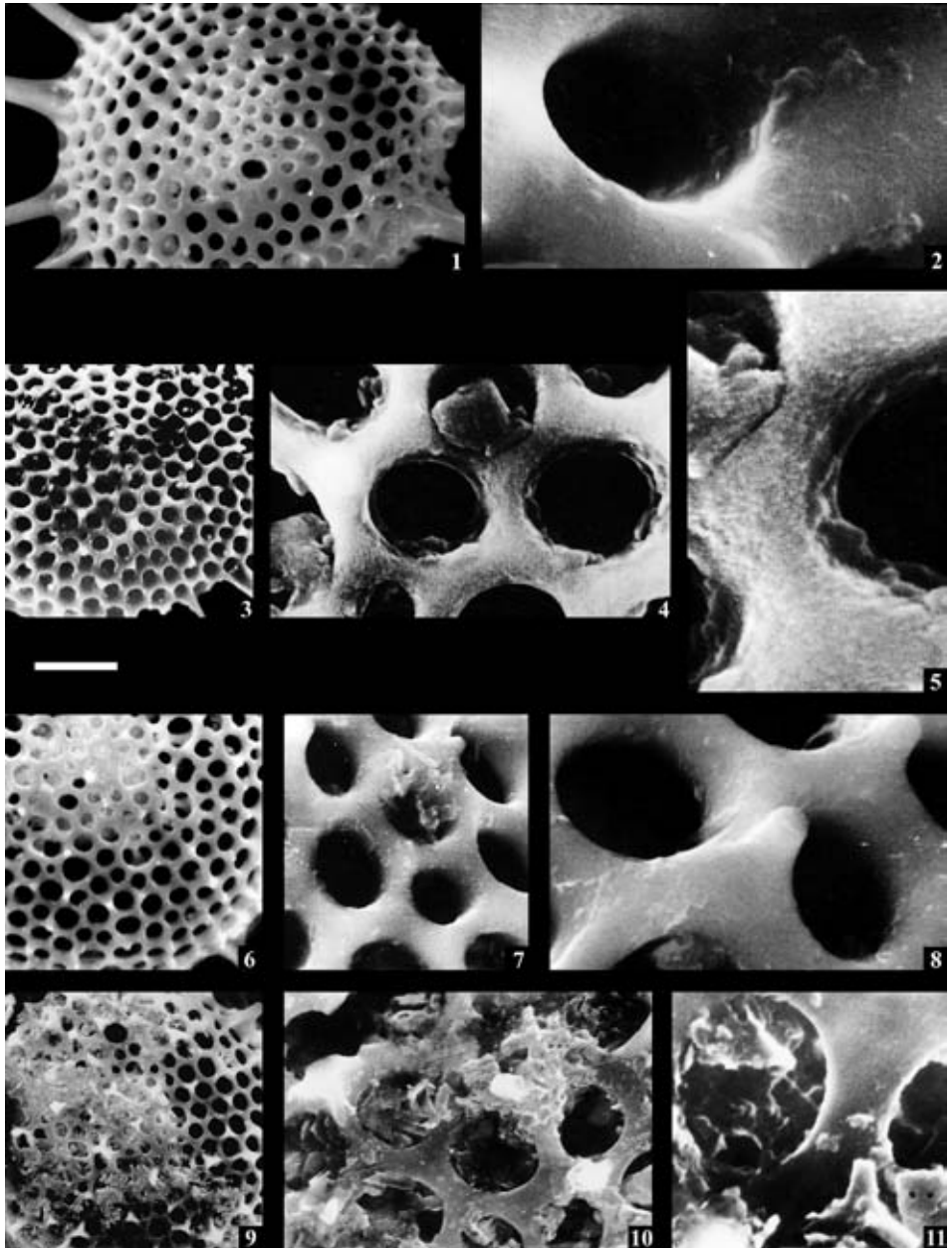
Моделирование процесса фоссилизации скелетов современных радиолярий на примере *Heliodiscus asteriscus* (1–5) и *Heliodiscus echiniscus* (6–11)

Современные донные осадки Тихого океана (станция 5139).

Фиг. 1–5. *Heliodiscus asteriscus* Haeckel, 1887: 1, 2 – экз. ПИН, № 229/02101, без отжига: а – (штрих = 15 мкм), 2 – фрагмент (штрих = 3 мкм); 3–5 – экз. МГУ, № 229/00801, отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях при температуре 1000 °С: 3 – (штрих = 26 мкм), 4 – фрагмент (штрих = 4 мкм), 5 – фрагмент (штрих = 2 мкм).

Фиг. 6–11. *Heliodiscus echiniscus* Haeckel, 1887: 6–8 – экз. ПИН, № 229/02104, без отжига: 6 – (штрих = 16 мкм), 7 – фрагмент (штрих = 4 мкм), 8 – фрагмент (штрих = 2 мкм); 9–11 – экз. МГУ, № 229/02211, отжиг 48 часов на подложке из лабораторного кварцевого стекла при температуре 500 °С: 9 – (штрих = 13 мкм), фрагмент 10 – (штрих = 4 мкм), 11 – фрагмент (штрих = 1 мкм).

Таблица IV





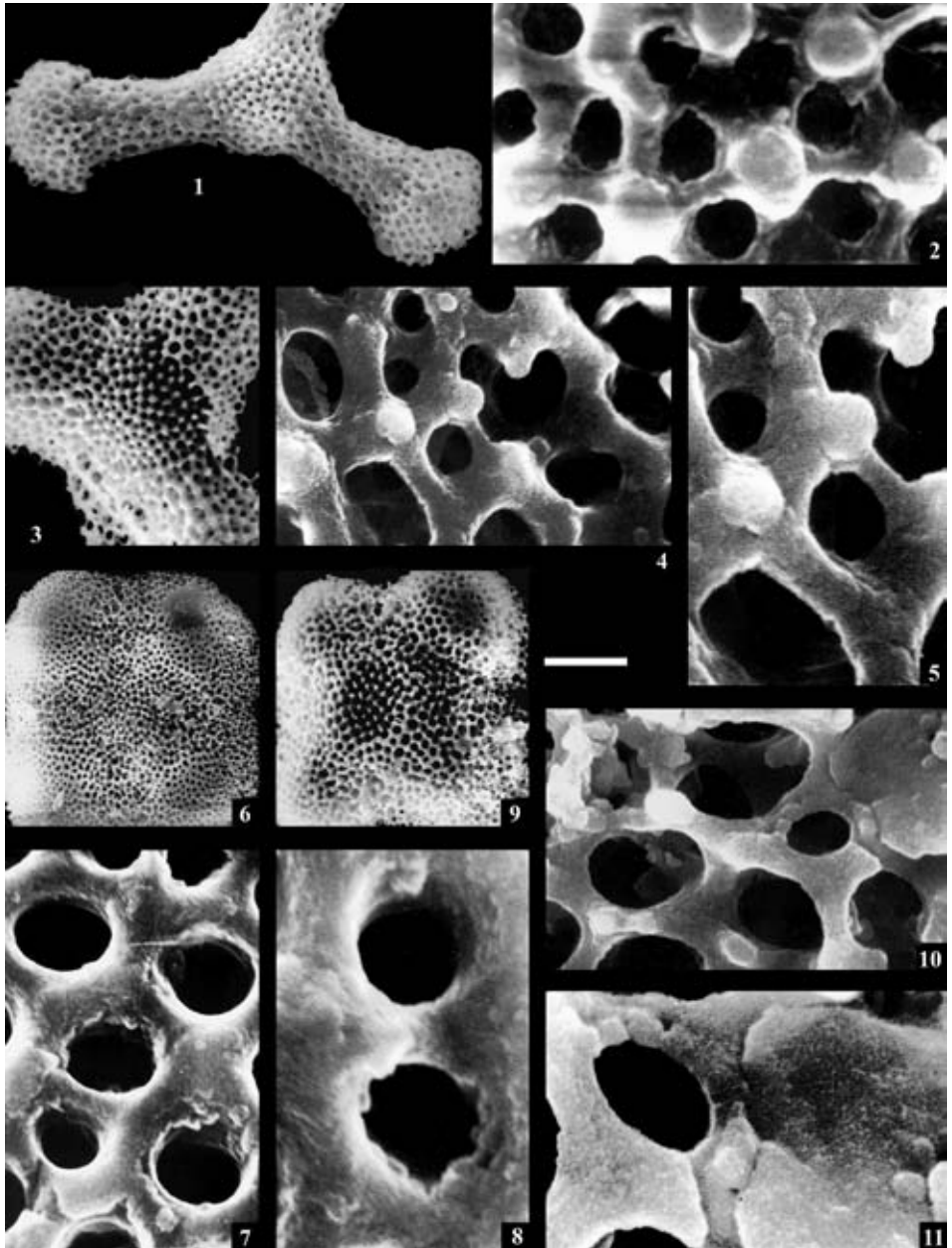
## Объяснение таблицы V

Моделирование процесса фоссилизации скелетов современных радиолярий на примере *Dictyocoryne profunda* (1–5) и *Spongaster tetras* (6–11)

Современные донные осадки Тихого океана (станция 5139).

Фиг. 1–5. *Dictyocoryne profunda* Ehrenberg, 1860: 1, 2 – экз. ПИН, № 229/01007, без отжига: 1 – (штрих = 46 мкм), 2 – фрагмент (штрих = 4 мкм); 3–5 – экз. ПИН, № 229/00804, отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях при температуре 1000°C: 3 – (штрих = 31 мкм), 4 – фрагмент (штрих = 3 мкм), 5 – фрагмент (штрих = 2 мкм).

Фиг. 6–11. *Spongaster tetras* Ehrenberg, 1860: 6–8 – экз. ПИН, № 229/01012, без отжига: 6 – (штрих = 27 мкм), 7 – фрагмент (штрих = 4 мкм), 8 – фрагмент (штрих = 2 мкм); 9–11 – экз. ПИН, № 229/00903, отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях при температуре 1000°C: 9 – (штрих = 29 мкм), 10 – фрагмент (штрих = 3 мкм), 11 – фрагмент (штрих = 2 мкм).



## Объяснение таблицы VI

Пиритизированные скелеты губок (1), тентакулитов (2) и радиоларий (3–12)

Верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковая свита; Тимано-Печорский бассейн: а, б, д–м – скв. Ухтинская-3Б (инт. 104,2–104,7 м), обр. 114; в, г – скв. Шуда-Яг-1003: (инт. 106–107 м), обр. 28.

Фиг. 1. *Triaxonida* (?) sp.407, экз. ПИН, № 5311/09101 (штрих = 33 мкм).

Фиг. 2. *Tentaculites* cf. *semilukianus* G. Ljaschenko, 1965, экз. ПИН, № 5311/09028 (штрих = 89 мкм).

Фиг. 3, 4. *Borisella maksimovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04302: 3 – (штрих = 89 мкм), 4 – фрагмент (штрих = 15 мкм).

Фиг. 5. *Palaeoscenidium* cf. *cladophorum* Deflandre, 1953, экз. ПИН, № 5311/09135 (штрих = 35 мкм).

Фиг. 6. *Ceratoikiscum* cf. *ukhtensis* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09129, (штрих = 48 мкм).

Фиг. 7, 8. *Ornatoentactinia* cf. *solita* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09123: 7 – (штрих = 38 мкм), 8 – фрагмент (штрих = 17 мкм).

Фиг. 9. *Bientactinosphaera* cf. *grandis* (Nazarov, 1975), экз. ПИН, № 5311/09119 (77 мкм).

Фиг. 10. *Radiobisphaera* cf. *menneri* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09133 (штрих = 42 мкм).

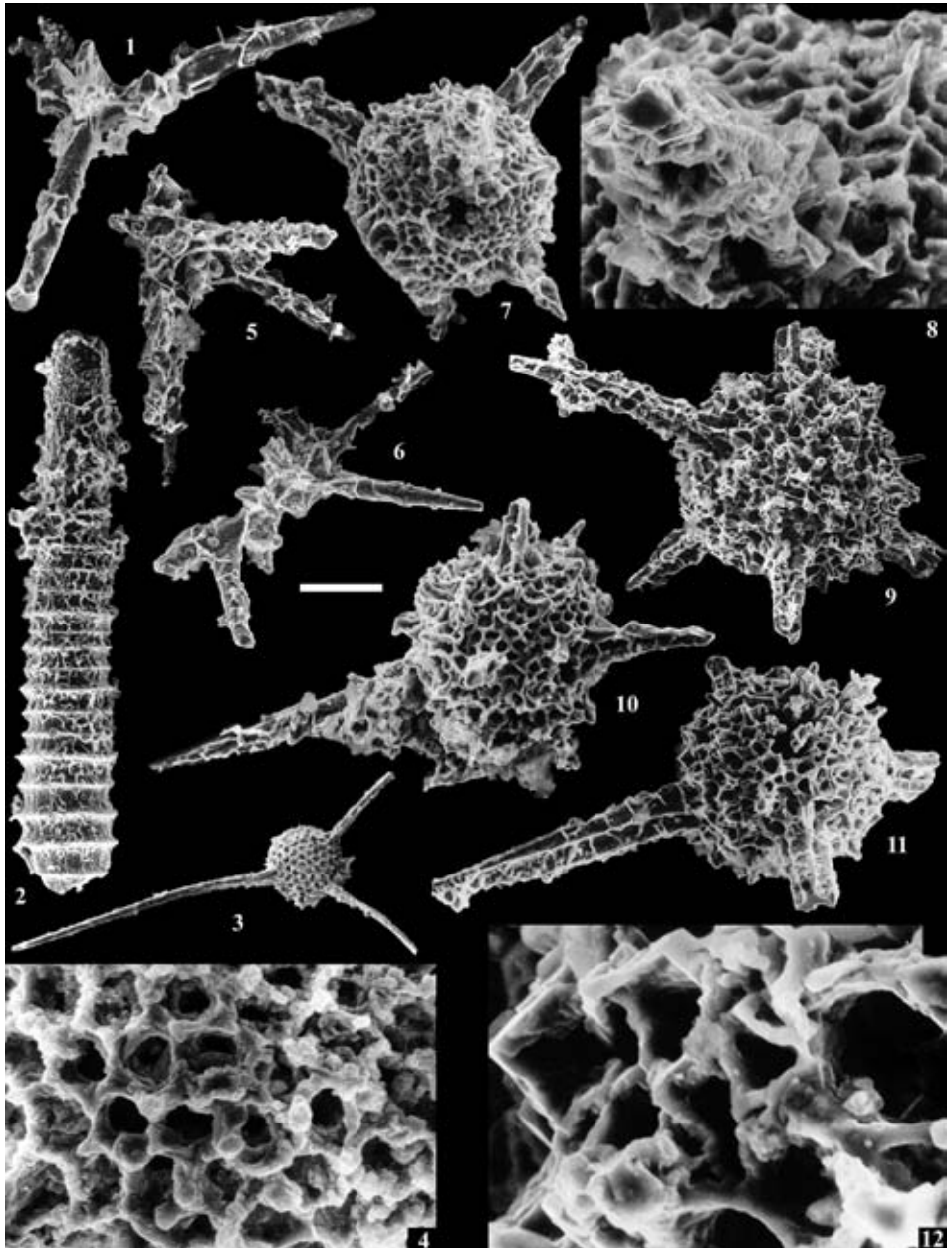
Фиг. 11, 12. *Bientactinosphaera* cf. *variacanthina* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/09035: 11 – (штрих = 55 мкм), 12 – фрагмент (штрих = 8 мкм).

## FOSSILIZATION OF RADIOLARIAN SKELETONS

M.S. Afanasieva, E.O. Amon

Questions of radiolarian skeleton fossilization are analyzed. The complete destruction of the primary organic matrix of the skeleton and different lithogenetic settings, on the one hand, cause the disintegration of the skeletons into fragments and, on the other hand, facilitate the merging of adjacent mineral units and realization of the tendency of silica towards the structural perfection in the successive row: opal-A → opal-CT → low-temperature tridymite → low-temperature quartz. The process of transformation of opal-A into opal-CT and quartz is regulated by temperature and time. Thus, modifications of SiO<sub>2</sub> in radiolarian skeletons possible can show a response to corresponding stages of lithogenesis: sedimentogenesis – diagenesis – early catagenesis – late catagenesis. Much attention is paid to the phenomenon of pyritization skeletons in conditions of hydrosulphuric contamination. It is shown that the radiolarian silica skeletons were secondary replaced by other minerals.

*Key words:* Radiolaria, fossilization, phenomenon of pyritization, secondary replacement of silica, stages of lithogenesis.



УДК 591.471.24:564.1

## **ФОРМИРОВАНИЕ РАКОВИНЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ И ЕЕ МИКРОСТРУКТУРА**

© 2014 С.В. Попов

*Палеонтологический институт РАН  
serg.pop@mail.ru*

Описано анатомическое строение мантии двустворчатых моллюсков, ответственной за формирование раковины, онтогенетические особенности роста раковины, образования ритмичных и случайных слоев роста при замедлениях отложения карбоната кальция. Приводится классификация типов, видов и разновидностей микроструктуры, видимых как при оптическом, так и электронном увеличении, иллюстрируемых блок-диаграммами. Обсуждаются распространение характерных структур в разных таксономических группах, возможности использования признаков микроструктуры в качестве систематических признаков у двустворчатых моллюсков.

*Ключевые слова:* Bivalvia, строение скелета, типы микроструктуры, онтогенез.

Двустворчатые моллюски были той группой беспозвоночных организмов, с которой еще в XIX в. начинались исследования строения скелетов. Основные типы микроструктуры раковины моллюсков были установлены и описаны в конце XIX – начале XX вв. при изучении строения раковины с помощью оптического микроскопа в шлифах и пришлифовках, а позже – в ацетатных репликах. Изучение структуры представителей многих систематических групп моллюсков показало, что почти все разнообразие их строения можно свести к нескольким основным типам микроструктуры: перламутровой, листоватой, простой призматической, составной призматической, перекрещенно-пластинчатой, сложной перекрещенно-пластинчатой и гомогенной структурам (Böggild, 1930; Taylor et al., 1969; Попов, 1977 и др.). Однако изучение минералогического состава, применение электронного микроскопа позволили установить, что более тонкое строе-

ние различных типов микроструктуры и взаимоотношение минеральной и органической составляющих раковины могут существенно отличаться внутри этих типов. Это значительно усложнило классификацию, потребовало выделения разновидностей и текстур (Carter, 1980, Carter et al., 1990; Попов, 1992, таблица 1).

### ФОРМИРОВАНИЕ РАКОВИНЫ

Раковина двустворчатых моллюсков может быть сложена двумя формами карбоната кальция – кальцитом или арагонитом – и покрыта снаружи тонким органическим слоем. Она формируется в результате секреторной деятельности эпителия внешней поверхности и наружной складки мантии моллюска. Формирование наружного органического слоя покрывающего раковину – периостракума, начинается в борозде между средней и наружной складками мантии и в дальнейшем идет за счет секреции эпителия (рис. 1, 3, 10, 11). Наружный известковый слой раковины откладывается внешней складкой мантии, средний слой формируется эпителиальными клетками внешней поверхности мантии до места прикрепления мантийного мускула, наконец, внутренний слой секретируется поверхностью мантии выше места крепления мантийного мускула (рис. 1, 4, 5, 6, 8).

Раковина моллюсков откладывается без непосредственного контакта с клетками эпителия мантии: продукты секреции – карбонат кальция и органические составляющие – выделяются в экстрапаллиальную жидкость. Исключение составляет лишь отложение извести на месте прикрепления мускулов (миостракум) и образование периостракума. Периостракум, сплошной пленкой покрывающий

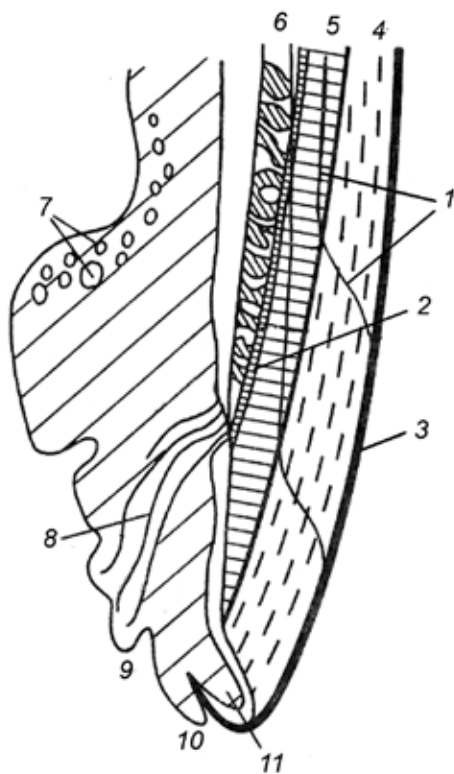


Рис. 1. Схема радиального сечения края раковины и мантии у двустворчатых моллюсков (строение края мантии, по: Yonge, 1969): 1 – линии нарастания; 2 – паллиальный миостракум; 3 – периостракум; 4–6 – основные слои раковины: 4 – наружный слой, 5 – средний слой, 6 – внутренний слой; 7 – слизистые железы; 8 – мантийные (паллиальные) мускулы; 9 – внутренняя складка края мантии; 10 – средняя складка; 11 – наружная складка мантии.

раковину, состоит из хино-дубильного протеина, устойчивого к действию как щелочной, так и кислой среды, и предохраняет известковую часть раковины от растворения в воде. Структура известковой части раковины резко различается у разных групп моллюсков и определяется органической матрицей, ее составом и строением, что было доказано при регенерации раковины на декальцинированных кусочках матрицы.

Рост раковины не происходит равномерно в течение жизни, а зависит от жизненных ритмов животного. Вследствие этого на раковине всегда наблюдаются линии нарастания, как регулярно повторяющиеся, так и случайные, обусловленные болезнями, повреждениями, штормами и т. д. (Золотарев, 1989 и др.) Наиболее интенсивный рост происходит в первые месяцы и годы жизни после оседания плавающей личинки. В высоких широтах в зимние месяцы при низких температурах рост практически прекращается, в более низких – замедляется на более короткий период. При каждом замедлении формируются кольца роста, обусловленные либо иным соотношением органической матрицы и карбонатной составляющей, либо изменением характера микроструктуры. Кольца могут быть как регулярно повторяющимися, так и случайными. Наиболее крупные из регулярных слоев роста соответствуют сезонным циклам и часто выражены в микроструктуре раковины, видны на ее наружной поверхности. Менее заметные соответствуют сезонам размножения, приливо-отливным воздействиям и суточным циклам. Скорость регулярного прироста заметно падает со старением животного. Так, у *Callista chione* (Linné) на третьем году жизни наблюдалось 353 суточных прироста за год, а у 12-летних – только 155, при этом ежегодный линейный прирост на втором году жизни в среднем составлял 13 мм, а на тринадцатом – всего 2.2 мм (Hall et al., 1974). Некоторые виды моллюсков живут до 100 и более лет (*Crenomytilus grayanus* – Золотарев, 1989), но при этом переходят к «старческой» стадии, когда раковина продолжает наращиваться в толщину, а линейного роста почти не происходит.

**Онтогенетические изменения структуры.** На стадии гладкой раковинки – продиссоконха – при размере около 0.5 мм подразделения на слои еще нет, структура выглядит зернистой. У внутренней поверхности гранулы более крупные, вытянутые, и уже начинает намечаться их взаимно перпендикулярная ориентировка. На стадии раннего диссоконха (при длине около 1 мм) раковинка двуслойная. Третий (наружный) слой, наращиваемый путем краевого роста с иной ориентировкой элементов, появляется позже.

У *Cardiidae*, представителей родов *Acanthocardia*, *Parvicardium*, *Cerastoderma* закладка наружного слоя происходит при размере раковины около 1 мм, у *Serripes groenlandicus* (*Clinocardiinae*) – при размере раковины около 5 мм, у *Pratulium thetidis*, *Nemocardium edwardsi* (*Protocardiinae*) – 8 мм. Причем у радиально ребристых форм сначала он появляется в межреберных промежутках и лишь позже формируется и на ребрах (Попов, 1977, 1983).

В солоноватоводных условиях, где могут жить некоторые кардииды, ход онтогенетического развития структуры может еще больше затягиваться. Так, у *Cerastoderma glaucum* из Азовского моря, лиманов Черного и из Каспийского моря наружный слой нередко закладывается лишь при размере раковины 8–10 мм, а у некоторых каспийских экземпляров не развивается вовсе, и раковина остается двуслойной. У большинства потомков церастодерм – солоноватоводных кардиид подсемейства *Lymnocardiinae*, это неполное развитие становится стабильным систематическим признаком (Попов, 1977).

У кардитид на стадии гладкого продиссоконха, определенный тип микроструктуры еще не сформировался. Элементы перекрещено-пластинчатой структуры начинают формироваться у внутреннего края раковины одновременно с элементами скульптуры и появлением линий нарастания (Попов, 1983). На стадии раннего диссоконха при длине около 1 мм раковина еще двуслойная: наружный слой – перекрещено-пластинчатый с вертикальными пластинами первого порядка, достигающими до наружного края, внутренний – сложный перекрещено-пластинчатый блокового строения. Позднее этот слой становится средним, а снаружи формируется третий слой, в котором пластины перекрещено-пластинчатой структуры ориентированы горизонтально.

### МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ

Как ранние попытки классификации микроструктур, разработанные с применением оптического микроскопа, так и все последующие, на основе электронно-микроскопических исследований, являются морфологическими. При этом важно помнить, что внешне сходные структуры могли приобретаться в неродственных группах разными эволюционными путями из различных исходных структур. С одной стороны, это объясняется ограниченностью возможных структурных преобразований скелета, с другой, возможно, неумением пока находить более тонкие микроструктурные отличия, разграничивающие генетически разные структуры. При этом многие характерные структуры могут быть в одной раковине связаны друг с другом постепенными переходами, что характерно не только для двустворок, но и для гастропод (Bandel in Carter, 1990).

Современную классификацию микроструктур можно представить в виде таблицы (таблица 1). Наряду с собственными данными, полученными при изучении в основном гетеродонтных моллюсков (*Cardiacea* – Попов, 1977, *Carditacea* – Попов, 1983, *Veneracea* – Попов, 1986, *Lucinacea*, *Tellinacea* – Попов, 1992, Попов, 1986), а также аркоидных групп (*Argacea*, *Limorsacea* – Попов, 1992), учтены также литературные данные, и в первую очередь детальная классификация, разработанная Дж. Картером (Carter, 1980, 1990). Последняя основана на обширном фактическом материале,



прежде всего по птериоидным моллюскам, включая их древнейших представителей. В тех случаях, когда описываемым видам и разновидностям микроструктуры имеются аналоги в англоязычной литературе, эти термины также приводятся в таблице 1.

**Таблица 1.**

<b>Типы, виды и разновидности структуры</b>	<b>Строение и ориентировка элементов</b>	<b>Встречаемость у двустворчатых моллюсков</b>
Призматические структуры Prismatic	Призмы первого порядка направлены к наружной поверхности	
<b>1. Простая призматическая</b> Simple prismatic	Кальцитовые или арагонитовые многогранные призмы 1-го порядка разделены толстой межпризматической матрицей.	Pterioidea, Mytiloidea, Pinnoidea, Ostreoidae, Unionoidea, Trigonioidea, Pandoroidea, Pholadomyoidea, Poromyoidea, реже у гетеродонтных моллюсков
- <i>правильная</i> regular simple prismatic	Призмы правильные, полигональные	
- <i>асимметрично-призматическая</i> asymmetric prismatic	Призмы уплощенные, арагонитовые	
- <i>радиально удлинённая</i> radially elongate simple prismatic	Призмы первого порядка сплющены в радиальном направлении	
- <i>дранковидная</i> lathic simple prismatic	Призмы неправильные широкие, удлиненные, кальцитовые	
- <i>неправильная</i> irregular simple prismatic	Призмы варьируют по форме и толщине, кальцитовые или арагонитовые	
- <i>блоковая</i> blocky prismatic	Сложена из неправильных блоков, арагонитовая	
- <i>мозаичная</i> pavement prismatic	Сходная с правильной простой призматической, но призмы короткие, кальцитовая	
<b>2. Фиброидно-призматическая</b> Fibrous prismatic	Призмы более тонкие и длинные, могут быть наклонены к макушке, иногда собраны в пучки	Некоторые Lucinidae, Cardiidae
<b>3. Игольчато-призматическая</b> Acicular prismatic, Spherulitic prismatic	Сложена мелкими субвертикальными призмами второго порядка, длина которых значительно (на порядок) превышает ширину	
- <i>с мегапризмами</i>	Игольчатые призмы ориентированы веерообразно от центра крупных мегапризм	Некоторые Lucinidae, Mactridae

- мегапризмы отсутствуют	Игольчатые призмы иногда собраны в пучки	Некоторые Psammobiidae
<b>4. Сложная призматическая</b> Compound prismatic	Призмы 1-го порядка направлены к наружной поверхности, составлены из призм 2-го порядка, расходящихся от центра призмы	Некоторые <i>Anadara</i> , <i>Cardiidae</i> , <i>Veneridae</i> , <i>Tellinidae</i>
<b>5. Составная призматическая</b> Composite prismatic	Мегапризмы, если есть, то направлены от макушки к ростовому краю. Призмы 2-го порядка в них расходятся веерообразно	Некоторые <i>Lucinidae</i> , <i>Veneridae</i> , <i>Donacidae</i>
- зубчатая denticular composite prismatic	Мегапризмы отвечают зазубренности края раковины и составлены мелкими игольчатыми призмами	Некоторые <i>Nuculidae</i>
- фиброидная с мегапризмами fibrous composite prismatic	Мегапризмы есть, но не дают зазубренности растущего края раковины	Некоторые <i>Cardiidae</i> , <i>Tellinidae</i>
- фиброидная без мегапризм reclined non- denticular composite prismatic	Призмы 2-го порядка расходятся от середины слоя, либо дивергируют от верхней части наружного слоя	Некоторые <i>Cardiidae</i> , <i>Tellinidae</i> , <i>Lucinidae</i> , <i>Donacidae</i>
<b>6. Сложная составная призматическая</b> Compound composite prismatic	Сходная с составной призматической, но образована элементами трех порядков: мелкие призмы 2-го порядка собраны в веерообразно расходящиеся призмы 1-го порядка, обычно формирующие мегапризмы или пластины	
- с мегапризмами	Мегапризмы есть, отвечают мелкой зазубренности наружного края	Некоторые <i>Donacidae</i>
- без мегапризм	Мегапризм нет, призмы 1-го порядка правильные, расходятся от верхней части или от середины слоя	
- с пластинами	Призмы 1-го порядка сливаются, образуя вертикальные, радиально расположенные пластины	Некоторые <i>Veneridae</i>
- неправильные	Призмы 1-го порядка неправильные, меняющиеся по толщине	Редкие <i>Veneridae</i> , некоторые <i>Tellinidae</i>
<b>7. Перламутровая структура</b> Nacreous	Построена из табличек арагонита, ориентированных параллельно поверхности раковины, заключенных в межпластинчатую и межкристаллическую органическую матрицу	
- слоистый перламутр sheet nacreous	Таблички расположены слоями, параллельными поверхности раковины	Внутренний слой <i>Nuculoidea</i> , <i>Pinnoidea</i> , <i>Unionoidea</i> , <i>Pholadomyoidea</i> , <i>Pandoroidea</i> , средний и внутренний слои <i>Mytiloidea</i> и <i>Pterioidea</i>

- столбчатый (линзовидный) columnar (lenticular) nacreous	Таблички расположены одна над другой и формируют вертикальные столбцы,	Средний слой раковины у Nuculoidea, Trigoidea и Pandoroidea
- штабелевидный row stack nacreous	В одном сечении перламутр выглядит как столбчатый, но в другом сходен с видом кирпичной кладки	
<b>8. Листоватая структура</b> Foliated	Отдельные кальцитовые листочки располагаются немного косо, перекрывающая пластинки предыдущего слоя наподобие дранки	Ostreoidea, Pectinoidea, Limoidea, Anomioidea
- правильная листоватая regular foliated	Листочки располагаются параллельно внутренней поверхности раковины, либо косо наклонены к ней, давая зигзагообразные структуры	
- полу-листоватая semi-foliated	Отличается более неправильными листочками	
<b>9. Перекрещенно-пластинчатая</b> Crossed-lamellar	Составлена арагонитами пластинками трех порядков, в соседних пластинках 1-го порядка пластины 2-го порядка ориентированы в противоположных направлениях	Наружный и средний слои Arcidae, Limopsidae, Glycymeridae, Carditidae, Lucinidae, Cardidae, большинства Veneridae, Tellinidae, Donacidae и др.
- простая simple crossed lamellar	Пластины второго порядка более или менее правильные	
- «палочковидная» rod-type crossed-lamellar	Структурами 2-го порядка являются короткие овальные или прямоугольные удлиненные элементы	
- скрещенно-листоватая crossed foliated	Составлена из блоков листочков кальцита с правильно чередующейся ориентировкой	
- скрещенно-полулистоватая crossed semi-foliated	То же, но с хуже сформированными элементами 2-го порядка	
<b>10. Сложная перекрещенно-пластинчатая</b> Complex crossed-lamellar	Составлена теми же пластинками второго порядка, что и предыдущая, но с тремя или более направлениями ориентировки структурных элементов	Внутренний слой таксонов с перекрещенно-пластинчатой структурой (арциды, люциниды, теллиниды, кардииды и др.)
- неправильная (блоковая) irregular complex crossed-lamellar	Блоки пластин чередуются с блоками с иной или противоположной ориентировкой пластин	
- конусная cone complex crossed lamellar	Пластины формируют вертикальные столбы конусов, вложенных друг в друга (структуру cone-in-cone)	
- мелкая сложная перекрещенно-пластинчатая fine complex crossed lamellar	Составлена мелкими блоками, состоящими всего из нескольких пластин 2-го порядка	

<b>11. Гомогенная</b> Homogeneous	Сложена из мелких линзовидных гранул арагонита со сходной оптической ориентировкой.	
- <i>гранулярная</i> granular	Сложена мелкими гранулами, размером 0.3–4.0 мкм	Некоторые венериды, теллиниды
- <i>скрещенно-игольчатая</i> crossed-matted, crossed-acicular	В каждом сечении сложена удлиненными кристаллитами, ориентированными в двух или более направлениях	Некоторые венериды, теллиниды, донациды
- <i>неправильная</i> irregular homogeneous	составлена из элементов сложной неправильной формы размером 0.5–3.0 мкм	Некоторые венериды, теллиниды, донациды и др.

Теперь рассмотрим те же типы, виды и разновидности микроструктуры более подробно.

Призматические структуры у двустворок, также как у гастропод, обычно слагают наружный слой раковины. Встречены они как у древних примитивных групп, так и у современных, высокоспециализированных. Призмы обычно ориентированы перпендикулярно наружной поверхности раковины, имеют прямые субпараллельные стенки или ветвятся.

**1. Простая призматическая структура** сложена из крупных многогранных вертикальных призм первого порядка, разделенных толстой межпризматической матрицей. В тангенциальном срезе торцы призм имеют пяти-шестигранную или более неправильную форму (рис. 2). Обычно сложены веерообразно расходящимися удлиненными элементами второго порядка. Кальцитовые призмы развиты у Pterioidea, Mytiloidea, Pinnoidea, Ostreoidea, а арагонитовые – у Unionoidea, Trigonioidea, Pandoroidea, Pholado-myioidea, Rogomyoidea и у некоторых гетеродонтных моллюсков (Taylor et al., 1969).

Подразделяется, согласно Дж. Картеру (Carter, 1990, p. 610) на:

– *правильную простую призматическую*, кальцитовую или арагонитовую, сложенную из более или менее правильных равновеликих призм, полигональных в поперечном сечении (рис. 2);

– *асимметрично-призматическую*, арагонитовую, составленную из уплощенных призм с чередованием направления уплощенности в соседних рядах призм;

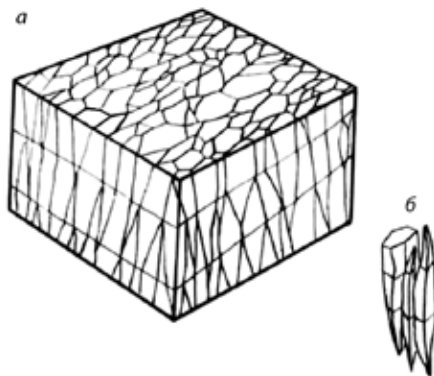


Рис. 2. Простая призматическая структура: *a* – блок-диаграмма участка раковины; *б* – отдельные призмы со слоями роста.

– *радиально удлиненную простую призматическую*, арагонитовую, сложенную из заметно сплюснутых в радиальном направлении призм первого порядка;

– *дранковидную простую призматическую*, кальцитовую, составленную из неправильных широких удлиненных призм;

– *неправильную простую призматическую*, кальцитовую или арагонитовую, с неправильными призмами, резко варьирующими по форме и толщине;

– *блоковую призматическую*, арагонитовую, сложенную по вертикали из неправильных, более или менее равноразмерных блоков;

– *мозаично-призматическую*, кальцитовую, сходную с правильной простой призматической, но призмы короткие.

**2. Фиброидно-призматическая**, сходная с простой призматической, но призмы значительно тоньше и длиннее: они могут иметь сечение 0.5–1.5 мкм, часто наклонены к макушке (рис. 3), могут быть собраны в пучки. У наружной поверхности может присутствовать тонкий призматический подслои (мозаикостракум у некоторых люцинид).

**3. Игольчато-призматическая** (Acicular prismatic или Spherulitic prismatic – по Carter, 1980; Carter et al., 1990). Может иметь несколько разновидностей:

– *с мегапризмами*: мелкие игольчатые призмы второго порядка собраны в крупные мегапризмы, направленные к наружной поверхности (некоторые Lucinidae, Mactridae) (рис. 4);

– *мегапризмы отсутствуют*. Игольчатые призмы ориентированы вертикально или наклонно в сторону макушки, иногда собраны в пучки (некоторые Psammobiidae).

**4. Сложная призматическая**. Призмы первого порядка многогранные, составленные из игольчатых призм второго порядка, веерообразно расходящихся от центра призмы, направлены к наружной поверхности и наклонно

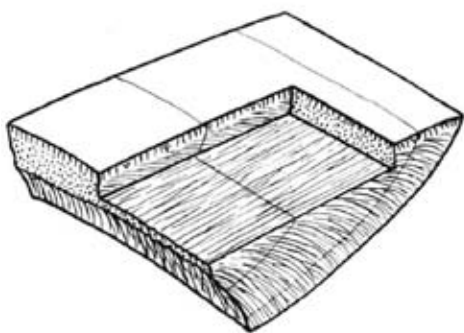


Рис. 3. Блок-диаграмма фиброидно-призматической структуры у люцинид.

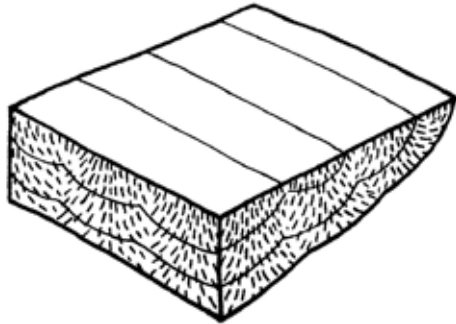


Рис. 4. Блок-диаграмма игольчато-призматической скульптуры с мегапризмами.

нены в сторону макушки (рис. 5). Призмы могут быть мелкими, правильными (некоторые *Veneridae*), более крупными (сечением 10–20 до 50 мкм), варьирующими по толщине и форме поперечного сечения, составленными из длинных игольчатых призм второго порядка (некоторые *Anadara*) или мелкими (1–4 мкм), субквадратного или более неправильного сечения, сложенными мелкими игольчатыми элементами (некоторые *Cardiidae*, *Tellinidae*). В классификации микроструктур Дж. Картера и др. (Carter et al., 1990) последнему типу, вероятно, отвечает вертикальная не зубчатая составная призматическая (*Vertical non-denticular composite prismatic*).

**5. Составная призматическая** построена мегапризмами, в свою очередь образованными тонкими игольчатыми более мелкими призмами второго порядка, веерообразно расходящимися от середины слоя к его краям (рис. 6). Всегда слагает наружный слой раковины. Мегапризмы обычно направлены от макушки к краям, где происходит рост раковины. Мелкие призмы второго порядка округлого или многоугольного сечения, диаметр их уменьшается от края к центру мегапризм и составляет 1–5 мкм, но часто и того меньше. Мегапризмы могут отсутствовать, тогда наружный слой образован тонкими призмами второго порядка, имеющими перистое расположение (некоторые *Lucinidae*, *Veneridae*, *Donacidae* – Böggild, 1930, Taylor et al., 1969, Carter, 1980, Попов, 1992).

– *Зубчатая составная призматическая*. Мегапризмы отвечают за зубчатость края раковины и составлены мелкими игольчатыми призмами. На наружной поверхности мегапризм отвечает очень тонкая радиальная струйчатость (некоторые *Nuculidae*).

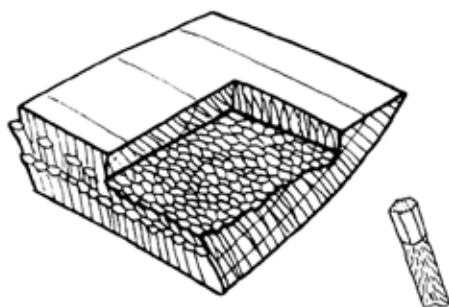


Рис. 5. Блок-диаграмма сложной призматической структуры, справа показано строение отдельной призмы.

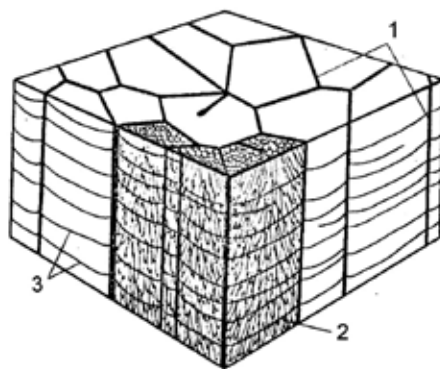


Рис. 6. Блок-диаграмма составной призматической структуры арагонитового состава (*Unio pictorum*): 1 – межпризматические конхиолиновые стенки; 2 – дивергирующие элементы; 3 – концентрические линии нарастания.

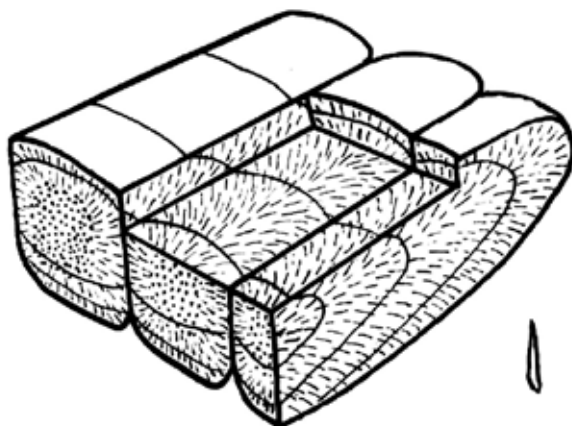


Рис. 7. Блок-диаграмма фиброидной структуры с мегапризмами.

– *Фиброидная с мегапризмами*. Мегапризмы составлены тонкими фиброидными призмами (некоторые *Cardiidae*, *Tellinidae*) (рис. 7).

– *Фиброидная без мегапризм* (рис. 8). Призмы второго порядка расходятся от середины слоя, либо дивергируют от верхней части наружного слоя (некоторые *Cardiidae*, *Tellinidae*, *Lucinidae*, *Donacidae*). В классификации Дж. Картера и др. (Carter et al., 1990) последней разновидности отвечает «наклонная не зубчатая составная призматическая» (*reclined nondenticular composite prismatic*).

**6. Сложная составная призматическая.** Сходна с составной призматической, но отличается тем, что мелкие элементы второго порядка собраны в веерообразно расходящиеся призмы первого порядка, которые в свою очередь могут быть собраны в мегапризмы:

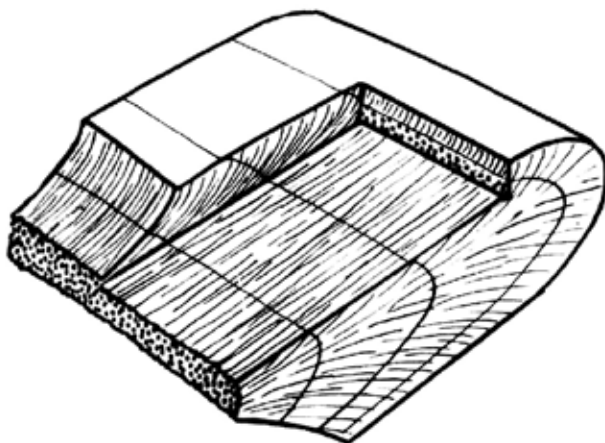


Рис. 8. Блок-диаграмма фиброидной структуры без мегапризм.

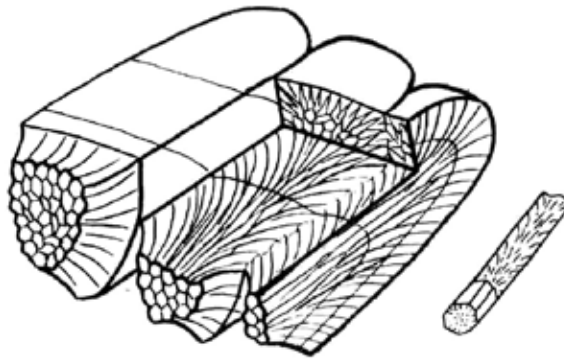


Рис. 9. Блок-диаграмма сложной составной призматической структуры с мегапризмами (*Donax trunculus*).

– с *мегапризмами*, которые отвечают струйчатости поверхности и мелкой зазубренности наружного края, составлены сложными призмами первого порядка, в свою очередь построенными из мелких игольчатых призм (некоторые *Donacidae*, рис. 9);

– *мегапризмы отсутствуют*. Правильные, сложные призмы сечением 7–25 мкм расходятся от верхней части или середины слоя;

– с *пластинами*: призмы первого порядка сливаются, образуя вертикальные, радиально расположенные пластины, шириной 10–20 до 50 мкм (некоторые *Veneridae*, см. рис. 16);

– *неправильные*: призмы первого порядка могут быть неправильными, значительно меняющимися по толщине (редкие *Veneridae*, некоторые *Tellinidae*).

**7. Перламутровая структура (Nacreous)** специфична для моллюсков, построена из листочков арагонита, ориентированных параллельно поверхности раковины. В плане такие таблички имеют форму шестигранника, реже квадрата, ромба или имеют неправильное очертание. Известковые пластинки заключены в органическую матрицу, в которой различают межпластинчатую матрицу, отделяющую один слой табличек от другого, и межкристаллическую, разделяющую пластинки одного слоя.

– *Слоистый перламутр*. Таблички расположены правильными слоями, параллельными поверхности раковины (рис. 10). У двустворчатых моллюсков, в отличие от гастропод и головоногих моллюсков, в радиальном сечении пластинки образуют как бы кирпичную кладку, так как отдельные листочки располагаются не один под другим, а с некоторым смещением. Перламутр такой текстуры характерен для внутреннего слоя многих надсемейств двустворок: (*Nuculoidea*, *Pinnoidea*, *Unionoidea*, *Pholadomyoidea*, *Pandoroidea*),



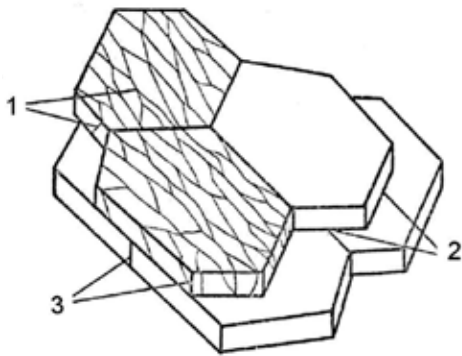


Рис. 10. Блок-диаграмма перламутровой структуры для слоистого перламутра: 1 – внутрикристаллическая органическая матрица; 2 – межпластинчатая матрица; 3 – межкристаллическая матрица.

и Pandoroidea (Taylor et al., 1969). Нередко обе разновидности перламутровой структуры представлены в одной раковине: слоистый перламутр чаще присутствует во внутреннем слое, а линзовидный – в среднем.

– *Штабелевидный перламутр*. Дж. Картер и др. (Carter et al., 1990) выделяют еще один тип – (row stack nacreous), где в сечении, перпендикулярном осям удлинения табличек, перламутр выглядит как столбчатый, но в вертикальном сечении параллельном этой оси сходен с видом кирпичной кладки.

**8. Листоватая структура.** Близка по строению к перламутру, но сложена кальцитовыми листочками. Отдельные листочки имеют гексагональную форму и располагаются не параллельно поверхности роста, а немного косо, так что пластинки предыдущего слоя частично перекрываются пластинками последующего слоя наподобие

а у Mytiloidea и Pterioidea слагает как внутренний так и средний слои раковины (Taylor et al., 1969).

– *Столбчатый или линзовидный перламутр*. Во всех сечениях видны вертикальные колонки табличек, расположенных одна над другой. Высота такого штабеля пластинок достигает 20-30 мкм. В средней части они примерно одинаковые, а к краям размер табличек обычно уменьшается, и тогда форма колонны приближается к линзовидной. Перламутр этой текстуры обычно развит в среднем слое раковины и встречается у Nuculoidea, Trignoidea

дранки (рис. 11). Внутри одного прослоя одновременно образовавшихся пластинок направление их длинных осей остается параллельным друг другу, но в других участках оно может изменяться, из-за чего общий вид листоватой структуры в радиальном срезе дает довольно неправильную картину. Листочки могут располагаться параллельно внутренней поверхности раковины, либо быть косо наклонены к ней и даже сто-

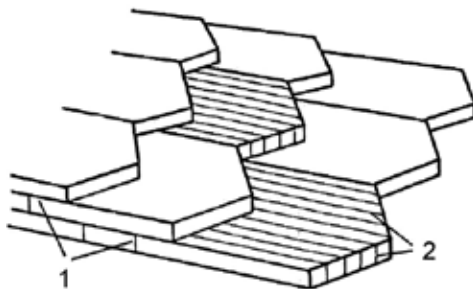


Рис. 11. Блок-диаграмма правильной листоватой структуры: а – межкристаллическая матрица; б – внутрикристаллическая матрица.

ять почти вертикально. Часто наблюдается чередование направлений внутри одного слоя, из-за чего образуются зигзагообразные структуры (Ostreoidea, Pectinoidea). Толстая межпластинчатая матрица, характерная для перламутра, здесь отсутствует, и каждый листочек заключен в чехол межкристаллической матрицы. Размеры листочков могут сильно варьировать: длина достигает 10–15 мкм, ширина 3–5 мкм, толщина 0.2–0.5 мкм. Листоватая структура характерна для кальцитовых раковин Ostreoidea, Pectinoidea, Anomioidea, Limoidea (Taylor et al., 1969; Carter, 1990).

Дж. Картер с соавторами (Carter, 1990) различают:

- *правильную листоватую* (regular foliated);
- *полу-листоватую* (semi-foliated) структуры; последняя отличается более неправильными листочками.

**9. Перекрещенно-пластинчатая** наиболее сложная и совершенная структура, широко распространенная у двустворок и гастропод. Всегда сложена арагонитом и составлена пластинами нескольких порядков, в соседних пластинах первого порядка пластины второго порядка ориентированы в противоположных направлениях (рис. 12). Крупные пластины обычно направлены перпендикулярно поверхности раковины и в плане вытянуты вдоль линий нарастания. Однако при наличии радиальной ребристости пластины более сложно изогнуты, оставаясь перпендикулярными фронту роста у края раковины. Внутри пластины первого порядка ориентировка пластин второго порядка меняется таким образом, что в любом сечении они остаются скрещенными (наружный и средний слои Arcidae, Limopsidae, Glycimeridae, Carditidae, Lucinidae, Cardiidae, большинства Veneridae, Tellinidae, Donacidae и др.).

Среди перекрещенно-пластинчатых типов структуры Дж. Картер (Carter, 1990) различает:

- *простую* (simple crossed-lamellar), в которой элементами второго порядка являются более или менее правильные пластины;

- «*палочковидную*» (rod-type crossed-lamellar), где структурами второго порядка являются короткие овальные или прямоугольные удлиненные элементы;

- *скрещенно-листоватую* (crossed foliated), составленную из блоков листочков кальцита с правильно чередующейся ориентировкой;

- *скрещенно-полулистоватую* (crossed semi-foliated) то же, но с хуже сформированными элементами второго порядка.

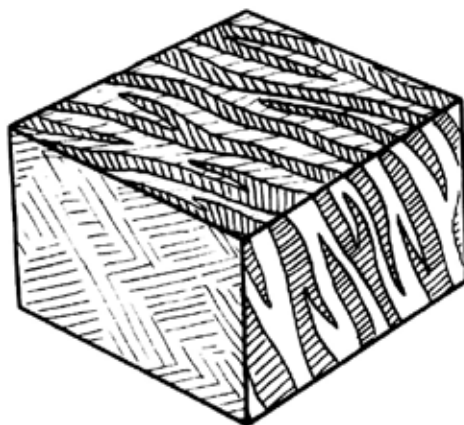


Рис. 12. Блок-диаграмма простой перекрещенно-пластинчатой структуры.

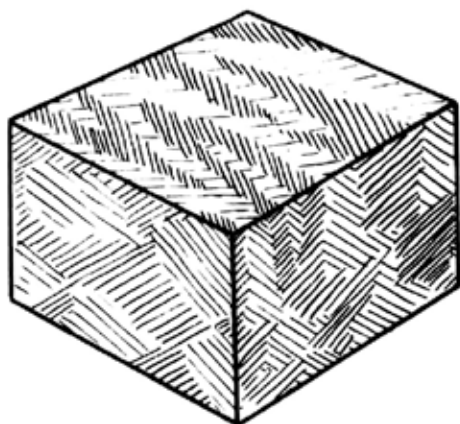


Рис. 13. Блок-диаграмма сложной перекрещенно-пластинчатой структуры с блоковой текстурой.

– *конусная*; пластины формируют вертикальные столбы конусов, вложенных друг в друга (структуру cone-in-cone) (рис. 14);

– *мелкая сложная перекрещенно-пластинчатая*; Дж. Картер (Carter, 1990) выделяет эту разновидность (fine complex crossed-lamellar), составленную мелкими блоками, состоящими всего из нескольких пластин второго порядка.

**11. Гомогенная структура**, сложена арагонитом и составлена из мелких гранул со сходной оптической ориентировкой. Отдельные гранулы имеют

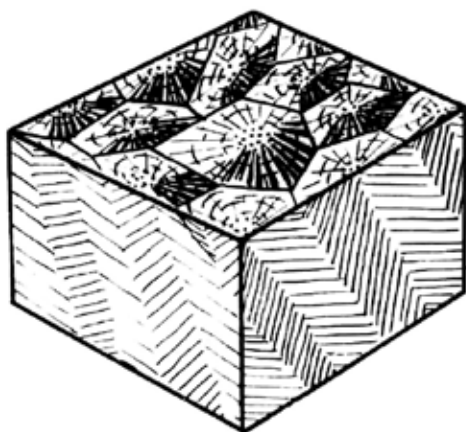


Рис. 14. Блок-диаграмма сложной перекрещенно-пластинчатой структуры с конусной текстурой.

**10. Сложная перекрещенно-пластинчатая.** Составлена теми же пластинами второго порядка, что и предыдущая, но с тремя или более направлениями ориентировки структурных элементов. Формирует обычно внутренний слой тех таксонов, для которых характерна перекрещенно-пластинчатая структура (арциды, люциниды, теллиниды, кардииды и др.). При этом различаются:

– *неправильная (блоковая)*; неправильные блоки пластин чередуются с блоками с иной или противоположной ориентировкой пластин (рис. 13);

удлиненную, линзовидную или неправильную форму и заключены в органические чехлы, их размеры очень изменчивы. Гранулы обычно ложатся параллельно линиям роста, поэтому во внутреннем слое они ориентированы горизонтально, а в наружном могут располагаться косо или вертикально, параллельно фронту роста.

– *Гранулярная* – сложена мелкими гранулами размером 0.3–4.0 мкм.

– *Скрещенно-игольчатая* – сложена удлиненными кристаллитами, размером 0.2–0.3 х

5–10 мкм в каждом сечении вытянутыми в двух или более основных направлениях (иногда дает постепенный переход к перекрещенно-пластинчатым структурам) (некоторые венериды, теллиниды, донациды).

– Неправильная – составлена из элементов сложной неправильной формы размером 0.5–3.0 мкм (некоторые венериды, теллиниды, донациды и др.).

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ МИКРОСТРУКТУРЫ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ СИСТЕМАТИКИ

В ископаемом состоянии вещество раковины как кальцитового, так и арагонитового состава сохраняется довольно долго благодаря защитному действию конхиолиновых чехлов. Первичный состав и строение скелета нередко сохраняются неизменными у кайнозойских и мезозойских форм, а иногда не перекристаллизованные раковины обнаруживают и в палеозойских отложениях. Однако часто арагонит переходит в более устойчивый кальцит или может замещаться другими минералами. Но и в таких случаях реликты первичной структуры часто сохраняются в некоторых участках раковины или гнездах (Carter, 1990).

Признаки микроструктуры, которые удается использовать в качестве характерных для определенных таксономических групп, чаще всего связаны со строением наружного слоя. По-видимому, это определяется особенностями онтогенетического развития структуры: наружный слой, позже появляющийся в онтогенезе, легче изменяется при филогенетических перестройках.

Характер микроструктуры среднего и внутреннего слоев раковины обычно более стабилен, а наблюдаемые различия в строении этих слоев (переход перекрещенно-пластинчатых структур в гомогенные, текстурные различия сложной перекрещенно-пластинчатой структуры) часто не могут служить таксономическими признаками, так как встречаются вместе у разных экземпляров одного вида или замещают друг друга внутри одной раковины.

Даже в тех случаях, когда набор структур у разных таксонов оказывается одинаковым, они могут существенно отличаться пространственной ориентировкой элементов. Для примера кратко рассмотрим строение раковины трех семейств:

**Arcidae.** Представители всего надсемейства Arcasea характеризуются довольно стабильным строением раковины, в основном сложенной лишь двумя типами микроструктуры – перекрещено-пластинчатой структурой наружного и среднего слоев и сложной перекрещено-пластинчатой – внутреннего. Такое строение очень широко распространено среди разных не родственных групп двустворок. При этом ориентировка пластин первого порядка в наружном слое у изученных представителей семейства сильно

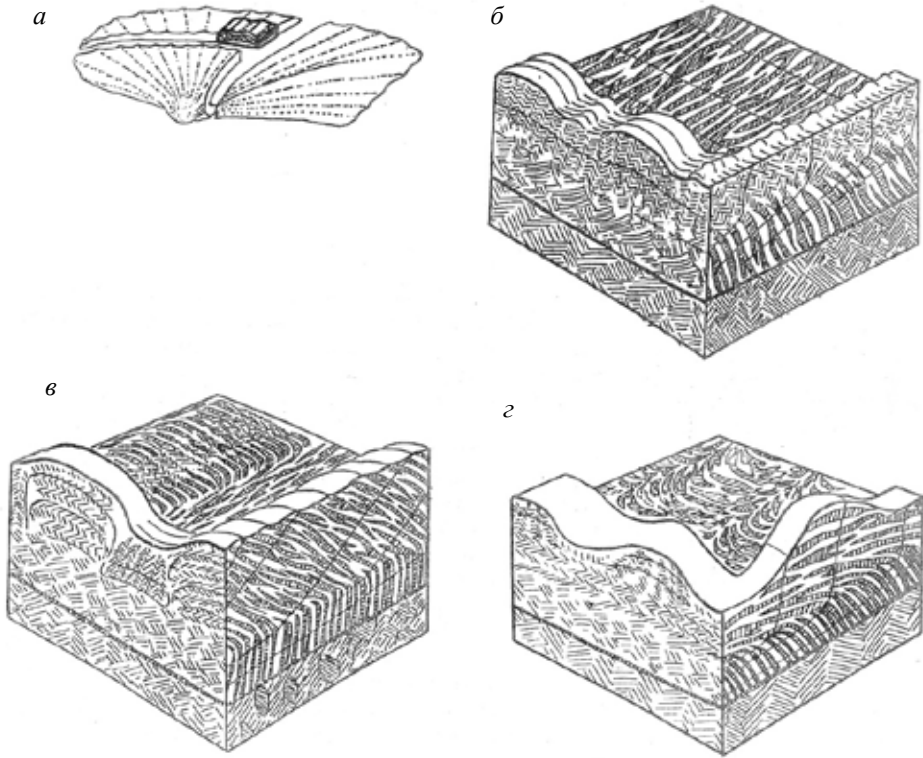


Рис. 15. Строение раковины у представителей надсемейства Arcidae: *a* – схема ориентировки основных срезов раковины и расположения участка, показанного на блок-диаграммах; *б* – блок-диаграмма участка раковины *Arca* и *Barbatia*; *в* – блок-диаграмма участка раковины *Anadara* и *Trisidos*; *z* – блок-диаграмма участка раковины *Acar*.

варьирует, формируя наружную скульптуру (рис. 15), и эти различия также могут служить важными признаками для различия таксонов. Так, у представителей родов *Arca* и *Barbatia* пластины первого порядка наружного слоя как в ребрах, так и в межреберных промежутках имеют радиальную ориентировку (рис. 15,б). У *Anadara* и *Trisidos* те же пластины радиально направлены только в межреберных промежутках, а в ребрах ориентированы концентрически и наклонены к макушке (рис. 15,в). У представителей рода *Acar* напротив, ориентировка, близкая к радиальной наблюдается в ребрах, а в межреберных промежутках пластины ложатся почти горизонтально, параллельно поверхности раковины (рис. 15,з).

**Cardiidae.** По строению раковины, и в первую очередь ее наружного слоя кардииды, четко подразделяются на четыре группы (рис. 16). Наиболее простым строением характеризуется большая группа тепловодных родов (*Cardium*, *Bucardium*, *Europ-cardium*, *Trachycardium*, *Acrosterigma*, *Mexicardia*, *Phlogocardia*, *Laevicardium* и *Papyridea*). Вторично, в результате редукции наружного слоя, к такому же строению приходят неогеновые

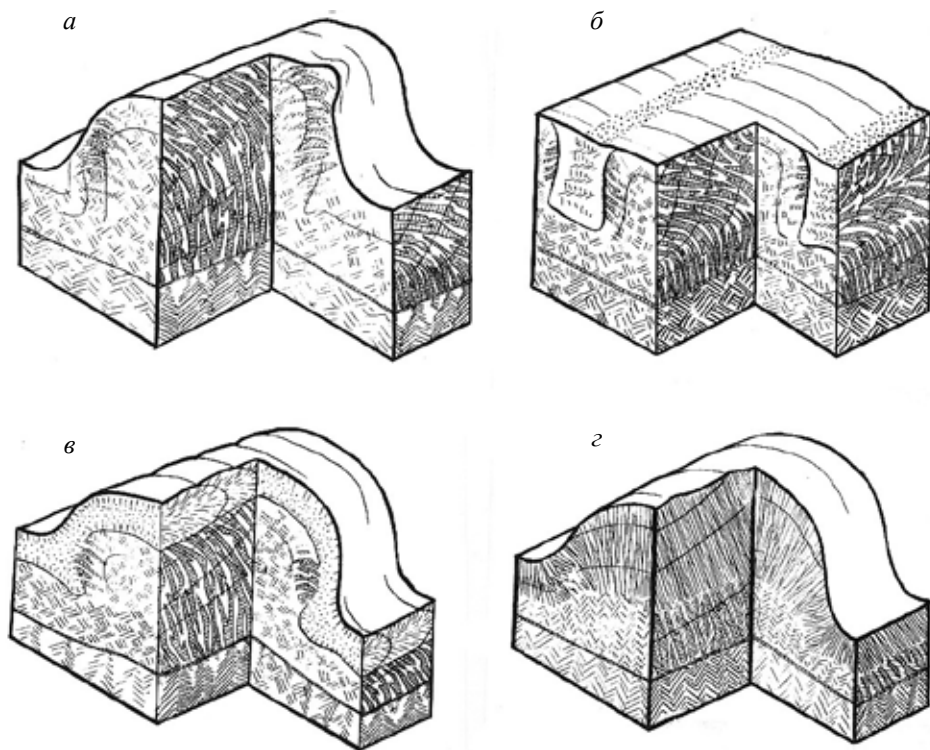


Рис. 16. Строение раковины у представителей семейства Cardiidae: *а* – блок-диаграмма участка раковины у представителей подсемейств *Cardiinae* и *Lymnocardiinae*; *б* – блок-диаграмма участка раковины представителей родов *Nemocardium* и *Pratulum*; *в* – блок-диаграмма участка раковины *Fraginae* (*Cerastoderma*); *г* – блок-диаграмма участка раковины рода *Clinocardium*.

солоноватоводные кардииды бассейнов Паратетиса, объединяемые в подсемейство *Lymnocardiinae*,

У представителей родов *Nemocardium* и *Pratulum* раковина сложена теми же типами микроструктуры, но перекрещенно-пластинчатая структура формирует два слоя – наружный и средний, отличающиеся ориентировкой пластин. В среднем слое пластины имеют обычное концентрическое расположение, тогда как в наружном они ложатся почти горизонтально в структуре ребер, а в межреберных промежутках веерообразно расходятся от середины слоя (рис. 16,б).

Третья большая группа кардиид включает представителей тропических родов (*Fragum*, *Corculum*, *Trigoniocardia*) и родов тетисного происхождения (*Acanthocardia*, *Parvicardium*, *Plagiocardium*, *Loxocardium*, *Orthocardium* и *Cerastoderma*). Раковина у них также трехслойная, но наружный слой имеет составную призматическую структуру и составлен тонкими фиброидными призмами, расходящимися веерообразно от середины слоя (рис. 10,в). Иногда (у *Acanthocardia*) эти фиброидные призмы образуют элементы

высшего порядка – мегапризмы, лежащие горизонтально. У некоторых *Acanthocardia* и *Cerastoderma* во внешней части этого слоя имеется еще дополнительный прослой перекрещенно-пластинчатой структуры.

Наконец, северотихоокеанские и арктические кардииды родов *Clinocardium* и *Serripes* отличаются своеобразным строением с мощным наружным слоем фиброидно-призматической структуры. Призмы ориентированы перпендикулярно наружной поверхности, слегка наклонены к макушке, прямые или изогнутые в структуре ребра. Они имеют субквадратное или более неправильное сечение и при максимальных увеличениях иногда видно, что они составлены из более мелких элементов, направленных к середине призмы. Иногда в той же раковине элементы, составляющие призмы, не видны, и призмы кажутся цельными. Пластины среднего слоя часто плохо сформированные, неясные.

Проведенная ревизия этого семейства показала, что рассмотренные группы являются естественными и их можно рассматривать в ранге подсемейств (*Cardiinae*, *Protocardiinae*, *Fraginae* и *Clinocardiinae*). Такая группировка родов подтвердилась и при изучении анатомии кардиид (данные Я.И. Старобогатова).

**Tellinidae.** Раковина всех изученных теллинид имеет три основных слоя, часто с дополнительными подслоями (рис. 17), строение которых варьирует даже внутри родов. Внутренний слой под оптическим микроскопом обычно выглядит гомогенным, а под электронным оказывается неправильно гранулярным, реже скрещенно-игольчатым. Часто во внутреннем слое присутствуют прослои неправильной призматической структуры.

Средний слой у большинства изученных видов имеет два подслоя: нижний гомогенный и верхний – перекрещенно-пластинчатый, причем пластины обычно неправильные, короткие, не всегда четко различимы.

Наружный слой обычно тонкий и чаще всего составлен фиброидными призмами, наклоненными в сторону макушки (рис. 17,б). При максимальных увеличениях иногда видно, что фиброидные призмы могут иметь сложное строение. У *Peronidia planata* они построены из коротких элементов, сходящихся к центру призмы, у других видов – образованы из поперечных элементов. Такое строение характерно для большинства изученных видов теллинид средиземноморской области. Среди них некоторые отличия наблюдаются у *Angulus tenuis* и *A. nysti*, у которых мелкие призмы наружного слоя собраны в мегапризмы. У последнего вида, кроме того, отсутствует гомогенная структура: средний слой перекрещенно-пластинчатый, внутренний сложный перекрещенно-пластинчатый с прослоями призм (рис. 17,в). У видов рода *Arcopagia* и у *Moerella donacina* наружный слой более мощный, и у последнего вида призмы расходятся не от верхней части слоя, а от его середины.

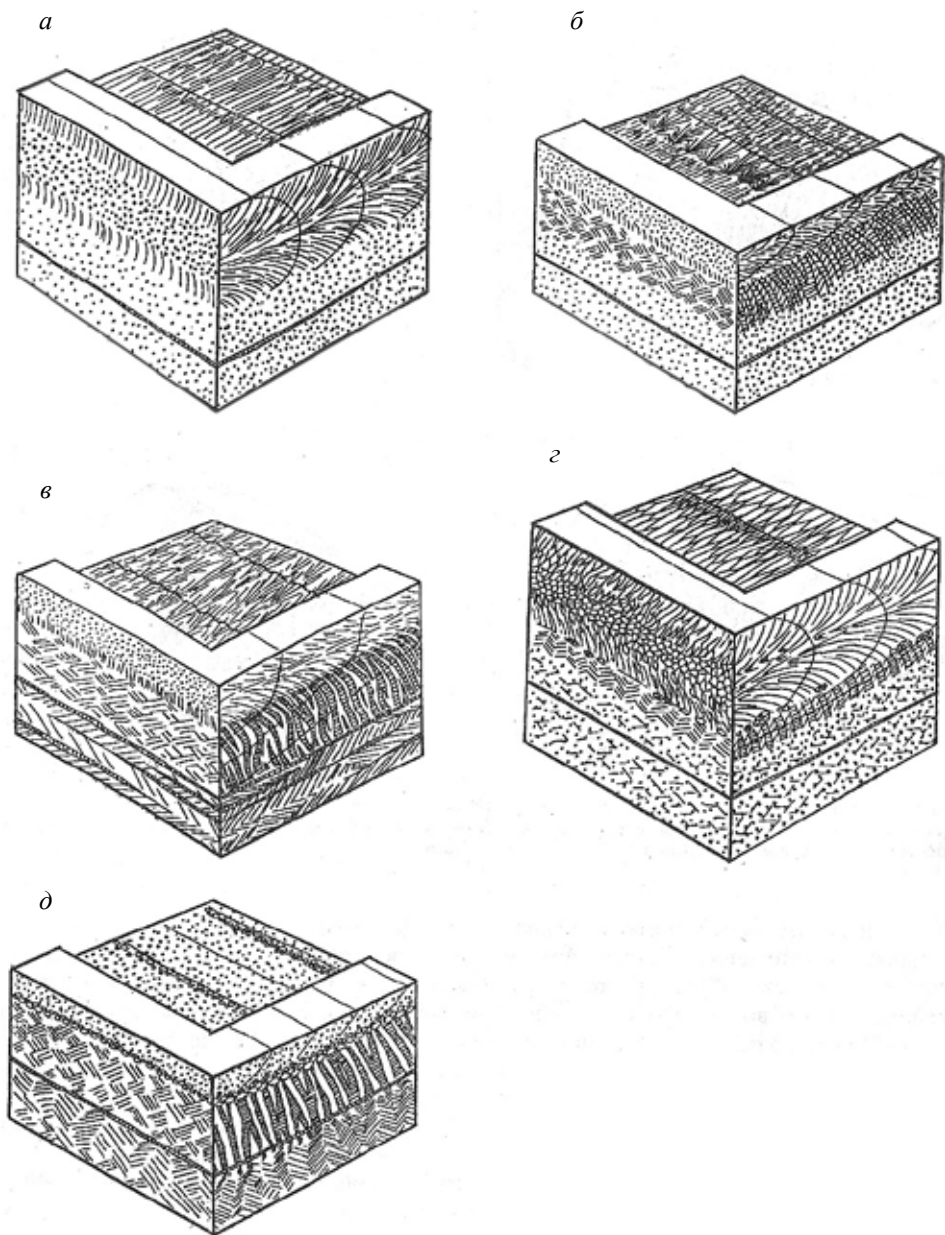


Рис. 17. Строение раковины у представителей семейства Tellinidae: а – блок-диаграмма участка раковины *Tellina radiata*; б – блок-диаграмма участка раковины представителей родов *Angulus*, *Moerella*, *Peronidia*, *Quidipagus*; в – блок-диаграмма участка раковины *Angulus nysti*; г – блок-диаграмма участка раковины *Megaxinus*; д – блок-диаграмма участка раковины *Macoma*.



Микроструктурные отличия теллинид из других зоогеографических областей еще более значительны. Так, центральноамериканский вид *Tellina radiata* отличается отсутствием перекрещено-пластинчатой структуры и мощным наружным наружным слоем составной призматической структуры фиброидной без мегапризм, с тонкими фиброидными призмами, веерообразно расходящимися от середины слоя (рис. 17,а). У дальневосточных видов, выделенных в род *Megangulus* Afshar, 1969 (*M. venulosa*, *M. lutea*) мощный наружный слой сложной составной призматической структуры сложен неправильными веерообразно расположенными призмами первого порядка без мегапризм (рис. 17,з).

Все изученные представители рода *Macoma* (подсемейство Macominae) отличаются от описанных выше теллинид отсутствием гомогенной структуры. Средний слой у них – перекрещено-пластинчатый с радиально ориентированными хорошо сформированными пластинами, внутренний – сложный перекрещено-пластинчатый блоковой текстуры, иногда с прослоями призм. Наружный, если отличается по структуре от среднего, тонкий и сложен округлыми сферулитами, очень мелкими у наружной поверхности и более крупными внизу у границы со средним слоем.

При таком разнообразии наблюдаемых структур 45 изученных раковин 28 видов и 16 родов явно недостаточны, чтобы реально оценить возможности использования признаков микроструктуры и их значения для уточнения системы теллинаций.

Более подробно строение этих и других групп моллюсков рассматривалось в специальных работах (Bögglid, 1930; Taylor et al., 1969; Попов, 1977, 1986, 1992; Carter, 1980, 1990 и др.).

Можно заключить, что среди двустворчатых моллюсков более древние, примитивные группы отличаются более стабильным строением раковины. Так, большинство палеотаксондных моллюсков, почти все арциды, глицимериды, кардитиды имеют сходную микроструктуру. Отличия наблюдаются лишь в относительном развитии слоев, рисунке внутренней ребристости, прослеживаемых на срезах раковины. Люциниды – наиболее древние из гетеродонтных моллюсков – также характеризуются относительно небольшими вариациями структуры (за исключением нескольких отличающихся групп – *Anodontia*, *Linga* и *Lucinoma*). У кардиид наблюдается несколько характерных типов микроструктуры, которые хорошо укладываются в рамки представлений об их системе. Наиболее разнообразное строение имеют эволюционно молодые, процветающие ныне группы двустворчатых моллюсков – венероидеи и теллиноидеи. Раковина представителей этих групп нередко построена 4–5 типами микроструктуры, варьирование которых иногда наблюдается внутри родов и даже видов.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблема происхождения жизни и становления биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Золотарев В.Н.* 1989. Склеро-хронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 112 с.
- Попов С.В.* 1977. Микроструктура раковины и систематика кардиид // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 153. 124 с.
- Попов С.В.* 1983. Позднекайнозойские и современные двустворчатые моллюски семейства Carditidae СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 203. 120 с.
- Попов С.В.* 1986. Микроструктура раковин двустворчатых моллюсков семейства Veneridae / Палеоген-неогеновые двуств. молл. Дальнего Вост. и Вост. Паратетиса. Ред. А.И. Кафанов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 47–64, 116–117.
- Попов С.В.* 1992. Микроструктура раковины некоторых групп двустворчатых моллюсков // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 245. 46 с.
- Bandel K.* 1990. Shell structure of the Gastropoda excluding Archaeogastropoda / Ed. J.G. Carter. Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. N.-Y.: Van nostrand Reinhold. P. 117–136.
- Böggli O.B.* 1930. The shell structure of the mollusks // Kgl. danske vid. seleskal. Skr. Ser. 9. V. 2. № 2. P. 232–325.
- Carter J.G.* 1980. Guide to bivalve shell microstructures / Eds D.C. Rhoads, R.A. Lutz. Skeletal growth of aquatic organisms. N.Y.: Plenum. Pt B. P. 645–670.
- Carter J.G.* 1990. Evolutionary significance of shell microstructure in the Palaeotaxodonta, Pteriomorpha and Isofilibranchia (Bivalvia: Mollusca) // Ed. J.G. Carter Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. N.-Y.: Van nostrand Reinhold. P. 135–296.
- Hall C.A., Dollase W.A., Corbató C.E.* 1974. Shell growth in *Tivela stultorum* (Mawe, 1823) and *Callista chione* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia): annual periodicity, latitudinal differences, and diminution with age // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 15. № 1. P. 33–61.
- Popov S.V.* Composite prismatic structure in bivalve shell // Acta paleontol. Polon. 1986. V. 31. № 1–2. P. 3–26.
- Taylor J.D., Kennedy W.J., Hall A.* 1969. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia: introduction. Nuculacea-Trigonacea // Bull. Brit. mus. natur. hist. Zool. suppl. № 3. P. 1–125.
- Yonge C.M.* 1969. Functional morphology and evolution within the Carditacea (Bivalvia) // Proc. malacol. soc. London. V. 38. P. 493–527.

## **FORMATION OF BIVALVIA SHELLS AND THEIR MICROSTRUCTURE**

**S.V. Popov**

The anatomic structure of a bivalve mantle, responsible for growing of a carbonate shell, ontogenic features of growth, formation of rhythmical and casual layers are described. Different types of microstructure, observed at optical and electronic magnifications, are illustrated by block - diagrams. Based on the material from different systematic groups of Bivalvia, possibilities of microstructure variations for taxonomic tasks are discussed.

*Key words:* Bivalvia, structure of a shell, types of a microstructure, ontogenetic variations.

УДК 564.53

## **ОСОБЕННОСТИ ПОСТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА АММОНОИДЕЙ**

© 2014 Т.Б. Леонова

*Палеонтологический институт им А.А. Борисяка РАН*  
*tleon@paleo.ru*

В статье дан обзор современных данных по строению скелета аммоноидей. Рассмотрены изменения в строении и способах формирования отдельных структур (стенок раковины, начальных камер (с просифоном и цекумом), сифона, перегородок, челюстного аппарата) в процессе эволюции группы. Даны варианты морфо-функциональной интерпретации особенностей строения этих структур. Обозначены перспективные направления в изучении скелета аммоноидей.

Механизм образования раковины у цефалопод, как и у других моллюсков, относится к так называемому «матрицируемому» типу биоминерализации, т. е. первоначально образуется органическая матрица, в пустотах которой возникают минеральные кристаллиты, которые постепенно растут и замещают окружающую их органику. Матрица контролирует, с одной стороны, выведение и связывание кальция в молекулярной и кристаллической формах, а с другой стороны, объединение минеральных частиц в определенные структуры (Барсков, 1988). В конечном счете, органическая матрица, продуцируемая клетками мантии, определяет форму и особенности строения раковины.

Наиболее распространенной у аммоноидей была раковина в виде спирали, свернутой в одной плоскости (так называемая мономорфная раковина). У самых древних представителей подкласса спираль неплотно свернута, с в центре имелось зияние больших или меньших размеров (рис. 1,а–в). У большинства палеозойских и мезозойских аммоноидей дорсальная стенка последующего оборота плотно прилегала к вентральной стенке предыдущего, и никакого зияния не наблюдалось (рис. 1,г–ж). Вместе с этим, в пределах подкласса встречаются и «неправильно» завитые раковины: ба-

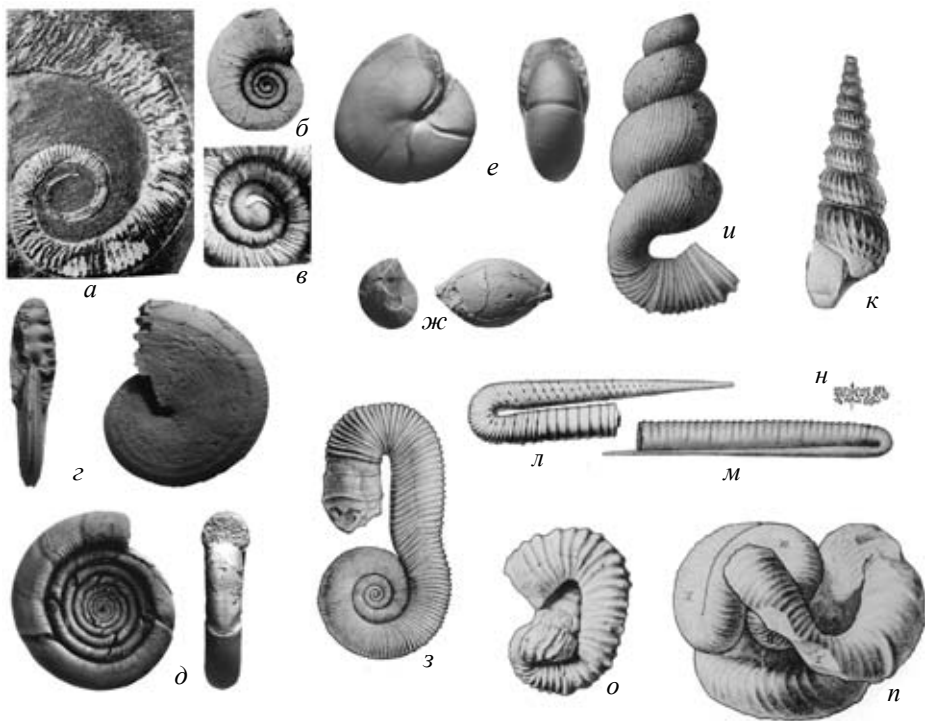


Рис. 1. Форма раковины аммоноидей: *а–е* – мономорфные раковины, 7–13 – гетероморфные раковины; *а* – *Anetoceras* ( $D_1$ ); *б*, *в* – *Mimagoniatites* ( $D_2$ ) (по Богословский, 1969); *г* – *Medlicottia* ( $P_1$ ); *д* – *Eothinites* ( $P_1$ ); *е* – *Cardiella* ( $P_1$ ); *ж* – *Neocrimites* ( $P_1$ ) (фото автора); *з* – *Macrosaphites* ( $K_1$ ); *и* – *Bostrychoceras* ( $K_2$ ); *к* – *Turillites* ( $K_2$ ); *л* – *Hamulina* ( $K_1$ ); *м* – *Ptychoceras* ( $K_1$ ); *н* – лопастная линия *Anahamulina* ( $K_1$ ); *о* – *Nostoceras* ( $K_2$ ); *п* – *Nipponites* ( $K_2$ ) (по Arkell et al., 1957).

шенковидные, клубкообразные, развернутые, в виде изогнутых трубок и пр. – так называемые гетероморфы (рис. 1, *з–п*), которые были распространены в мезозое. Нужно отметить, что раковины с нестандартным строением неоднократно возникали в истории подкласса. Впервые небольшие отклонения появились у некоторых палеозойских аммоноидей. Очень редко у них наблюдалось треугольное навивание спирали в одной плоскости. В качестве примера можно привести несколько родов позднедевонских климений (*Soliclymenia*, *Wocklumeria* и др.). У каменноугольных гониатитов треугольное навивание отмечено (хотя бы на молодых стадиях) в нескольких семействах (*Schistoceratidae*: *Paralegoceras*, *Diabaloceras*; *Orulganitidae*: *Kayutoceras* и др.). Серцевидную форму раковины на взрослых оборотах имели пермские циклолобины (*Cardiella*, рис. 1, *е* и *Hyattoceras*). Гетероморфы в общепринятом смысле появлялись трижды в течение мезозоя: в конце триаса, в середине юры (поздний байос – средний келловей) и в конце мела (турон). Появление их связывается с деградацией накануне вымирания

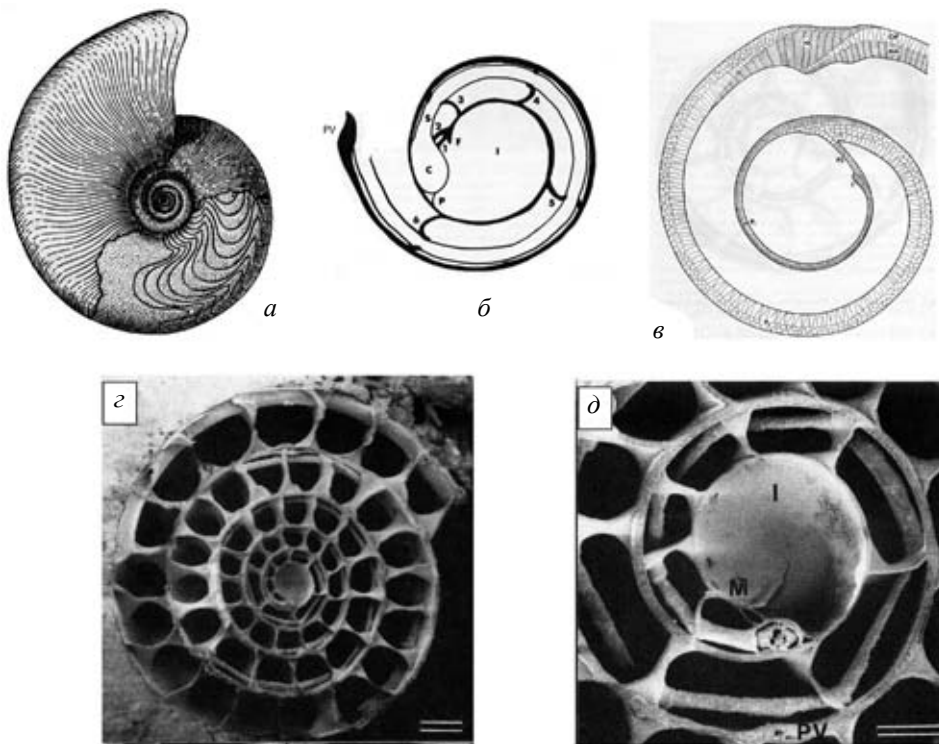


Рис. 2. Строение раковины Ammonoidea: *a* – жилая камера и фрагмокон (с септами); *б* – внутренние структуры аммонителлы (I – протоконх, 1–6 – первая-шестая перегородки, C – цекум, P – просифон, S – сифон, PV – первичный валик) (по Landman et al., 1999); *в* – микроструктура стенки аммонителлы: P – призматический слой, PS – первая септа, NC – перламутровый слой первичного валика, NA – перламутровый слой постэмбриональной раковины, OP – наружный призматический слой постэмбриональной раковины (по Birkelund, 1981, fig. 2); *з*, *д* – внутреннее строение начальных оборотов *Glaphyrites* sp. (по Landman et al., 1999), *з* – масштабная линейка 500 мкм, *д* – масштабная линейка 200 мкм (I – протоконх, PV – первичный валик, M – отпечаток мускула).

крупных групп (например, цератитов в конце триаса) или же с экологической специализацией (Shevyrev, 2005). В задачу этой статьи не входит обсуждение причин появления подобных «аномалий».

Структурно и функционально раковина аммоноидей делится на две части: фрагмокон, или гидростатический аппарат, поплавок, и жилая камера, в которой помещалось тело моллюска. В более распространенном мономорфном типе раковины, представленной шестью-двенадцатью оборотами, фрагмокон составлял основную часть, т.е. несколько оборотов. Жилая камера занимала от 0.5 до двух оборотов (рис. 2,*a*).

Фрагмокон состоял из многочисленных камер, которые были заполнены газовой-жидкостной смесью, причем камеры первых оборотов были полностью лишены жидкости. Главная функция фрагмокона заключалась

в поддержании нейтральной плавучести животного, что осуществлялось путем изменения веса жидкости в камерах. Эта функция (откачка части жидкости или изменение ее удельного веса) осуществлялась с помощью особых структур: сифона и выстилающих пористых тканей внутри камер.

Формирование раковины начиналось в яйцевых оболочках. Яйца аммоноидей в отличие от современных наутилусов были очень мелкими, от 0.5 до 2.5 мм в диаметре (у современного наутилуса 10–30 мм). Все внутрияйцевые структуры секретировались раковинной железой, поскольку дифференцированная мантия на этой стадии еще не была образована. Многочисленные исследования (Захаров, 1972; Landman et al., 1996; Shigeta et al., 2001 и др.) показали, что сначала формировалась начальная камера, или протоконх (рис. 2,б). Это образование шаровидной, продолговатой, каплевидной, бутылкообразной формы диаметром от 0.20 до 2.0 мм служило первой поплавковой камерой. Самые крупные протоконхи известны у девонских анарцестид и агониатитид (диаметр 0.9–2.0 мм) (Богословский, 1969), у каменноугольных и пермских пролеканитид протоконхи также крупные или средние (0.6–1.1 мм) (Богословская, 1959), у гониатитид и мезозойских аммонитов они мелкие или средние (0.20–0.70 мм) (Богословская, 1959; Друщиц, Хиами, 1970). Несмотря на то, что в целом наблюдается определенная тенденция к уменьшению размеров протоконха в процессе эволюции, выявить четкий тренд не удастся. Например, представители подотряда *Cyclolobina* (пермь), наиболее сложноорганизованные из палеозойских аммоноидей, имели достаточно крупные протоконхи (диаметром 0.6–0.8 мм), в то время как их предки из семейства *Glaphyritidae* (подотряд *Goniatitina*) (карбон) характеризовались более мелкими размерами начальных камер (0.4–0.5 мм).

Следом за протоконхом начинал формироваться цекум – шаровидное или каплевидное (с вариантами) образование около 0.1 мм диаметром. Цекум – это начало сифона – трубки, которая пронизывала все камеры раковины. Цекум прикреплялся к внутренней поверхности протоконха особой структурой, не очень удачно названной просифоном (рис. 2,б). Эта прикрепительная структура могла быть представлена связкой в виде лент или нитей, в наиболее сложном виде конусом (бокаловидной или чашевидной формы разной глубины), и в некоторых случаях – кожухом, оболочкой, окружавшей конус (Захаров, 1972). Положение цекума (весь целиком или частично внутри протоконха), его форма, а также длина связок могла сильно варьировать даже у особей одного вида. Исследованиями М.Ф. Богословской (1959) и Ю.Д. Захарова (1972) было показано, что у палеозойских форм глубокий конус практически не встречается, тогда как у мезозойских и, особенно, меловых эта структура обычна и имеет сложное строение. Группой зарубежных исследователей (Landman et al., 1999) были изучены образцы *Glaphyrites* уникальной сохранности из верхнего карбона Оклахомы без породы внутри раковины. Все внутренние структуры можно было наблюдать в трехмерном

виде. На опубликованных фотографиях хорошо виден эллиптический цекум и короткий изогнутый просифон. Короткий септальный воротник отходит от просепты в двух направлениях: вперед и назад (рис. 2,з, д).

Следующим по времени образования структурным элементом была просепта – первая перегородка, отделявшая протоконх (первую воздушную камеру или поплавок) от жилой камеры. Первая перегородка всегда резко отличалась от последующих. Микроструктурно она была образована призматическим слоем, тогда как септы на постэмбриональной стадии состояли практически всегда из перламутрового слоя. Линия прикрепления просепты к раковине (лопастная линия) могла быть почти прямой (у самых древних девонских), латиселлятной – с широкими седлами на вентральной и дорсальной сторонах – (почти у всех палеозойских и части триасовых), или ангустиселлятной, с узкими седлами (у большинства мезозойских аммонитов). На второй перегородке на месте седел развивались лопасти, на следующих перегородках они делились, углублялись, меняли простые очертания на сложные. В целом число лопастей и порядок их образования определяют основные таксоны аммоноидей.

Юная особь, вылупляясь из яйца, имела протоконх с цекумом и просифоном, а также первую септу, отделяющую поплавок от жилой камеры, занимавшей около одного оборота спирали, в конце которого имеется утолщение раковинного слоя – первичный валик (рис. 2,б, в). Эта стадия носит название аммонителлы (Друщиц, Хиами, 1970). Аммонителлы палеозойских отрядов аммоноидей имеют такое же строение как и мезозойские аммониты. Размеры аммонителлы у разных групп колеблются от 0.6 до 2.2 мм, обычно они находятся в прямой зависимости от размеров протоконха.

Микроструктура стенки раковины аммонителлы описывалась многими исследователями (Друщиц, Хиами, 1970; Kulicki, 1979; Birkelund, 1981; Друщиц, Догужаева, 1981; Landman et al., 1996; Tanabe et al., 2008 и др.). Стенка эмбриональной раковины была очень тонкой, всего несколько микрон. Мнения исследователей о числе составляющих ее слоев расходятся, их число называется от одного до пяти, но все авторы отмечают ее призматическую структуру (рис. 2,в, 3,а, б). По-видимому, большое значение здесь имеет сохранность исследуемого материала. К. Танабэ и др. (Tanabe et al., 2008) выделяют три группы эмбриональных раковин, имеющих двух или трехслойную стенку. Первая группа имеет очень тонкую стенку, состоящую из внутреннего призматического и внешнего гомогенного слоя, причем внешний слой практически отсутствует в начальной камере и увеличивается в толщину у устья. Вторая группа с трехслойной стенкой, состоящей из внутреннего призматического, среднего гомогенного и наружного призматического слоев с бугорками на внешнем слое. В третьей группе средний слой отсутствует, возможно, он перешел во внутренний призматический или растворился в процессе диагенеза. Первоначально



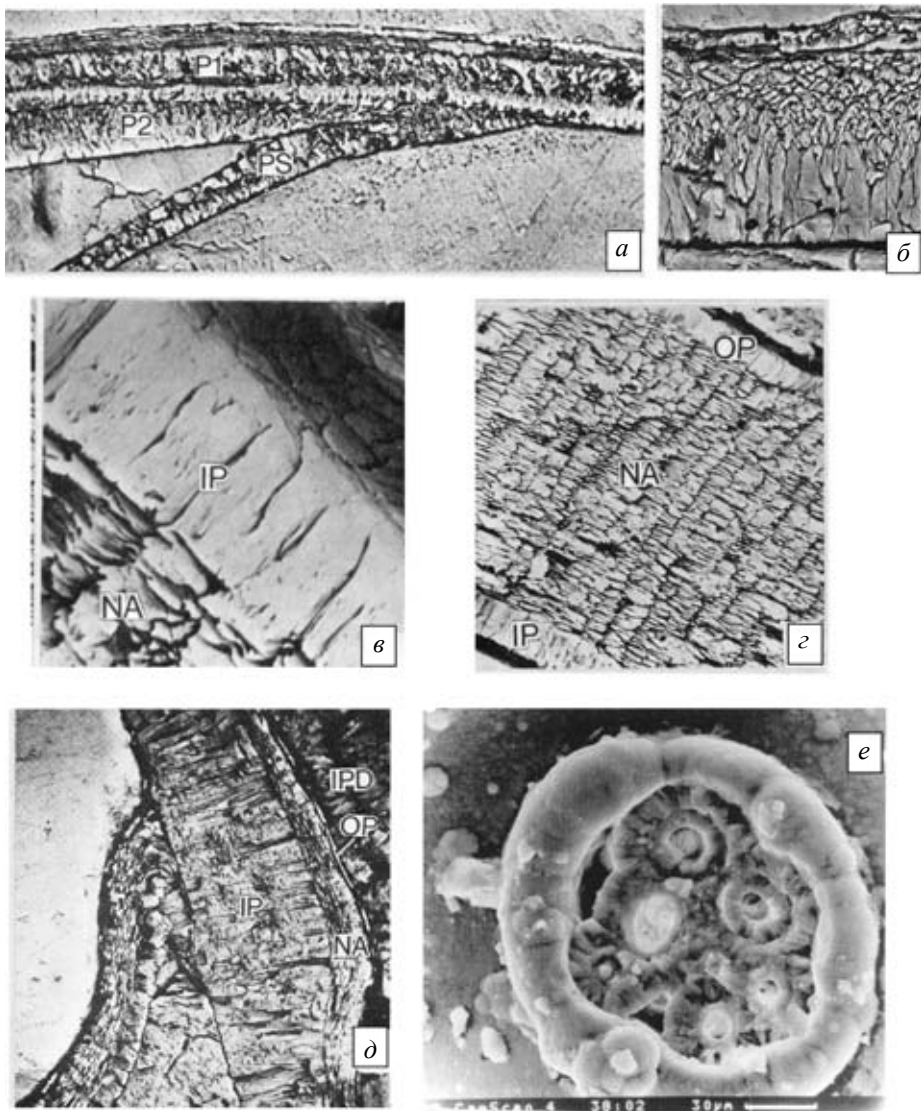


Рис. 3. Строение стенки раковины и сифона аммоноидей: *a*, *б* – *Saghalinites* sp., *a* – призматический слой протоконха (P1 и P2) и его контакт с просептой (PS) (также построенной призматическим слоем) ( $\times 800$ ); *б* – призматический слой аммонителлы ( $\times 3150$ ); *в*, *г* – *Discoscaphites* sp., постэмбриональная раковина, *в* – перламутровый (NA) и внутренний призматический (IP) слои ( $\times 2750$ ), *г* – три основных слоя: перламутровый (NA), наружный (OP) и внутренний (IP) призматические ( $\times 1000$ ); *д* – *Hyporhilloceras* sp., внутренняя часть раковинной стенки с примыкающей септой, дорсальная стенка следующего оборота состоит из одного внутреннего призматического (IP) слоя ( $\times 540$ ) (по Birkelund, 1981, fig. 10, 11); *е* – фосфатизированные кровеносные сосуды в сифоне *Virgatites virgatus*, конец первого оборота ( $\times 3300$ ) (по Barskov, 1996, fig. 2).

аммонителла имела органическую раковину, которая впоследствии обызвестлялась. Среди исследователей имеются разногласия в интерпретации порядка кальцинизации аммонителлы. Одни авторы (Kulicki, Doguzhaeva, 1994) считают, что сначала обызвестлялась наружная часть, потом место прикрепления просепты, а затем остальная часть аммонителлы, другие (Bandel, 1986; Bandel et al., 1982) – что процесс начинался от устья аммонителлы и двигался вспять, третьи (Tanabe et al., 1993) – что первым целиком минерализовался протоконх, а потом уже остальные части. Значительное утолщение стенки раковины наблюдается в конце первого оборота и носит название первичного валика (рис. 2,б, в, д). Эта структура характеризует переход организма к новой стадии онтогенеза, жизни вне яйцевых оболочек. Микроструктурно первичный валик выражен в появлении пластинчатого, перламутрового слоя, который образуется вокруг устья раковины аммонителлы (Друщиц, Догужаева, 1981; Birkelund, 1981 и др.) (рис. 2,б, в). После первичного валика наружная часть раковины (вентральная и боковые стороны) состоит из трех слоев: наружного и внутреннего призматических и пластинчатого (перламутрового) между ними (рис. 3,в, г). Внутренняя часть раковины, соответствующая ее дорсальной стороне, представлена одним призматическим слоем (рис. 3,д). Снаружи раковина покрыта периостракумом – конхиолиновым слоем, который в ископаемом состоянии сохраняется очень редко. Кардинальное отличие аммоноидей от наутилид проявляется уже на стадии аммонителлы, у наутилид протоконх имел колпачковидную форму и состоял из трех слоев: внутреннего и наружного призматических и среднего – перламутрового.

Как уже отмечалось, цекум являлся началом сифона – структуры, характерной для цефалопод вообще и аммоноидей в частности. Сифон представлял собой трубку, являвшуюся выростом задней части мантии, которая проходила через все камеры фрагмокона. Внутри сифона проходили кровеносные сосуды и паренхиматозная ткань (Друщиц, Догужаева, 1981; Barskov, 1996) (рис. 3,е). Сифон строился внутри тела аммонита. Известны находки остатков сифона в жилой камере, имеющего вид конической трубки длиной в две гидростатические камеры. Когда завершалось формирование септы, конхиолиновая оболочка сифона окружалась септальной трубкой и прикреплялась к ней с помощью аннулярных образований (Друщиц, Догужаева, 1974). У большинства аммоноидей положение сифона было краевым вентральным, по крайней мере, в течение большей части онтогенеза. Такое положение наблюдается у всех агониатитид, анарцестид, пролеканитид, почти у всех гониатитид. Исключением являются агатицератиды и талассоцератиды (Shigeta et al., 2001; Voiko, 2005; Леонова, Бойко, 2011), у первых сифон субцентральный на первых четырех оборотах, а у вторых – на первом обороте). У климениид (девон) положение сифона было краевым дорсальным, причем эта инверсия происходила еще на

уровне аммонителлы. У торноцератид (девон–пермь) – положение сифона субцентрального, по крайней мере, на начальных оборотах. У цератитид (триас), филлоцератид, аммонитид и литоцератид (юра–мел) положение сифона часто бывает центральным или субцентрального на первых оборотах, а потом становится краевым вентральным. На хорошо сохранившейся раковине позднекаменноугольного *Glaphyrites* sp. без внутреннего матрикса видно, что в целом вентральный сифон не всегда плотно прилегает к стенке раковины: в конце первого и начале второго оборота он протягивается прямолинейно от септы к септе (Landman et al., 1999). Т. е. там, где он проходит через перегородку, его положение строго вентральное, а внутри камер он несколько отклоняется от стенки раковины (рис. 2, з, д). Возможно, это связано с отсутствием полного набора прикрепительных структур на первых оборотах раковины.

Толщина сифона была, как правило, очень небольшой и составляла на взрослых оборотах не более одной десятой от высоты оборота. Лишь климений обладали необычным сифоном: помимо инвертированного (дорсального) положения он был еще и необычайно толстым (до одной четверти от высоты оборота) (Богословский, 1976).

Конхиолиновая оболочка сифона была полупроницаемой, обмен жидкостью происходил с помощью осмотического давления, а также капиллярным путем, по-видимому, так же, как у современного наутилуса. Вокруг сифона имелся целый ряд дополнительных структур, среди которых наиболее хорошо изучены сифонные трубки и кольца. В литературе употребляется несколько названий для структур, поддерживающих сифон при пересечении им перегородок: сифонные (Богословский, 1976) или септальные трубки (Друщиц и др., 1976; Birkelund, 1981 и др.), сифонные дудки (Богословская, 1959). Эти структуры, как и септы, состояли из перламутрового слоя. На многих примерах показано, что септальные трубки почти у всех аммоноидей первоначально были ретрохоанитовыми, т. е. направленными назад. Такое направление либо сохранялось в течение всего онтогенеза (например, у девонских климений и каменноугольно-пермских пролеканитид), либо менялось на противоположное (вперед), т. е. возникали прохоанитовые трубки. По имеющимся данным прохоанитовые трубки появляются у разных групп палеозойских гониатитов на различных стадиях онтогенеза (от третьего-четвертого оборота до пятого-седьмого), у поздне триасовых цератитов смена происходила на втором обороте, у поздне меловых литоцератид – на первом, у большинства юрских-раннемеловых аммонитид известны только прохоанитовые септальные трубки. В целом процесс перехода от ретро- к прохоанитовым трубкам в ходе филогенеза подкласса постоянно смещался на более ранние стадии (Друщиц и др., 1976).

Септальные трубки сильно различались по длине у разных групп аммоноидей. У климений по этому признаку Б.И. Богословский (1976) вы-

деляет три группы: короткие – около одной четверти длины камеры, средние – около половины и длинные – целая или более длины камеры). Он отмечает, что существует взаимосвязь между длиной септальных трубок и толщиной сифона: в целом более длинным трубкам соответствует более толстый сифон (п/отр. *Goniclymeniina*), у представителей п/отр. *Clumeniina* септальные трубки более короткие и узкие.

Термином соединительные кольца обозначаются органические оболочки сифона, которые секретировались эпителием сифона и располагались между септальными трубками. К их поверхности прикреплялись дополнительные органические мембраны, позволяющие надежно фиксировать положение сифона в камере и герметично закрывать отверстия в септе.

Скульптура. Раковина аммоноидей может быть совершенно гладкой, может нести на своей поверхности поперечные ребра и складки, продольные лиры, бугорки, шипы, воротники и прочие украшения. В настоящее время принято различать два типа скульптуры: собственно скульптура (или грубая скульптура) включает образования, затрагивающая все слои раковины и имеющая отражение на внутреннем ядре, и орнамент (или тонкая скульптура), которая наблюдается только на поверхности раковинного слоя. Орнамент может изучаться только при хорошей сохранности раковины. Оба типа скульптуры имеют большое систематическое значение, особенно на родовом уровне, иногда и на семейственном. Обычно этот признак хорошо выдерживается в одном филетическом ряду и имеет лишь незначительные вариации у последовательных форм.

В последнее время большое внимание уделяется скульптуре эмбриональной раковины или как ее часто называют – микро-орнаментации. Данные, полученные при применении современной техники, сильно отличаются от данных, полученных на световых микроскопах полувековой давности. К настоящему времени имеется представительный материал по мезозойским аммонитам, это объясняется гораздо лучшей сохранностью и обилием находок. Но и по палеозойским аммоноидеям уже опубликован ряд интересных статей. Уже сейчас установлено, что скульптура аммонителлы крупных таксонов отрядного и подотрядного ранга (палеозойских агониатитов, торноцератитов, гониатитов, мезозойских аммонитов) резко различна (рис. 4, *a–u*). У мезозойских аммонитов она представлена округлыми бугорками (Bandel et al., 1982; Landman et al., 2001 и др.). У представителей палеозойских отрядов протоконхи были либо гладкими (гониатиты) (Tanabe et al., 2001), либо покрыты тончайшими поперечными лирами (агониатиты, анарцестиды, торноцератиды) (House, 1965; Klofak et al., 1999; Klofak, Landman, 2010). Ландман и др. (Landman et al., 2001) считают, что тип микро-орнаментации аммонителлы остается неизменным на подотрядном уровне, т. е. является диагностическим признаком для таксонов высокого ранга. Это заключение нуждается в дальнейшей проработке, так

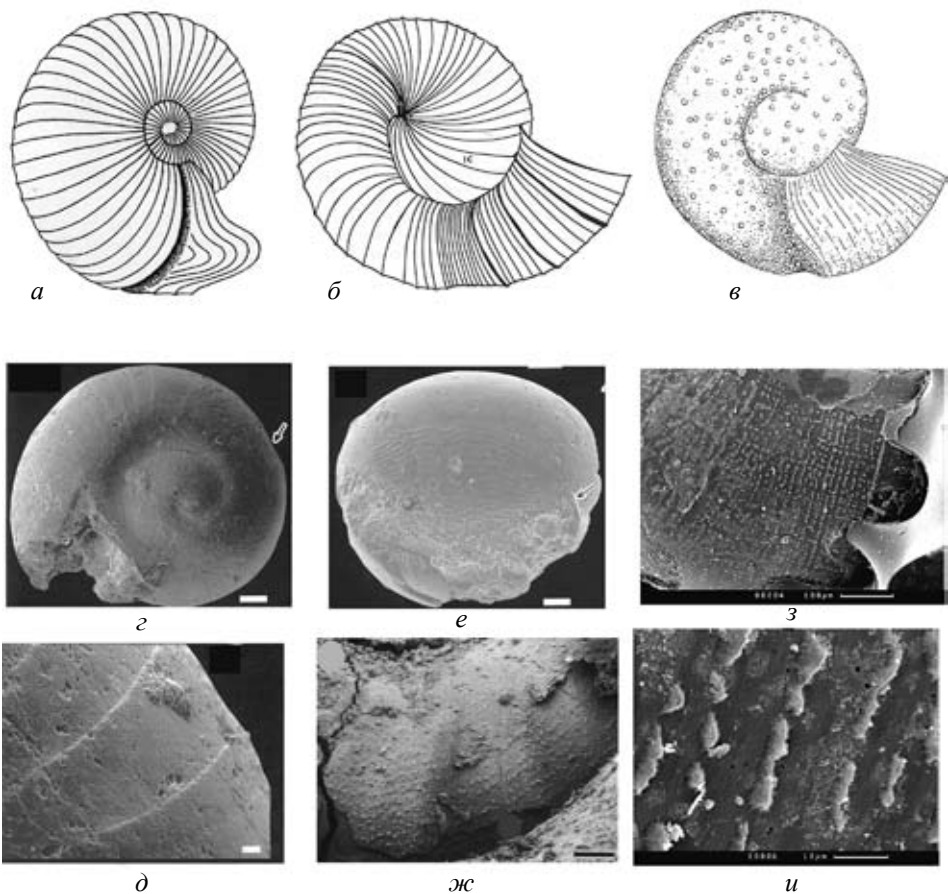


Рис. 4. Скульптура аммонителлы: *а* – торноцератида (House, 1965), *б* – агониатитида (Klofak et al., 1999, fig. 2a), *в* – аммонитида (Klofak et al., 1999, fig. 1a), *г–е* – гониатитида (Tanabe et al., 2001, fig. 1, 2), *ж* – цератида (Landman et al., 2001, fig. 7b), *з, и* – юрского аммонита (ориг.).

как в настоящее время нет данных по ряду отрядов и подотрядов (из палеозойских – это пролеканиты, климении, каменноугольно-пермские торноцератида и большая часть гониатитов).

У взрослого животного в последних одном-двух оборотах находилась жилая камера, в которой размещалось тело моллюска. Оно крепилось к стенкам раковины с помощью мускулов. Передний конец тела со ртом и руками имел выход в устье. Устье раковины могло быть самой разнообразной формы: открытое, суженное, почти закрытое, с киями, с выростами различной формы на боковых и вентральной сторонах. Очень часто наблюдаются резкие изменения в форме оборота на его предустьевом участке: расширение, уплощение, распространены глубокие приустьевые пережимы.

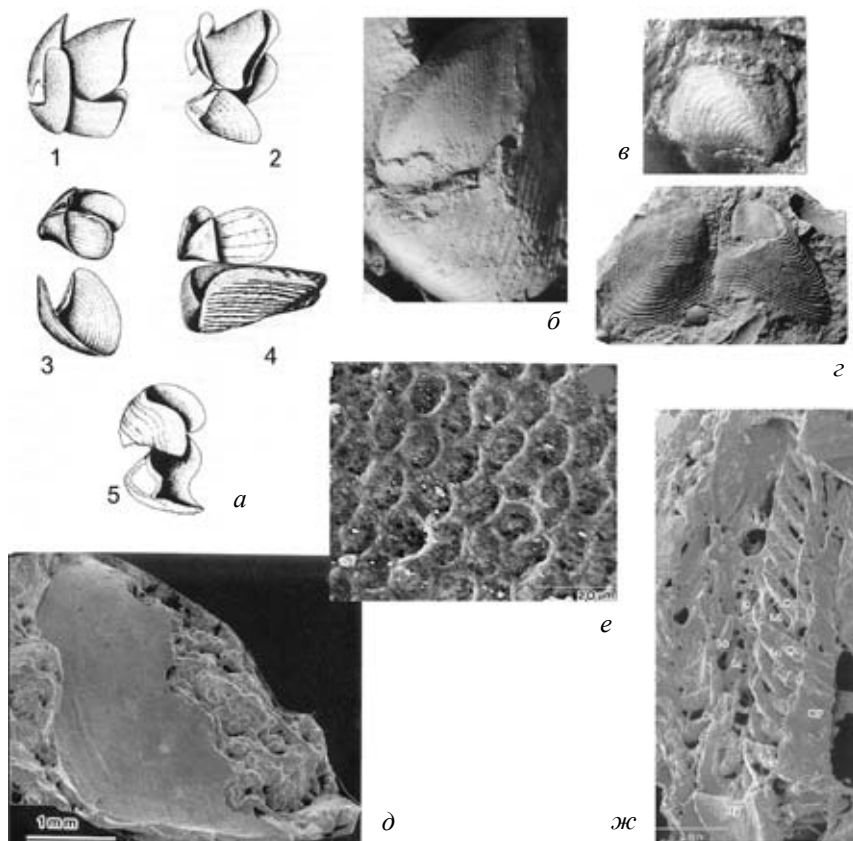


Рис. 5. Челюстной аппарат. *a* – строение челюстного аппарата головоногих: 1 – *Serpia* sp. (совр.), 2 – *Nautilus* sp. (совр.), 3 – *Psiloceras* sp. (н. юра), 4 – *Hildoceras* sp., (н. юра), 5 – *Gaudriceras* sp. (в. мел.) ( по: Lehmann, 1981, fig. 2); *б-с* – позднекаменноугольные гониатиты Южного Урала: *б* – верхняя и нижняя челюсти *Prothalassoceras* sp. ( $\times 15$ ), *в* – верхняя челюсть ( $\times 33$ ), *с* – нижняя челюсть ( $\times 11$ ) (по: Догужаева, 1999, табл. 1); *д-жс* – фосфатизированные челюстные элементы верхнекаменноугольного гониатита из Оклахомы: *д*, *е* – верхняя челюсть, *жс* – радула с семью зубами в каждом ряду (по: Tanabe et al., 2001, fig. 4 (2, 6), fig. 5 (1)).

Иногда в сохранившихся жилых камерах или рядом с ними находят остатки челюстных аппаратов. Поскольку такие находки чаще встречаются у мезозойских аммонитов, они лучше изучены и описаны (Lehman, 1981; Kruta et al., 2011; Tanabe, 2011 и др.). В то же время имеются очень представительные данные и по палеозойским формам (Tanabe, Mapes, 1995; Догужаева, 1999; Tanabe et al., 2001 и др.). Так же как у современных головоногих, у аммоноидей имелись нижняя и верхняя челюсти и радула – терка, покрытая семью рядами зубчиков (в отличие от наутилуса, имеющего «широкую» радулу с девятью рядами зубчиков). У современных цефалопод эти структуры имеют белково-хитиновый состав и располагаются внутри глобулярного органа, называемого буккальной массой, в передней части пищеварительной систе-

мы. С помощью окружающих мускулов челюстной аппарат выполняет свои функции. Внутри жилых камер аммонитов иногда сохраняются фоссилизированные остатки буккальной массы, это особенно интересно, когда можно определить, к какому виду принадлежит раковина. Буккальная масса включает верхнюю и нижнюю челюсти и радулу, но чаще только часть челюстного аппарата. К настоящему времени находки челюстей известны у 43 родов, а радулы – только у девяти (рис. 5,а–ж). Возможно, это связано как с особенностями сохранности, так и с несовершенством методик препарирования.

Недавно Крута и др. (Kruta et al., 2011) на трехмерной модели, созданной при помощи рентгено-томографии жилой камеры гетероморфного аммонита *Vaculites* показали, что в буккальной массе сохранились следующие структуры. Нижняя челюсть с парой кальцитовых пластин (известных как аптихи), разделенных медианной щелью. Пластины покрывают подстилающий хитиновый слой. Верхняя челюсть гораздо меньших размеров, чем нижняя, а на радуле (размером примерно 6х7 мм) имеются мелкие, копьевидные зубчики с высокими краевыми саблевидными зубами. Среди зубчиков радулы видны остатки изопод (ракообразные) и личиночные раковины донных гастропод. Поскольку изоподы живут в водном столбе как зоопланктон, был сделан вполне объективный вывод, что бакулитес тоже жил в толще воды и питался зоопланктоном. Второй вывод, что, судя по строению нижней и верхней челюсти и форме зубов радулы, аммониты не могли хватать крупную жертву и измельчать ее представляется менее обоснованным, поскольку разные группы аммонитов имели различное строение челюстей. По имеющимся данным (Tanabe, 2011), верхняя челюсть практически одинакова для разных родов. Она состоит из пары широко открытых внутренних пластин и короткой редуцированной внешней пластины. Нижняя челюсть, наоборот, сильно отличается по форме, структуре и степени развития внешнего кальцитового элемента. Нижние челюсти некоторых аммонитов (особенно литоцератид и филлоцератид) похожи на нижние челюсти современных и ископаемых наутилид как по своей общей форме и структуре, так и по наличию переднего кальцитового утолщения с острым клювом (Lehman, 1981) (рис. 5,а). Это сходство может быть интерпретировано как конвергентная адаптация к падале-хищному типу питания. Того же мнения придерживается и Захаров (1983). Он пишет, что аммоноидеи могли питаться преимущественно бентосом и падалью, но при этом не исключает, что суточные миграции в толще воды были связаны с частичным питанием планктоном. При постепенном накоплении фактического материала становится понятным, что на всем протяжении своей истории существовали аммоноидеи с различными типами челюстного аппарата, который и определял конкретный тип питания для каждой группы.

Важной характеристикой скелета являются и размеры раковины, которые для каждого таксона аммоноидей были достаточно стабильными. В ос-

новном раковины палеозойских групп обычно составляли 3–10 см в диаметре, для мезозойских эти значения были несколько больше, до нескольких десятков сантиметров. На этом фоне достаточно редко отмечаются явления гигантизма. Среди меловых аммонитов известны находки особей необычно больших размеров, что хорошо согласуется с правилом Копа – тенденцией к увеличению размеров в процессе филогенеза. Но иногда встречаются аномально крупные экземпляры, величину которых нельзя объяснить этим правилом. Существует несколько интерпретаций явления гигантизма. Согласно одной из них (Stevens, 1988), это происходит, когда глубоководные формы по каким-то причинам перебираются жить на мелководье, такое изменение условий обитания вызывает чрезмерное увеличение размеров. Подобный случай описан К. Клюгом (Klug, 2002). Очень крупные эмские и эйфельские аммоноидеи найдены в мелководных фациях из Марокко. Они имеют все признаки полноценных взрослых особей, поэтому он не связывает их гигантизм с какой-либо патологией. В других районах, в более глубоководных фациях размеры этих видов значительно меньше.

Зафиксированы случаи проявления гигантизма у палеозойских аммоноидей, которые обусловлены другими причинами. Американские палеонтологи (Manger et al., 1999) в одном из местонахождений Мидконтинента (США) среди массы взрослых аммоноидей обычного размера обнаружили несколько экземпляров того же вида без признаков полной зрелости, но ненормально крупных, в три-семь раз превышающих стандартный диаметр. Авторы назвали это случаем патологического гигантизма; они предположили, что гиганты не смогли достигнуть половой зрелости из-за поражения паразитами, что и обусловило их непрерывный рост. Такой вывод был сделан по аналогии с современными гастроподами, у которых паразиты вызывают кастрацию, которая является причиной аномально больших размеров.

Изменчивость. Слабой стороной исследований эмбриональных стадий раковины аммоноидей является очень небольшое количество материала, пригодного для проведения подобного анализа. Часто выводы, полученные на одном-двух экземплярах одного вида, переносятся на семейство или даже отряд, т. е. на весь таксон высокого ранга. В этом вопросе должна проявляться определенная осторожность. Немногочисленные работы, проведенные на массовом материале, показывают, что изменчивость некоторых признаков эмбриональной раковины существуют даже в пределах одного вида. В этом отношении очень полезна работа Танабэ и др. (Tanabe et al., 2003), в которой изучается внутри- и внешневидовая изменчивость элементов внутреннего строения 14 видов меловых аммонитов из отрядов *Phylloceratina*, *Lytoceratina* *Ammonitida*. Исследования этих авторов показали, что количественные характеристики, такие как размер протоконха и аммонителлы, длина просифона, угол аммонителлы имеют умеренную изменчивость внутри вида. Размер колебаний иногда превышает различия между видами, поэтому эти харак-



теристика не годятся для применения в систематике высоких таксонов, но в ряде случаев они помогают диагностировать виды. Гораздо меньше вариаций внутри видов в отношении качественных характеристик, таких как форма цекума и просифона, наличие дополнительных нитей просифона и начального положения сифона. Исследование показало, что у одних групп эти признаки стабильны на надсемейственном уровне (*Ammonitida*), но у других работают только на видовом уровне (*Lytocera*).

В целом, анализируя данные о таксономическом и филогенетическом значении признаков строения эмбриональной раковины, стоит отметить, что многие авторы (Друщиц, Хиами, 1970; Захаров, 1971; Bandel et al., 1982; House, 1965; Landman et al., 1996, 1999; Klofak et al., 1999; Shigeta et al., 2001; Tanabe et al., 2003; Klofak, Landman, 2010 и др.) считают их очень ценными для понимания общего филогенеза как всего подкласса аммоноидей, так и для реконструкции развития отдельных его стволов (групп отрядного и подотрядного ранга). Такие признаки, как положение и форма цекума, строение и размеры просифона (например, просифон у гониатитов короткий изогнутый, а у аммонитов – длинный и прямой), положение сифона (краевое вентральное, дорсальное, центральное или субцентральное, постоянное или изменяющееся в онтогенезе) являются диагностическими для таксонов отрядного ранга. Вместе с этим наличие одинаковых структур эмбриональной раковины аммоноидей указывает на их родство и общность происхождения от бактриитоидей.

Кроме исследования филогенеза основных стволов подкласса, реконструкция ранних стадий дает возможность судить о структуре популяций и биогеографии, например, почему некоторые аммоноидеи ограничены в своем распространении по сравнению с другими. Эти связи могут приводить к более широким эволюционным выводам, таким как долгожительство видов и их вымирание (Landman et al., 1996).

Аммониты вымерли на границе мела и палеогена, это время совпадает с резким исчезновением сразу нескольких групп планктона. Крута и др. (Kruta et al., 2011) полагают, что этот коллапс пищевых цепей привел к вымиранию аммонитов с нижними челюстями аптихового типа, которые зависели от планктона как пищевого ресурса. Однако лито- и филлоцератиды, скорее всего, обладали типом питания современного наутилуса, но при этом вымерли в то же время. Причины того, что все аммониты вымерли в конце мела, а наутилиды пережили это массовое вымирание, до сих пор обсуждаются. Лаптиховский и др. (Laptikhovskiy et al., 2013) разрабатывают гипотезу о связи терминального вымирания аммонитов с их эмбриональной стадией. Вылуплявшиеся аммониты имели раковину размером от 0.5 до 1.8 мм, что гораздо меньше, чем у современных и вымерших наутилитид. Есть достоверные свидетельства, что аммониты откладывали большое число мелких яиц и что ювенильные особи питались мелким планктоном.

Резкое снижение массы планктона в конце мела серьезно влияло на выживание вылупившейся молодежи, так же как и на взрослых, для которых планктон был основной пищей.

Обозначенный выше круг вопросов должен быть разработан на гораздо более представительном материале, чем это было сделано до настоящего времени. Для этого необходимо проводить систематические исследования внутреннего строения аммонителлы для всех групп аммоноидей. Также нужно пополнять данные по микро-орнаментации аммонителлы, которые в настоящее время явно недостаточны для обоснования филогенетических выводов. Необходим поиск новых объектов для исследований всех структур постэмбриональной раковины. Чем более полными будут наши знания о строении и способах формирования скелета аммоноидей, тем более обоснованными будут выводы об эволюции этой группы в самом широком смысле.

Работа подготовлена при поддержке Программы № 28 Президиума РАН, Проект «Сопряженность морфогенетических изменений в сообществах цефалопод и радиолярий с биосферными кризисами фанерозоя».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С.* 1988. Палеонтологические аспекты биоминерализации / Современная палеонтология. Ред. В.В. Меннер, В.П. Макридин. М.: Недра. С. 253–258.
- Богословская М.Ф.* 1959. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей // Палеонтол. журн. № 1. С. 49–57.
- Богословский Б.И.* 1969. Девонские аммоноидеи. 1. Агониатиты. Тр. ПИН АН СССР. Т. 124. 328 с.
- Богословский Б.И.* 1976. Ранний онтогенез и происхождение климений // Палеонтол. журн. № 2. С. 41–50.
- Догужаева Л.А.* 1999. Челюстной аппарат позднекаменноугольных аммоноидей Южного Урала / Ископаемые цефалоподы. Новейшие достижения в их изучении. Ред. А.Ю. Розанов, А.А. Шевырев. М.: ПИН РАН. С. 68–87.
- Друщиц В.В., Богословская М.Ф., Л.А. Догужаева.* 1976. Эволюция септалных трубок у аммоноидей // Палеонтол. журн. № 1. С. 41–56.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* 1981. Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ. 238 с.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* 1974. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. № 1. С. 42–53.
- Друщиц В.В., Хиами Н.* 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов некоторых раннемеловых аммонитов // Палеонтол. журн. № 1. С. 35–47.
- Захаров Ю.Д.* 1971. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммоноидей раннего мезозоя // Палеонтол. журн. № 1. С. 27–36.
- Захаров Ю.Д.* 1972. Формирование цекума и просифона у аммоноидей // Палеонтол. журн. № 2. С. 64–70.

- Захаров Ю.Д.* 1983. Рост и развитие аммоноидей и некоторые проблемы экологии и эволюции / Систематика и экология головоногих моллюсков. Ред. Я.И. Старобогатов, К.Н. Несис. Л.: ЗИН. С. 26–31.
- Леонова Т.Б., Бойко М.С.* 2011. Ревизия пермского семейства аммоноидей *Thalassoceratidae* Hyatt, 1900 // Палеонтол. журн. № 6. С. 7–16.
- Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W.* 1957. Mesozoic Ammonoidea / Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea. Univ. Kansas press. P. 80–441.
- Bandel K.* 1986. The ammonitella: A model of formation with the aid of the embryonic shell of archaegastropods // *Lethaia*. V. 19. P. 171–180.
- Bandel K., Landman N.H., Waage K.M.* 1982. Micro-ornament on early whorls of Mesozoic ammonites: implications for early ontogeny // *J. paleont.* V. 56. № 2. P. 386–391.
- Barskov I.S.* 1996. Phosphatized blood vessels in the siphuncle of Jurassic ammonites // *Bull. Inst. Oceanographique. Monaco. N. spec.* 14.4. P. 335–341.
- Birkelund T.* 1981. Ammonoid shell structure / The Ammonoidea / the evolution, classification, mode of life and geological usefulness of major fossil group. Eds M.R. House, J.R. Senior. Acad. Press. London, N.Y., Toronto, Sydney, S.Francisco. P. 177–214.
- Boiko M.S.* 2005. Late Paleozoic Ammonoids with a Nonventral Siphuncule // *Paleontol. j.* V. 39. Suppl. 5. P. 607–614.
- House M.R.* 1965. A study in the Tornoceratidae: the succession of Tornoceras and related genera in the North American Devonian // *Philosoph. trans. roy. soc. L. Ser. B. Biol. sci.* V. 250. № 763. P. 79–130.
- Klofak S.M., Landman N.H., Mapes R.H.* 1999. Embryonic development of primitive ammonoids and the monophyly of the Ammonoidea / Advancing res. liv. fossil Cephalopods. Eds F. Oloriz, F.J. Rodriguez-Tovar. Kluwer Academic/Plenum publ. N-Y. P. 23–45.
- Klofak S.M., Landman N.H.* 2010. Internal features of the ammonitella of some Tornoceratids from the Cherry Valley Limestone, New York State, USA // *Abstr. «Cephalopods – present and past»*. Dijon. P. 55.
- Klug Ch.* 2002. Conch parameters and Habitats of Emsian and Eifelian Ammonoids from the Tafilalt (Morocco) and their Relation to Global Events // *Ber. geol. bundesanst. Wien.* Bd 57. P. 523–538
- Kruta I., Landman N., Rouget I.* et al. 2011. The Role of Ammonites in the Mesozoic Marine Food Web Revealed by Jaw Preservation // *Science*. V. 331. № 6013. P. 70–72.
- Kulicki C.* 1979. The ammonite shell: its structure, development and biological significance // *Paleont. pol.* V. 39. P. 97–142.
- Kulicki C., Doguzhaeva L.A.* 1994. Development and calcification of the ammonitella shell // *Acta paleontol. pol.* V. 39. P. 17–44.
- Landman N.H., Bizzarini F., Tanabe K.* et al. 2001. Micro-ornamentation on the embryonic and postembryonic shells of Triassic ceratites (Ammonoidea) // *Amer. malacol. bull.* V. 16. № 1–2. P. 1–12.
- Landman N.H., Mapes R.H., Tanabe K.* 1999. Internal features of the embryonic shells of Late Carboniferous *Goniatitina* / Advancing res. liv. fossil Cephalopods. Eds F. Oloriz, F. Rodriguez-Tovar. Kluwer Academic/Plenum publ. N.Y., Boston, Dordrecht, London, Moscow. P. 243–261.

- Landman N.H., Tanabe K., Shigeta Ya.* 1996. Ammonoid embryonic development / Ammonoid paleobiology. Eds N. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis. Topics in Geobiology. V. 13. Plenum press. N.Y. P. 343–405.
- Laptikhovskiy V.V., Rogov M.A., Nikolaeva S.V., Arkhipkin A.I.* 2013. Environmental impact on ectocoelate cephalopods reproductive strategies and evolutionary significance of cephalopod eggs size // Bull. geosci. Czech geol. surv. V. 88(1). P. 83–93.
- Lehman U.* 1981. Ammonite jaw apparatus and soft parts / The Ammonoidea/ the evolution, classification, mode of life and geological usefulness of major fossil group. Eds M.R. House, J.R. Senior. Acad. Press. London, N.Y., Toronto, Sydney, S.Francisco. P. 274–287.
- Manger W.L., Meeks L.K., Stephen D.A.* 1999. Pathologic gigantism in Middle Carboniferous Cephalopods, Southern Midcontinent, United States / Advancing res. liv. fossil Cephalopods. Eds F. Oloriz, F.J. Rodriguez-Tovar. Kluwer Academic/Plenum publ. N-Y. P. 77–89.
- Shevyrev A.A.* 2005. Heteromorph Ammonoids of the Triassic: a Review // Paleontol. zhourn. V. 39. Suppl. 5. P. 614–628.
- Shigeta Ya., Zakharov Yu.D., Mapes R.H.* 2001. Origin of the Ceratitida (Ammonoidea) inferred from the early internal shell features // Paleontol. res. V. 5. № 3. P. 201–213.
- Stevens G.R.* 1988. Giant Ammonites: A review / Cephalopods – present and past. Eds J. Wiedmann, J. Kullmann. Stuttgart. P. 141–166.
- Tanabe K.* 2011. The Feeding Habits of Ammonites // *Science*. V. 331. № 6013. P. 37–38.
- Tanabe K., Kulicki C., Landman N.H., Mapes R.H.* 2001. External features of embryonic and early postembryonic shells of a Carboniferous goniatite *Vidrioceras* from Kansas // Paleontol. res. V. 5. № 1. P. 13–19.
- Tanabe K., Kulicki C., Landman N.H.* 2008. Development of the embryonic shell structure of Mesozoic Ammonoids // *Novitates of Amer. mus. nat. hist.* № 3621. 19 p.
- Tanabe K., Landman N.H., Mapes R.H., Faulkner C.J.* 1993. Analysis of a Carboniferous embryonic ammonoid assemblages from Kansas, USA – Implication for ammonoid embryology // *Lethaia*. V. 26. P. 215–224.
- Tanabe K., Landman N.H., Yoshioka Yu.* 2003. Intra- and interspecific variation in the early internal shell features of some Cretaceous ammonoids // *J. paleontol.* V. 77. № 5. P. 876–887.
- Tanabe K., Mapes R.H.* 1995. Jaws and radula of the Carboniferous ammonoid *Craenoceras* // *J. paleontol.* V. 69. № 4. P. 703–707.

## STRUCTURAL FEATURES OF AMMONOID SKELETON

**T.B. Leonova**

There is a review of the current data on the structure of the skeleton of the Ammonoids. The changes in the structure and methods of formation of individual structures (walls shell, initial cameras (with prosiphon and caecum), siphuncle, septas, jaw apparatus) in the process of evolution of the group are considered. Different variants of morpho-functional interpretation of the features of these structures are given. Prospective directions in the study of the skeleton of the Ammonites are identified.

УДК 551.733.1:564.8

## **ПЕРВИЧНЫЙ СЛОЙ У НЕКОТОРЫХ БРАХИОПОД ПОДТИПА RHYNCHONELLIFORMEA**

© 2014 **А.А. Мадисон**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*  
*sunnyannmad@yahoo.com*

В статье сделан литературный обзор основных типов микро- и наноструктуры первичного слоя современных и ископаемых брахиопод подтипа *Rhynchonelliformea*.

*Ключевые слова:* брахиоподы, *Rhynchonelliformea*, микроструктура, наноструктура, первичный слой.

Стенка раковины замковых брахиопод может состоять из одного, двух или трех слоев. Количество слоев в стенке раковины и их структура используются в систематике брахиопод для характеристики таксонов высокого ранга, при этом достаточно подробно описываются и используются в систематике только вторичный и третичный слои. Связано это с тем, что первичный слой тонкий, находится снаружи, подвергается перекристаллизации в первую очередь и у ископаемых брахиопод сохраняется не всегда. Кроме того, было высказано предположение, что у ископаемых замковых брахиопод первичный слой мог быть не минерализованным (Williams, 1997, с. 275). Поэтому данные по первичному слою, даже если они есть, в систематике обычно не учитываются.

Несмотря на то, что современное оборудование позволяет достаточно легко изучить микроструктуру раковины (по сравнению, например, с методом изучения микроструктуры по репликам) и практика показала, что при целенаправленном изучении первичный слой находится достаточно часто (напр., Комаров 1997; Smirnova, 2012), данных по первичному слою замковых брахиопод не так много. Не было попыток обобщить данные по развитию разных типов первичного слоя хотя бы внутри одного отряда; но можно предположить, что значимость микроструктуры первичного слоя

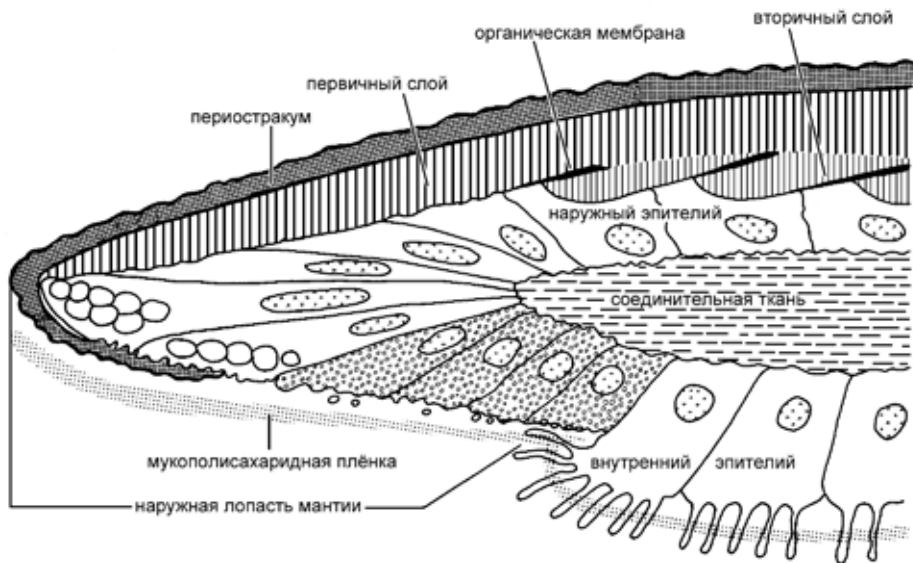


Рис. 1. Схема строения края раковины у *Notosaria* (по Williams, 1984).

как таксономического признака, так же как и для других слоев раковины, должна оцениваться для каждой группы отдельно. Несмотря на явное морфологическое разнообразие элементов первичного слоя терминология для них не разработана. В настоящей статье мы сделаем краткий обзор описанных к настоящему времени структурных разновидностей первичного слоя брахиопод подтипа *Rhynchonelliformea*.

Режим секреции раковины у современных брахиопод впервые был изучен А. Уильямсом (Williams, 1966, 1968, 1971). Было установлено, что секретирующие клетки кубического эпителия зарождаются в складке внутреннего лепестка мантии у переднего края и сразу начинают секретировать мукополисахаридную пленку и периостракум (рис. 1). Затем, по мере зарождения новых клеток, они, как на ленте конвейера, перемещаются сначала на передний край, где начинают выделять минерализованные элементы первичного слоя, и затем, на небольшом расстоянии от переднего края, начинается секреция элементов вторичного слоя (обычно фибр). Периостракум, первичный и вторичный слои отделены друг от друга протеиновой мембраной. Таким образом, каждая клетка последовательно выделяет мукополисахаридный слой, периостракум, ограниченный двумя протеиновыми мембранами, элементы первичного слоя и элементы вторичного и третичного слоев, причем элементы вторичного и третичного слоев заключены в протеиновые оболочки и отделены таким образом от первичного слоя и друг от друга. Площадь поперечного сечения структурных элементов вторичного слоя (фибр и призм) соответствует площади секре-

тирующей поверхности клеток наружного эпителия, тогда как элементы первичного слоя в разы меньше. Вторичный и третичный слои могут быть сложены фибрами, призмами или пластинами (четкой привязки номера слоя к определенному типу структурных элементов нет). Граница между первичным и вторичным слоями хорошо выражена на ископаемом материале, что является свидетельством сходного типа секреции и у ископаемых брахиопод. Внутри первичного слоя протеиновых оболочек нет, и поэтому нет границ между элементами, выделенными разными клетками. Таким образом, к элементам первичного слоя относятся элементы, выделенные мантией у края створки до того, как края клеток наружного эпителия начали образовывать протеиновые оболочки.

Канальцы, пронизывающие первичный слой, Уильямс (Williams, 1968) интерпретировал как следы микроворсинок. Наружная поверхность клеток кубического эпителия неровная; периостракум соединяется с этими клетками микроворсинками и скоплениями микроворсинок. Когда начинается секреция первичного слоя, то в первую очередь зерна кальцита появляются на участках между микроворсинками. Секреция продолжается, кристаллиты растут и соприкасаются, будучи не разделенными межклеточными границами, но микроворсинки при этом сохраняются, и первичный слой получается пронизанный канальцами (микропорами) (Williams, 1968). Количество рядов клеток кубического эпителия в зоне, отвечающей за секрецию первичного слоя, обычно постоянно. Так, например, у *Terebratulina caputserpentis* (Linnaeus) оно равно пятнадцати (Williams, 1966).

Если ранее исследования раковины проводились на микроструктурном уровне, то за последние десять лет проводится интенсивное изучение скелета беспозвоночных на наноструктурном (или ультраструктурном, см. Барсков, 1974) уровне. Проведены подобные исследования на атомном силовом микроскопе и для раковин современных замковых брахиопод, опубликовано уже более двадцати работ на эту тему. Установлено, что элементарной единицей скелета брахиопод являются наногранулы, которые в разных слоях отличаются по размеру и структурированности. У других типов беспозвоночных животных с карбонатным скелетом, рано появившихся в палеонтологической летописи (моллюски, кораллы), базовым биоминеральным элементом скелета также являются изометрично-округлые гранулы размером менее 100 нм (Cusack et al., 2010).

**Первичный микрогранулярный** слой современной взрослой раковины *Terebratulina retusa* (Linnaeus) представлен очень мелкими зернами (обычно 50–100 нм в диаметре) и образует корку, хорошо отделенную от элементов вторичного слоя. Гранулы на фотографиях, полученных на атомном световом микроскопе, неравномерно окрашены и имеют темные и светлые зоны, что свидетельствует о том, что состав гранул неоднороден. Предполагается, что темные зоны представляют собой смешение органических оболочек

и аморфного карбоната кальция (Cusack et al., 2010). Несмотря на то, что слой не структурирован, исследования показали, что кристаллографические оси первичного и вторичного слоев перпендикулярны поверхности раковины, т. е. совпадают (у краниид они параллельны поверхности раковины) (Cusack et al., 2009). Фибры вторичного слоя также сложены из слоев гранул, перпендикулярных или наклонных к длине фибры. Рост фибры осуществляется путем добавления таких слоев. Длина фибры (ее морфологическая ось) параллельна поверхности раковины, но кристаллографическая ось слагающего фибру кальцита перпендикулярна ее длине и поверхности раковины. Направление кристаллографической оси выдержано в пределах одной фибры, но может несколько отличаться в соседних. Для структур, которые, хотя и являются единым (цельным) кристаллом, тем не менее, состоят из однотипно кристаллографически ориентированных гранул, был предложен термин «мезокристаллы». Упорядоченная кристаллографическая ориентация известна и для других беспозвоночных, например, так образован перламутр моллюсков (Cusack et al., 2008). По-видимому, кристаллографическая ориентировка первична в осуществлении биологического контроля вида над биоминерализацией (Cusack et al., 2010).

На поверхности первичного слоя *T. retusa* местами выделяются крупные треугольные структуры длиной до 1 мкм, сложенные мелкими изометричными гранулами. В некоторых случаях эти треугольные структуры расположены более или менее упорядоченно. Гранулы внутри фибры вторичного слоя также могут образовывать треугольные зерна, заключенные в органические оболочки (Cusack et al., 2008), т. е. имеется некоторое структурное сходство между способами упаковок гранул первичного и вторичного слоев. Такие треугольные упаковки наногранул пока известны только у теребратулид.

Однако гранулы ринхонеллиды *Notosaria nigricans* (Sowerby) расположены иначе, чем у *T. retusa*. На ультраструктурном уровне фибры *N. nigricans* состоят из стерженьков, наклоненных к длинной оси фибры. Сами же стерженьки сложены преимущественно из изометрично-округлых, местами из треугольных гранул (<50 нм), заключенных в оболочки и также неоднородных по составу. Из таких же стерженьков сложен и первичный слой *N. nigricans*. Стерженьки в первичном слое ориентированы перпендикулярно к поверхности раковины. Это может означать, что способ компоновки гранул выдерживается для первичного и вторичного слоев, по крайней мере, внутри одного вида, а внешне сходные фибры могут отличаться способами внутренней упаковки наногранул. Теребратулиды с их более крупными (>50 нм), собранными в треугольные упаковки гранулами, появились позже ринхонеллид (Cusack et al., 2013).

Первичный слой представителей другого подтипа брахиопод с кальцитовой раковинной, краниид *Neocrania anomala* (Müller), также сложен



гранулами, однако скомпонованы эти гранулы в стерженьки, из которых сложены ромбические пластины. Стерженьки внутри одной пластины параллельны друг другу; если пластины вторичного слоя краниид растут по спирали, то пластины первичного слоя имеют простой радиальный рост (Cusack, Williams, 2001). Таким образом, механизмы биоминерализации у брахиопод с кальцитовой раковиной неоднородны. Из лофофорат секреция скелета у брахиопод имеет ряд общих черт с мшанками, в частности, у мшанок первичный слой также может быть образован игольчатым или гранулярным кальцитом (кроме того, у них известен ромбический первичный слой) (Williams, 1984).

У ископаемых брахиопод известны три типа первичного слоя: внешне неструктурированный микрогранулярный, мелкокристаллический (игольчатый, столбчатый, призматический) и (редко) ламеллярный. Можно предположить, что при отсутствии протеиновых оболочек между кальцитовым материалом, выделяемым отдельными клетками, различия в строении первичного слоя связаны с разными способами компоновки наногранул. Наноструктура раковины ископаемых брахиопод неизвестна, поэтому ниже будет описана только микроструктура первичного слоя.

Гранулярный первичный слой отвечает наиболее ранним стадиям онтогенеза, что показано как на современном, так и на ископаемом материале. Из современных брахиопод наиболее ранние стадии развития были изучены Стикером и Ридом для *Terebratalia transversa* (Sowerby) (Stricker, Reed, 1985). Ими было показано, что в первые сутки после метаморфоза образуется первичная («протегулярная» по их терминологии) раковина, которая сложена скрытокристаллическим кальцитом. В последующие дни начинается секреция фибр, и на внутренней поверхности четырехдневной раковины выделяются два участка, сложенные скрытокристаллическим кальцитом: задний участок, отвечающий первичноформированной раковине, и передний край. Из ископаемых брахиопод сохранившийся первичный слой на первичноформированной раковине известен для ордовикских ринхонеллят (Мадисон, 2009). Это наиболее мелкие из известных ископаемых брахиопод с кальцитовой раковиной, и их онтогенез, по-видимому, был сходен с онтогенезом современных теребратулид. Их раковинки также двухслойные, первичноформированной раковине отвечает примакущечный участок шириной до 200 мкм, сложенный гранулярным кальцитом; остальная раковина сложена ювенильными фибрами (табл. I, фиг. 1, 2). Однако, в отличие от микрогранулярного первичного слоя на взрослой раковине, этот кальцит нельзя назвать скрытокристаллическим. Крупные, изометричные зерна (табл. I, фиг. 4) появились, вероятно, в результате диагенеза, тогда как округлые зерна диаметром 2–3 мкм (табл. I, фиг. 3) представляют, скорее всего, оригинальную микроструктуру первичноформированной раковины. Аналогичная микроструктура первичной

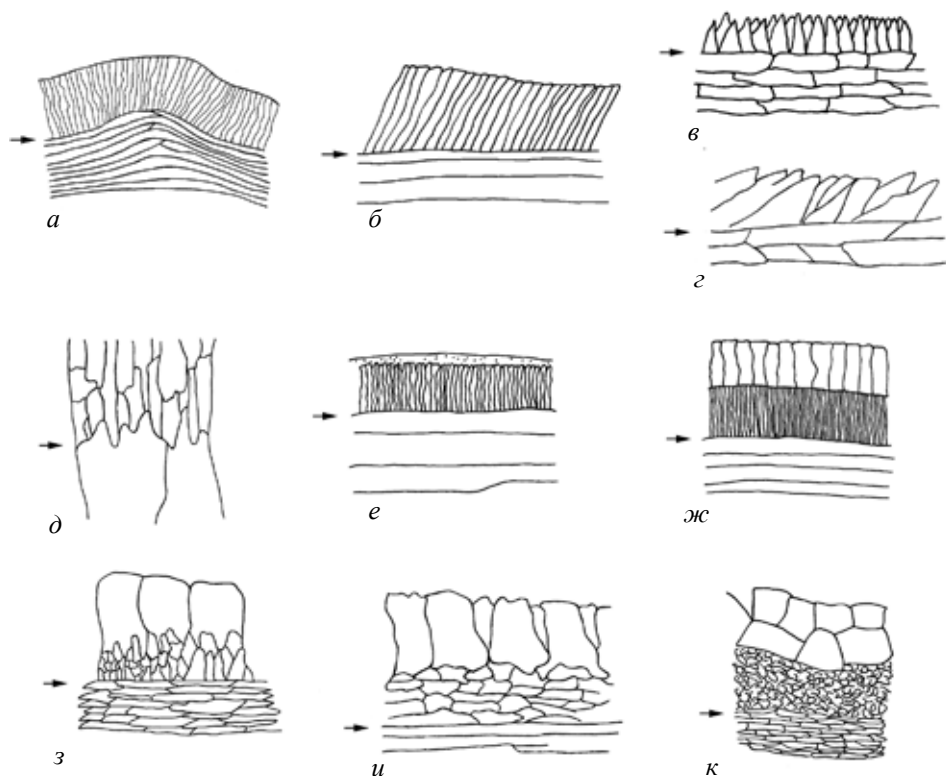


Рис. 2. Схема строения первичного слоя: 1а – у спириферид *Cyrtospirifer disjunctus* (Sow.); 1б – у агиририд *Composita ambigua* (Sow.); 1в – у атрипид *Spinatrypa (Isospinatrypa) aspera araxica* Komarov; 1г – у современных теребратулид *Griphus vitreus* (Born); 1д – у куторгинид *Kutorgina cf. paucicornata* Lermontova; 1е – у ринхонеллид *Sulcirhynchia beriasensis* (Lobacheva); 1ж – у ринхонеллид *Belbekella airgulensis* Moisseev; 1з – у атрипид *Punctatrypa (Punctatrypa) olgae* Nalivkin; 1и – у ортотетид *Oxoplecia gouldi* Ulrich, Cooper; 1к – у ринхонеллид *Septaliphoria guerassimovi* Moisseev; стрелкой отмечена граница между первичным (сверху) и вторичным (снизу) слоями.

раковины известна и для строфоменид (Bassett et al., 2008). Размер гранул на взрослой раковине, вероятно, не должен превышать 100 нм; более крупные зерна следует считать или результатом диагенеза, или же сохранившимся способом упаковки.

Обычно (за исключением тецидеид) мощность микрогранулярного слоя невелика (несколько десятков микрон), и он выглядит как корка на поверхности структурированного вторичного слоя (табл. I, фиг. 6).

**Мелкокристаллический (игольчатый, столбчатый, призматический) первичный слой** выглядит структурированным по сравнению с микрогранулярным. Слой может быть сложен из кристаллитов, ориентированных перпендикулярно (рис. 2,а) или под небольшим углом по отно-

шению к поверхности вторичного слоя (рис. 2б). Толщина продолговатых структурных элементов, слагающих первичный слой, может варьировать и становиться примерно равной их высоте. Кристаллиты могут быть игольчатыми, столбчатыми или же призматическими высотой 5–20 мкм и толщиной до 25 мкм. Призматические кристаллиты могут быть расположены одним слоем (рис. 2,з, и) или же двумя плотно соприкасающимися подслоями (рис. 2,к). Кроме того, кристаллиты первичного слоя могут иметь заостренные верхушки (рис. 2,в), или же иметь треугольные очертания (рис. 2,е). Причем треугольные элементы, по-видимому, не образовались в результате диагенеза, а являются оригинальной структурой, так как известны и на современном материале (Gaspard, 1991). В отличие от третичного призматического слоя, фибры вторичного слоя не являются продолжением игольчатых кристаллов и четко от них отделены.

Из наиболее древних брахиопод подтипа *Rhynchonelliformea* сохранившийся первичный слой из удлинённых кристаллитов встречен у кембрийских куторгинид, у которых он имеет мощность до 90 мкм и сложен кристаллитами длиной до 10–15 мкм и диаметром 4–6 мкм; поперечные сечения кристаллитов четырех-, пяти-, шестиугольные, или изометричные. Вторичный слой при этом также призматический, стержневидные кристаллиты переходят из одного слоя в другой, и граница между обоими слоями отмечена только достаточно резким увеличением толщины кристаллитов – диаметр кристаллитов вторичного слоя 10–15 мкм (рис. 2,е; Ушатинская, Малаховская, 2006). Поскольку все элементы обоих слоев ориентированы перпендикулярно поверхности раковины и плавно переходят друг в друга (ориентировка фибр параллельно поверхности раковины является следствием описанного выше способа наращивания раковинного вещества), то можно предположить, что и секреторный режим мантии куторгинид отличался от такового всех остальных ринхонеллят (Малаховская, 2008).

Хорошо выражен мелкокристаллический слой у девонских атрипид. Его толщина варьирует от 10 до 60 мкм, иногда до 130 мкм и неизменна в пределах одного вида и одной раковины. Кристаллиты, слагающие мелкокристаллический слой, могут быть игольчатыми, удлинённо-овальными, субкубическими с длиной 6.1–34 мкм и шириной 0.8–11.5 мкм. Их ширина может быть одинаковой по всей длине, они могут иметь заостренные верхушки (при длине 10–18, ширина меняется от 3.8 до 7.6 мкм), или же они равномерно расширяются к нижней части и могут иметь треугольные очертания (Комаров, 1997). Сходный первичный слой известен для теребратулид (Смирнова и др., 1983).

**Комбинированный первичный слой.** Часто первичный слой ископаемых брахиопод представляет собой комбинацию гранулярного и кристаллического подслоев, причем кристаллический подслой может быть как наружным, так и внутренним (рис. 2,д). У современных брахиопод первичный слой,

состоящий из двух подслоев, неизвестен. Однако его формирование нельзя объяснять диагенетическими процессами, так как, например, из тех же местонахождений, откуда были получены экземпляры спириферин с двуслойным первичным слоем, были получены и теребратулиды, заключенные в такую же породу и имеющие аналогичные фибры во втором слое. Их первичный слой неперекристаллизованный, микрогранулярный. Следовательно, двусоставность первичного слоя спириферин оригинальна (Mackinnon, 1974).

Хорошо изучено строение первичного слоя у раннемеловых ринхонеллид, у которых он отличается значительным разнообразием. Есть формы с однослойным первичным слоем из мелкокристаллического кальцита (*Septaliphoria semenovi* Moisseev; Смирнова, 1984, табл. V, фиг. 2). У *Burrirhynchia polygona* (d'Orbigny) он состоит из двух подслоев: верхний плотный микрогранулярный подслоем толщиной 4–5 мкм, покрывающий в виде сплошной корки поверхность обеих створок, и нижний игольчатый подслоем из тонких кристаллов, плотно прилегающих друг к другу и перпендикулярных к поверхности створки (табл. I, фиг. 6, 8). Высота кристаллов 12–15 мкм, толщина 1.5–2.5 мкм. Сходный первичный слой развит у *Sulcirhynchia renauxiana* (Smirnova, 2012) и *Sulcirhynchia berriasensis* (Lobacheva) (табл. I, фиг. 7). [Аналогичное строение имеет первичный слой девонских и юрских спириферид (табл. I, фиг. 9; рис. 2,а; Mackinnon, 1974; Oleneva, 2013)]. У *Cyclothyris dagestanica* Smirnova нижний подслоем менее плотный, чем верхний, состоит из кристаллов неправильной формы размерами 4–5 мкм. Поверхность нижнего подслоя при отсутствии верхнего подслоя имеет чешуйчатый рельеф, где чешуйками являются концы кристаллов с заостренными треугольными очертаниями шириной 2–4 мкм (Smirnova, 2012). *Belbekella airgulensis* Moisseev имеет первичный слой, состоящий из двух мелкокристаллических подслоев, причем верхний подслоем состоит из более крупных столбчатых кристаллов, а нижний представлен игольчатыми кристаллитами (табл. I, фиг. 10; рис. 2,ж).

Д. МакКиннон, изучивший комбинированный первичный слой у лиасовой *Spiriferina walcotti* (Sowerby) описывает два подслоя: наружный микрогранулярный и внутренний мелкокристаллический, состоящий из вертикальных кристаллитов длиной около 10 мкм. Он отмечает, что кристаллиты наклонены к заднему краю, но перпендикулярны наблюдаемой изотопической границе первичного и вторичного слоев (Mackinnon, 1974). Дж. Армстронг (Armstrong, 1968) предположил, что образование кристаллитов связано с образованием органических мембран, а наличие микрогранулярного подслоя связано с переходной фазой между секрецией периостракума и образованием более структурированных кристаллитов. Двуслойность первичного слоя он объясняет так: сначала зерна кальцита, откладываемые на внутреннюю поверхность периостракума, были разделены сетью тончайших мембран, протягивающихся от периостракума

вовнутрь и производившихся одновременно с кристаллитами клетками эпителия. После того, как был отложен достаточно мощный прослой микрогранулярного кальцита, клетки начинали секретировать меньше органики, и множество мембран отделялись от эпителиальных клеток. Секреция продолжалась, но теперь кристаллиты начинали сливаться, и второй прослой начинал выглядеть более структурированным. Начиная с определенного момента вся секреция органики оказывалась сосредоточенной в выпуклом секторе плазмалеммы, и начиналась секреция фибр вторичного слоя. Эта интерпретация позволяет объяснить формирование первичного слоя, у которого верхний подслой состоит из более мелких компонентов, однако остается неясным, как формировались такие разновидности первичного слоя, у которого верхний подслой представлен призматическими или столбчатыми элементами, значительно более толстыми, чем структурные элементы нижнего подслоя (рис. 2, ж–к).

Другой тип комбинированного первичного слоя состоит из верхнего подслоя из крупных призматических или изометричных кристаллов, подстилающихся гранулярным слоем. Он известен у ринхонеллид *Septaliphoria guerassimovi* (рис. 2, к), у которых верхний подслой состоит из двух рядов крупных кристаллитов, подстилающихся микрогранулярным подслоем (Смирнова, 1984, 2010). У атрипид *Punctatrypa (Punctatrypa) olgae* (Nalivkin) первичный слой состоит из двух подслоев: внешнего, сложенного одним рядом призматических кристаллитов (размер 10–25 мкм), и внутреннего гранулярного (5–18.3 мкм), состоящего из мелких изометричных элементов, без отчетливой ориентировки (рис. 2, з). Гранулы нижнего подслоя не мелкие и, скорее, напоминают изометричные зерна. Переход между слоями постепенный, их суммарная мощность 55–60 мкм (Комаров, 1991). Сходное строение имеет первичный слой ортотетид *Oxoplecia gouldi* Ulrich, Cooper, однако у них граница между подслоями первичного слоя более резкая (табл. I, фиг. 11; рис. 2, и; Wright, 1970).

Во всех этих случаях граница между первичным и вторичным слоями резкая. Однако в некоторых случаях [напр., *Belbekella adducta* (Смирнова, 1984, табл. VII, фиг. 2)], вторичный слой сложен призмами. Отличать первичный призматический слой от вторичного призматического слоя следует, вероятно, по типу границы: призмы вторичного слоя могут плавно переходить в фибры третичного слоя. [Вопрос о том, что вторичный слой может быть призматическим, а третичный – фиброзным, и что, следовательно, термин «вторичный» не является синонимом термина «фиброзный», был подробно рассмотрен Т.Н. Смирновой (Smirnova, 2012)].

Первичный слой миоценовых теребратулид *Megathyris detruncata* (Gmelin, 1788) имеет разную структуру на разных створках: на спинной створке он сложен игольчатым кальцитом, расположенным перпендикулярно или наклонно к границе с фиброзным, а на брюшной створке –

нечетко перпендикулярным, неравномерно-зернистым кальцитом (Смирнова и др., 1983).

Наибольшее развитие первичный слой получил у современных тецидеид, у которых стенка раковины сложена почти целиком из первичного слоя. Эволюция микроструктуры раковины тецидеид происходила в сторону редукции вторичного фиброзного слоя (Смирнова, 1980). В позднем триасе и юре их раковина, как и раковины многих других брахиопод, состояла из двух слоев: первичного микрокристаллического и вторичного фиброзного. Затем в раннем мелу произошла редукция фиброзного слоя сначала в спинной створке, а затем и в брюшной; в настоящее время фиброзный слой приурочен только к элементам внутреннего скелета (зубы и приямочные гребни). Таким образом, у современных тецидеид стенка раковины сложена почти целиком из первичного слоя, представленного двумя подслоями: наружным игольчатым и внутренним гранулярным. Кристаллиты игольчатого слоя имеют 2.5–4 мкм в толщину и 15 мкм в длину. По структуре раковины тецидеидные брахиоподы являются высокоспецифичной группой, и описание особенностей строения их стенки раковины не входит в задачу настоящей статьи.

Двуслойный первичный слой может неоднократно обнаруживаться в одних отрядах и отсутствовать в других. Так, например, у атиридид не обнаружено двуслойного первичного слоя. Исследованные экземпляры имеют либо микрогранулярный, либо игольчатый первичный слой, кристаллиты которого наклонены под небольшим углом к границе с фиброзным слоем (рис. 1,б). Мощность первичного слоя может быть до 85 мкм (Грунт, 1982).

**Ламинарный первичный слой** получил наименьшее распространение и изучен хуже всего. По-видимому, в пределах подтипа Rhynchonelliformea он характеризует только отдельных строфоменат. В результате обследования сорока родов строфоменид было предположено, что их первичный слой сложен такими же фибрами, что и вторичный, а отличие между ними заключается лишь в том, что во вторичном слое содержатся талеолы. Подобный первичный слой был описан Уильямсом для *Vimuria* (Williams, Rowell, 1965; Williams, 1970). Однако на нашем материале по строфоменидам ламинарного первичного слоя обнаружено не было; впервые были обнаружены фрагменты игольчатого первичного слоя у ордовикских строфоменид (*Bilobia*), у которых он маломощный и сложен кристаллитами длиной около 5 и толщиной 1–1.5 мкм; также наблюдался микрогранулярный слой у *Biseptata briani* Madison (табл. I, фиг. 5). Кроме того, у строфоменид известен гранулярный первичный слой на участке, отвечающем первично сформированной раковине (Bassett et al., 2008), что также наблюдалось на нашем материале. У биллингселлид (предковая группа для строфоменид) первичный слой состоит из кристаллитов длиной до 10 мкм и толщиной 1–2 мкм (Williams, 1970).

Автор приносит искреннюю благодарность Т.Н. Смирновой за ценные консультации и предоставленные фотоматериалы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С. 1974. Об уровнях структуры скелетной ткани и терминологии структуры скелета моллюсков // Палеонтол. журн. № 3. С. 125–130.
- Грунт Т.А. 1982. Микроструктура раковины брахиопод отряда *Athyridida* // Палеонтол. журн. № 4. С. 21–35.
- Комаров В.Н. 1991. Об особенностях микроструктуры стенки раковины *Punctatula olgae* Nalivkin (*Atrypida*, *Brachiopoda*) // ДАН. Т. 321. № 5. С. 1091–1094.
- Комаров В.Н. 1997. Девонские атрипиды Закавказья. М.: Наука. 200 с.
- Малаховская Я.Е. 2008. Микроструктура стенки раковины рода *Kutorgina* Billings (*Brachiopoda*, *Kutorginida*) // Палеонтол. журн. № 5. С. 27–36.
- Смирнова Т.Н. 1980. Микроструктура раковины раннемеловых *Bosquetella* (*Brachiopoda*) и ее значение для систематики // Палеонтол. журн. № 3. С. 43–51.
- Смирнова Т.Н. 1984. Раннемеловые брахиоподы. М.: Наука. 200 с.
- Смирнова Т.Н., Чэнь Синьюй. 2010. Структура раковины раннемеловых (берриасбарремских) ринхонеллид Дагестана // Палеонтол. журн. № 4. С. 35–37.
- Смирнова Т.Н., Зезина О.Н., Попель-Барчик Э. 1983. О структуре раковины, морфогенезе и распространении мегатириид (брахиоподы) // Палеонтол. журн. № 2. С. 45–53.
- Ушатинская Г.Т., Малаховская Я.Е. 2006. Первые брахиоподы с карбонатным скелетом: появление, расселение, строение стенки раковины / Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: ПИН РАН. С. 177–192.
- Armstrong J.D. 1968. Microstructure of the shell of a Permian spiriferid brachiopod // Austr. j. earth sci. V. 15. Iss 2. P. 183–188.
- Bassett M.G., Popov L.E., Egerquist E. 2008. Early ontogeny of some Ordovician–Silurian strophomenate brachiopods: significance for interpreting evolutionary relationships within early Rhynchonelliformea // Fossils and Strata. № 54. P. 13–20.
- Cusack M., Dauphin Y., Chung P. et al. 2008. Multiscale structure of calcite fibres of the shell of the brachiopod *Terebratulina retusa* // J. structur. biol. V. 164. № 1. P. 96–100.
- Cusack M., Chung P., Dauphin Y., Pérez-Huerta A. 2010. Brachiopod primary layer crystallography and nanostructure // Spec. pap. palaeontol. V. 84. P. 99–105.
- Cusack M., Williams A. 2001. Evolutionary and diagenetic changes in the chemic-structure of the shell of cranioidbrachiopods // Palaeontology. V. 44. Pt 5. P. 875–903.
- Gaspard D. 1991. Growth stages in articulate brachiopod shells and their relation to biomineralization // Brachiopods through time. Proc. 2 intern. brach. Congr., Univ. Otago. Balkema. P. 167–174.
- Mackinnon D.I. 1974. The shell structure of spiriferide Brachiopoda // Bull. brit. mus. nat. hist. Geol. V. 25. № 3. P. 187–261.
- Madison A.A. 2009. Structure of the first-formed shell of the Middle Ordovician orthid-like brachiopods from the Leningrad Region // Paleontol. j. V. 43. № 11. P. 1469–1476.
- Oleneva N.V. 2013. Microornamentation and types of punctation in the Devonian spiriferids of the East European Platform // Paleontol. j. V. 47. Iss 1. P. 44–56.

- Pérez-Huerta A., Cusack M., McDonald S. et al.* 2009. Brachiopod punctae: A complexity in shell biomineralisation // *Journ. structur. biol.* V. 167. № 1. P. 62–67.
- Pérez-Huerta A., Dauphin Y., Cusack M.* 2013. Biogenic calcite granules – Are brachiopods different? // *Micron.* V. 44. P. 395–403.
- Smirnova T.N.* 2010. Shell microstructure in Mesozoic articulate brachiopods // *Paleontol. j.* V. 44. № 9. P. 1209–1216.
- Smirnova T.N.* 2012. Early Cretaceous Rhynchonellids of Dagestan: System, Morphology, Stratigraphic and Paleobiogeographic Significance // *Paleontol. j.* V. 46. № 11. P. 1197–1296.
- Stricker S.A., Reed C.G.* 1985. The protegulum and juvenile shell of a Recent articulate brachiopod: patterns of growth and chemical composition // *Lethaia.* V. 18. P. 295–303.
- Williams A.* 1966. Growth and structure of the shell of living articulate brachiopods // *Nature.* V. 211. P. 1146–1148.
- Williams A.* 1968. Evolution of the shell structure of articulate brachiopods // *Spec. pap. palaeontol.* № 2. P. 1–55.
- Williams A.* 1970. Origin of laminar-shelled articulate brachiopods // *Lethaia.* V. 3. P. 329–342.
- Williams A.* 1971. Comments on the growth of shell of articulate brachiopods // *Smithson. contrib. paleobiol.* № 3. P. 47–67.
- Williams A.* 1984. Lophophorates // *Biology of the integument.* V. 1. Invertebrates. Berlin. P. 728–745.
- Williams A.* 1997. Shell structure // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H (Revised).* V. 1. Lawrence: Univ. Kansas press. P. 267–295.
- Williams A., Rowell A.J.* 1965. Morphology // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H.* V. 1. Lawrence: Univ. Kansas press. P. H57–H138.
- Wright A.D.* 1970. A note on the shell structure of the triplesiacean brachiopods // *Lethaia.* V. 3. P. 423–426.



## Объяснение таблицы I

Фиг. 1–4. Микроструктура ювенильных раковин ортидовидных брахиопод: (1) экз. ПИН, № 4921/448, целая раковина, вид со стороны спинной створки, первичносформированная раковина из гранулярного кальцита четко отделена от фиброзной брэфической раковины; (2) экз. ПИН, № 4921/499, гранулярный первичный слой на первичносформированной раковине, в левом нижнем углу видны ювенильные фибры; (3) экз. ПИН, № 4921/466, гранулярный кальцит на первичносформированной раковине; (4) экз. ПИН, № 4921/498, слегка перекристаллизованный гранулярный кальцит на первичносформированной раковине; Ленинградская обл., Путиловский карьер; Геккерев Горб, нижняя линза; средний ордовик, волховский горизонт.

Фиг. 5. *Biseptata briani* Madison, экз. ПИН, № 4921/587, микрогранулярный первичный слой, покрывающий коркой фибры вторичного слоя.

Фиг. 6, 8. *Burrirhynchia polygona* (d'Orbigny): (6) экз. ПИН, № 4898/2913, первичный слой, лежащий коркой на вторичном слое; (8) экз. ПИН, № 4898/2914, первичный слой, состоящий из тонкого верхнего гранулярного подслоя и нижнего игольчатого подслоя; Южный Дагестан, р. Цмурчай (по Smirnova, 2012); нижний мел, верхний апт.

Фиг. 7. *Sulcirhynchia berriasensis* (Lobacheva), экз. ПИН, № 4898/41, первичный слой, состоящий из тонкого верхнего гранулярного подслоя и нижнего игольчатого подслоя; Центральный Крым, с Балки; нижний мел, берриас.

Фиг. 9. *Cyrtospirifer disjunctus* (Sowerby); экз. ВНИГНИ, № 2901, изгиб первичного слоя из микрогранулярного и игольчатого подслоев и вторичного слоя на месте струйки; Морсово, скв. Р-1, гл. 458-460 м; верхний девон, верхний фран, семилукский горизонт (по Oleneva, 2013).

Фиг. 10. *Belbekella airgulensis* Moisseev, экз. ПИН, № 4898/4151, первичный слой из двух мелкокристаллических подслоев, верхний подслоем из более крупных столбчатых кристаллов, нижний подслоем игольчатый; Центральный Крым, с Балки; нижний мел, берриас.

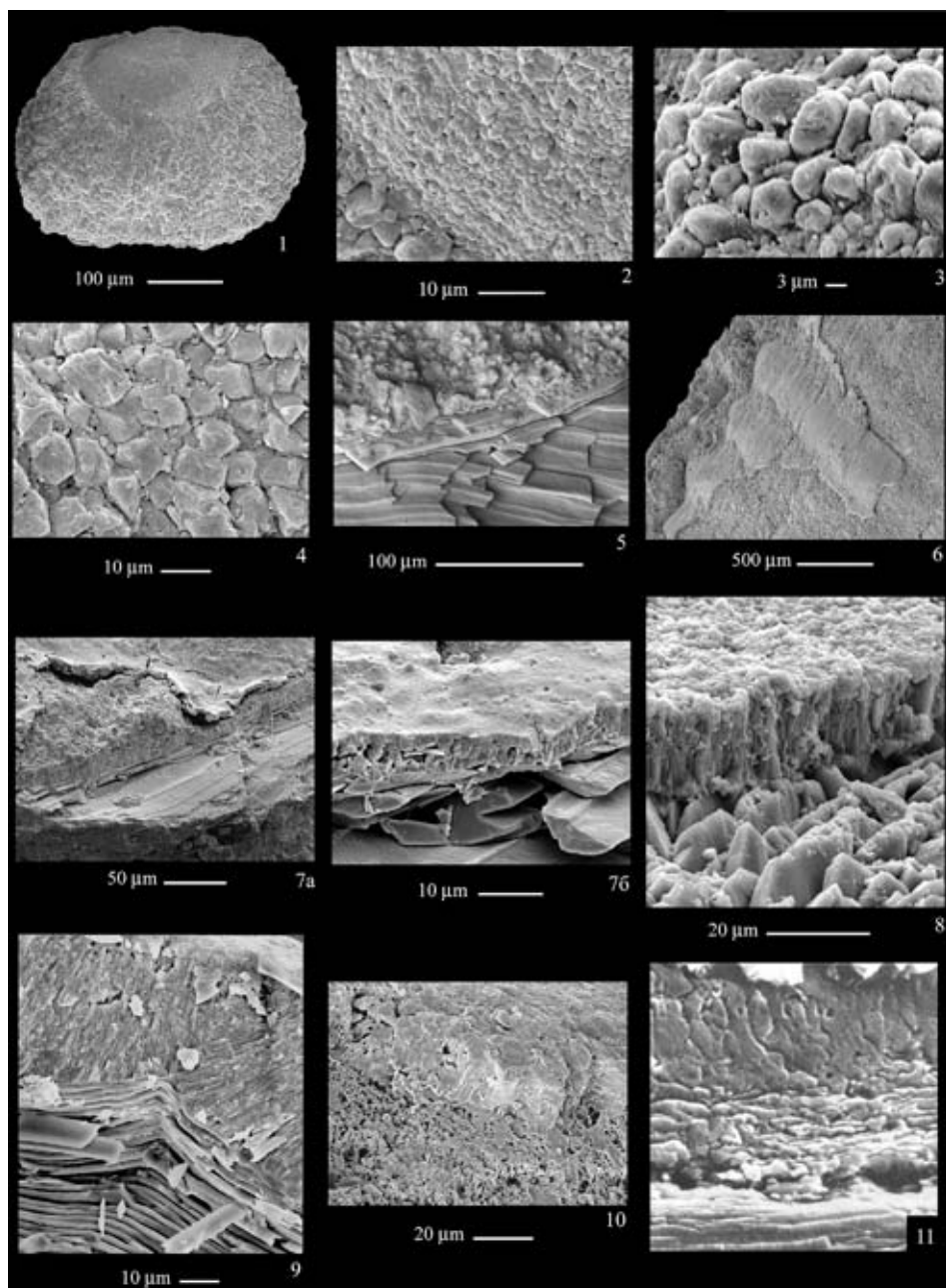
Фиг. 11. *Oxoplectia gouldi* Ulrich, Cooper, первичный слой из верхнего подслоя из призматических кристаллитов, подстилающихся гранулярным слоем, × 2600; Bromide Formation, Spring Creek, Oklahoma (по Wright, 1970).

## PRIMARY SHELL LAYER OF SOME BRACHIOPODS OF THE SUBPHYLUM RHYNCHONELLIFORMEA

A. A. Madison

Main types of the micro- and nanostructure of primary layer of some brachiopods of the subphylum Rhynchonelliformea are described basing on the literary data.

*Key words:* brachiopods, Rhynchonelliformea, microstructure, nanostructure, primary layer.



УДК 564.814:551.732(571.1/5)

## С ЧЕМ МОГЛИ БЫТЬ СВЯЗАНЫ РАЗЛИЧИЯ В МИНЕРАЛЬНОМ СОСТАВЕ РАКОВИН У ДРЕВНИХ БРАХИОПОД

© 2014 Г.Т. Ушатинская

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
[gushat@paleo.ru](mailto:gushat@paleo.ru)

Тип Brachiopoda отделился от общего ствола многоклеточных животных гораздо раньше начала кембрия и прошел долгий путь эволюции еще до появления у его раннекембрийских представителей минерального скелета. В докембрии брахиоподы, вероятно, разделились на две линии, которые различались по характеру потребляемой пищи, что определило различия в составе пищеварительных ферментов. В венде происходил рост концентрации кислорода в морской воде, это стимулировало ускорение радиации животных, а сложившиеся палеогеографическая и палеоэкологическая обстановки к началу кембрия, химизм морской воды и господствующие температуры благоприятствовали строительству у многих из них минерального скелета. Появление в это время у двух разных линий брахиопод (Linguliformea и Rhynchonelliformea) раковин – у первой из фосфата кальция, а у второй карбонатных, скорее всего, объясняется их биохимическими различиями и связанными с ними пищевыми предпочтениями.

Брахиоподы являются чуть ли не единственным типом животных, в состав которого входят организмы как с карбонатной, так и с фосфатной раковиной. Возможно, другой подобной группой являются остракоды, к которым предположительно относят фосфатокопин, тоже имеющих покровы из фосфата кальция. Самые ранние брахиоподы известны на Сибирской платформе в разрезе Улахан-Сулугур на р. Алдан (рис. 1). На табл. I, фиг. 1, 2 показаны брюшная и спинная створки рода *Aldanotreta*, обладавшего фосфатной раковиной и относящегося к классу Linguliformea, вероятно,

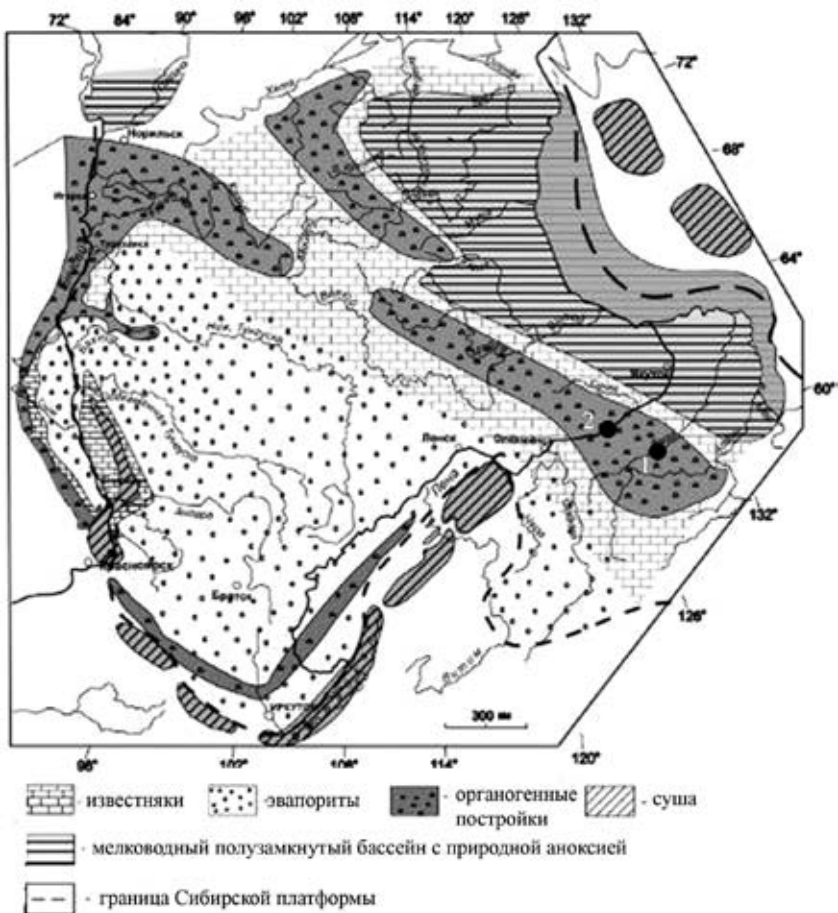


Рис. 1. Палеогеография Сибирской платформы в раннем кембрии (из: Лучинина и др., 2013): 1 – разрез Улахан-Сулугур на р. Алдан; 2 – разрезы Журиный мыс (на правом берегу) и Ой-Муран (на левом берегу) среднего течения р. Лены.

из отряда Paterinida, которые обнаружены в 20 см и в 70 см выше подошвы пестроцветной свиты, в нижней зоне томмотского яруса – *sunnaginicus*. Более древних брахиопод пока нигде в мире не известно. Так что Сибирская платформа, скорее всего, является их родиной. Первые брахиоподы с карбонатной раковиной (из семейства Nisusiidae, класс Rhynchonelliformea) обнаружены в том же разрезе, но уже в 30 м выше основания пестроцветной свиты в верхней части томмотского яруса в зоне *regularis* (табл. I, фиг. 3). В верхней части томмотского и почти на всем протяжении атдабанского ярусов в среднем течении р. Лены в разрезе Журиный мыс встречен еще один род из того же отряда патеринид, близкий к *Aldanotreta* – *Cryptotreta* (табл. I, фиг. 4). Со средней части атдабанского яруса в разрезе Ой-Муран

начинает встречаться род *Obolella* из отряда Obolellida, принадлежащего классу Rhynchonelliformae – брахиоподам с карбонатной раковиной (рис. 1, табл. I, фиг. 5). В Забайкалье, в верхней части атдабанского яруса тоже встречены оболеллиды (роды *Bicia* и *Magnicanalis*), иногда наблюдались их массовые скопления на поверхностях напластования, так называемая «ракушечная мостовая» (табл. I, фиг. 6). В аналогах атдабанского яруса Южного Китая, в лагерштеттах формации Ченджиянг (Chengjiang) известны около 10 родов брахиопод, преимущественно с фосфатной раковиной (Zhang et al., 2008). То есть в первой половине раннего кембрия, в томмотском и атдабанском веках брахиоподы становятся достаточно заметной группой фауны в морских сообществах, насчитывая в своем составе около 15 родов, принадлежавших двум классам – Linguliformea и Rhynchonelliformea.

Оба класса живут и в современных морях. Оба они (как живущие сейчас, так и раннекембрийские), хотя и имеют раковины разного состава, состоят из двух двусторонне-симметричных створок – брюшной и спинной. Судя по отпечаткам внутреннего строения, мягкое тело у них и сейчас, и в кембрии располагалось в задней части раковины, внутри створки были выстланы мантией, внешний слой которой секретировал раковину, у всех имелся фильтрующий орган – лофофор, все они были сидячими животными, прикреплявшимися ко дну ножкой и, как и сейчас, по всей видимости, сестонофагами. Но имеются существенные различия между классами, помимо состава раковины. Карбонатные ринхонеллиформеа (ранее их называли Articulata) для жесткого сочленения створок в брюшной створке имеют зубы или заменяющие их выступы, а в спинной – зубные ямки или бороздки, у многих из них есть карбонатные поддержки для лофофора. У фосфатных Linguliformea жесткое сочленение отсутствует, створки соединены сложной системой мускулов, поддержек у лофофора нет ни у кого (Основы палеонтологии, 1960).

Работы по эмбриологии брахиопод, осуществленные еще в XIX в. А.О. Ковалевским, а позже N. Yatsu (1902), S. Chuang (1968, 1977), В.В. Малаховым (1983), С. Nielsen (1991) показали, что оба класса брахиопод (и третий – Craniaformea, первые представители которого известны из ордовика) характеризуются примитивным недетерминированным радиальным дроблением яйца, из-за чего, главным образом, они и считались ближе стоящими ко вторичноротым, чем большинство остальных беспозвоночных (Иванова-Казас, 1995). Но уже после дробления яйца постэмбриональное развитие у классов различается. У лингулиформей отсутствует головная лопасть, очень рано появляется органическая раковина, органом движения служит лофофор. Собственно, это не личинка, а планктотрофная молодая брахиоподка. То есть у них превращение во взрослое животное происходит без метаморфоза, а значит, по определению, личиночная стадия у них отсутствует. Животное может находиться в толще воды до месяца, плавая

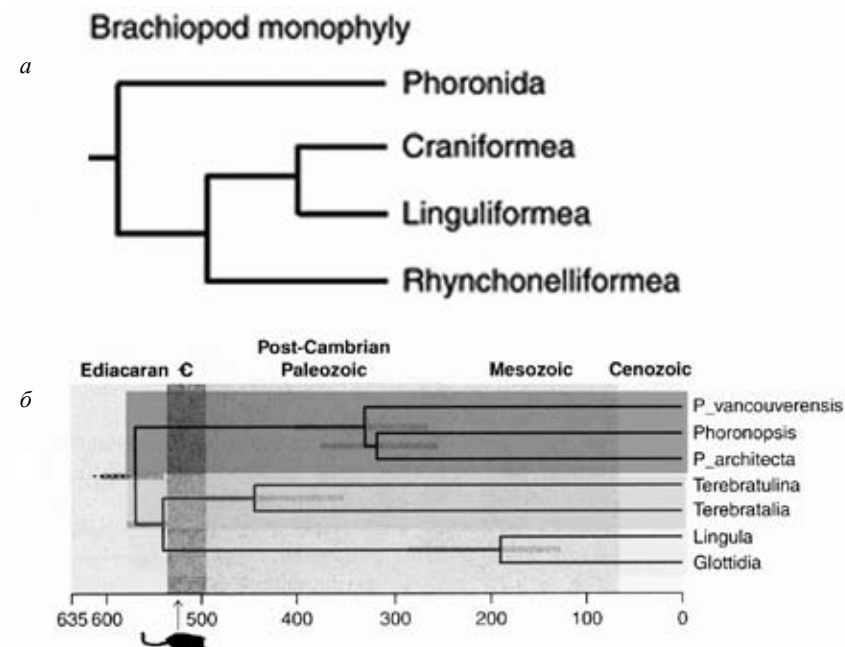


Рис. 2. *a* – предполагаемое соотношение трех классов брахиопод и форонид (из Sperling et al., 2011); *b* – предполагаемое время расхождения брахиопод и форонид, подсчитанное с использованием «молекулярных часов»; стрелка указывает время массового появления скелетных организмов (по: Sperling et al., 2011).

с помощью лофофора. Ножка закладывается на поздних этапах развития при оседании на дно и является выростом вентральной лопасти мантии. У ринхонеллиформей личинка лецитотрофная, и это именно личинка, она называется умбеллярия. У нее выделяется головная лопасть, средний, мантийный отдел с щетинками-сета и задний отдел, который при оседании на дно превращается в ножку. Она плавает в толще воды 1–2 дня, движение осуществляется с помощью ресничек, покрывающих наружный эпителий, который при метаморфозе оказывается внутри. Головная лопасть атрофируется (Williams et al., 1997). Скорее всего, так было и в кембрии.

В связи с такими различиями возникает вопрос, когда же разошлись эти линии брахиопод, если почти с самого начала кембрия основные черты у каждого класса уже определились. То есть вполне можно сказать, что в начале кембрия брахиоподы, как, впрочем, и остальные скелетные организмы, *не появились, а получили возможность быть обнаруженными*, благодаря возникновению минерального скелета.

Ответ на этот вопрос пытаются дать молекулярно-филогенетические исследования (Cohen, 2000; Sperling et al., 2011). По их данным получается, что внутри брахиопод все три выделяемые сейчас класса (Linguliformea, Craniiformea, Rhynchonelliformea), скорее всего, монофилетичны (рис. 2,*a*).

Наиболее близкой к ним сестринской группой являются Phoronida, червеподобные зарывающиеся животные, обладающие лофофором. Надо сказать, что в Основах палеонтологии 1960 г. том Брахиоподы сопровождается кратким приложением на двух страницах с характеристикой форонид, которую написал Р.Ф. Геккер. Ископаемых форонид не известно. То есть это заключение о родстве форонид и брахиопод на основании молекулярно-филогенетических исследований – не открытие, а подтверждение предыдущих морфо-функциональных исследований.

Для того чтобы понять, когда же произошло отделение брахиопод от форонид и разделение первых на классы, Сперлинг с соавторами (Sperling et al., 2011) привлекли концепцию «молекулярных часов». Она основывается на том, что генетические различия (расстояния) между двумя видами должны быть приблизительно пропорциональны времени, когда они разошлись от их последнего общего предка. То есть по молекулярным часам пытаются рассчитать время дивергенции организмов независимым путем. Конечно, эти подсчеты очень и очень приблизительны. Но, тем не менее, в ряде случаев эта концепция помогает в построении филогенетических деревьев. Обычно при подсчетах используется кладистический анализ. К сожалению, его данные не всегда находятся в соответствии с тщательным морфо-функциональным анализом. По мнению цитируемых авторов, расхождение брахиопод и форонид произошло около 578 млн. л. н. (рис. 2,б). То есть до кембрийского взрыва, когда были найдены первые брахиоподы с минеральной раковиной (~535 млн. л.), прошло более 40 млн. л. Это достаточно длительное время (равное всему ордовику или 2/3 кайнозоя). За это время, по всей вероятности, у предковых брахиопод появилась мантия (у форонид мантии нет), вероятно, из разных первичных закладок у *Linguliformea* и *Rhynchonelliformea* образовалась ножка (у *Craniiformea* она вообще не появилась), разошлись линии с фосфатным и карбонатным типом секреции, начали складываться различные типы микроструктуры раковины. Весь этот длинный путь эволюции привел к тому, что с начала кембрия брахиоподы сперва в небольшой мере, а с ордовика и в течение большей части палеозоя стали одной из доминирующих групп морского дна.

Но с чем же могли быть связаны столь сильные различия в составе раковины? Напомним, что у *Linguliformea* минеральная часть раковины состоит из фосфата кальция, близкого к минералу франколиту –  $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{F},\text{OH})$ , а у *Rhynchonelliformea* – из кальцита или реже из арагонита –  $\text{CaCO}_3$ . Для строительства известкового скелета, кроме растворенного в воде углекислого газа, требуются ионы  $\text{Ca}^{+2}$ , а для фосфатного скелета, помимо ионов  $\text{Ca}^{+2}$ , необходимы ионы  $\text{PO}_4^{3-}$  или же растворенные в воде органические соединения фосфора. Оба эти элемента – кальций и фосфор, абсолютно необходимы любым организмам в их жизненном цикле, и входили в состав

мягкого тела задолго до появления скелета. Фосфор способствует делению клеток, нормализует обмен веществ, является источником энергии и проч., кальций – регулирует процессы роста и деятельности клеток всех видов тканей, влияет на обмен веществ и проч. Без фосфора и кальция ни одно живое существо бы не выжило.

Представляется важным выяснить, существуют ли различия в обмене веществ брахиопод с фосфатной и с карбонатной раковиной, которые могли бы отразиться на выделении этими группами двух разных минералов в процессе строительства минерального скелета. Оказалось, что современные лингулиформеа и ринхонеллиформеа резко различаются физиологически, что можно понять по характеру потребляемой ими пищи.

По данным С. Чуанга (Chuang, 1959), в желудке и кишечнике *Lingula unguis* – брахиоподы с фосфатной раковиной – содержатся углеводолитические ферменты – *амилаза*, *протеаза* и *липаза*, способные разлагать целлюлозу. Присутствие таких ферментов дает возможность этим животным питаться растительной пищей. Не удивительно, что лингулиды освоили литоральную область и обитают в ее пределах уже на протяжении более 400 млн. л. Напротив, изученные современные представители ринхонеллиформей (с карбонатными раковинами) почти не имели в желудках водорослевых клеток. Такие брахиоподы, содержащиеся в аквариумах, чрезвычайно отрицательно реагируют на введение туда фитопланктона. (McCammon, 1969; Зезина, 1976). Сначала они выводят его из мантийной полости с помощью слизи, что служит крайним способом защиты лофофора, а значит, и пищеварительного тракта, от нежелательных поступлений, а при длительном получении – совсем перестают питаться, захлопывают раковину и гибнут. Питаются же современные карбонатные брахиоподы агрегатами бактериальных клеток или скоплениями органического вещества животного происхождения.

Ч.М. Пан и Н. Ватабе (Pan, Watabe, 1988) исследовали пути поступления кальция и фосфора в фосфатную раковину брахиоподы *Glottidia pyramidata* и установили, что кальций, который участвует в обмене веществ и идет на строительство раковины, попадает туда через лофофор, главным образом, путем диффузии прямо из морской воды. Любопытно, что скорость поступления кальция в раковину *Glottidia* близка той, что тоже поступает из морской воды в кальцитовую раковину двустворки *Argopecten*. Главным же источником фосфора служит пища, а не фосфор, растворенный в морской воде.

Вернемся теперь к самому началу кембрия. Как мы уже выяснили, Сибирская платформа – родина как фосфатных, так и карбонатных брахиопод. На реконструкциях, показывающих расположение материков в раннекембрийское время, в том числе и на той, что приводится в данной работе, Сибирская платформа находилась в приэкваториальных широтах (Буш и др., 2008) (рис. 3). На ее территории в раннекембрийском эпиконтинентальном теплом, мелком море, скорее всего, уже обитало две их предковых



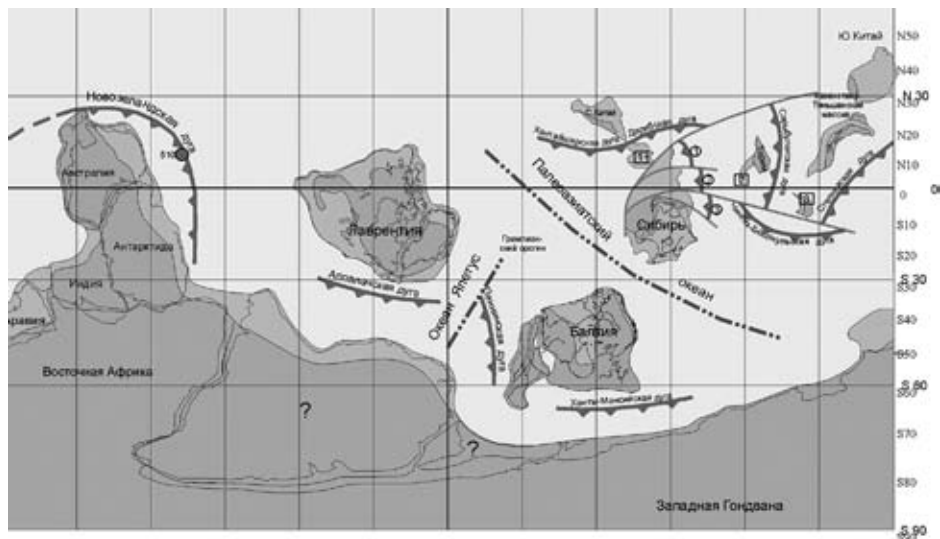


Рис. 3. Глобальная палинспатическая реконструкция на 510+15 ма; цифрами в квадратах обозначены: 1 – Тувино-Монгольский массив, 2 – Цайдам, 3 – Джунгарский массив; цифрами в кружках обозначены: 1 – Западный Саян, 2 – Кузнецкий Алатау, 3 – Салаир (по: Буш и др., 2008).

ветви – одна, в пищеварительном тракте которой имелись углеводолитические ферменты, а другая – без них или с малым их количеством. Первые могли питаться водорослями, а вторые, как бы мы теперь сказали – ели животные белки. В это же время в самом начале томмотского века сравнительно недалеко от Сибирской платформы – в Хубсугульском бассейне Монголии (на рис. 3 он находится в пределах Тувино-Монгольского массива), в районе Каратау в Казахстане (на рис. 3 он находится в пределах Казахстано-Тяньшаньского массива), в Южном Китае накапливались мощные фосфоритовые толщи. Это была одна из самых грандиозных эпох фосфатонакопления на Земле. По данным А.Ю. Розанова (1979), содержание фосфат-иона в раннекембрийском море Сибирской платформы тоже было повышено, хотя здесь нет крупных фосфоритовых местонахождений. А это, конечно, должно было вызвать бурное развитие фитопланктона, да еще к тому же его клетки были переполнены волютиновыми зернами, содержащими полифосфаты. Об этом говорят наши эксперименты с *Microcoleus chthonoplastes* (рис. 4) (Герасименко, Ушатинская, 2002). И вот любителям растительной пищи пришлось искать механизм выведения лишнего фосфора из организма, так как любой даже такой полезный для живых существ продукт как органический фосфат, в большом количестве вреден, иначе говоря, по словам И.С. Барскова, им требовалась *детоксификация*. Судя по преобладанию карбонатно-глинистых осадков в данном регионе и по широкому развитию здесь же археоциат, ионов кальция в окружа-

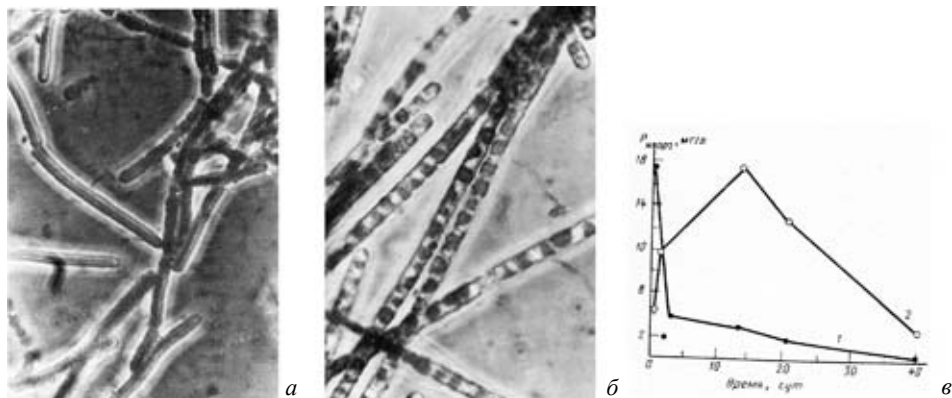


Рис. 4. Современные цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes*: а – трихомы, не содержащие волютиновых гранул; б – трихомы, наполненные волютиновыми гранулами из полифосфата; в – динамика потребления  $P_{\text{неорг.}}$  клетками *M. chthonoplastes* при концентрации фосфора в среде 18 мг/л; 1 – содержание фосфора в среде, 2 – содержание фосфора в клетках (Герасименко, Ушатиная, 2002).

ющей среде тоже было предостаточно. В результате предки брахиопод начали разгружать ионы, содержащие фосфор, поближе к поверхности – в наружный эпителий мантии, где в вакуолях они соединялись с ионами кальция, образуя мельчайшие кристаллиты фосфата кальция и так невольно укрепляя покровные структуры. Вполне возможно, что сначала они откладывали этот фосфат про запас, как волютиновые гранулы у цианобактерий. Но в результате эти укрепленные минеральным веществом покровные структуры стали началом появления у фосфатных брахиопод минерального скелета. Возможно, сначала это были островки отдельных покрытых минеральными бляшками участков, как, например, пластинки *Microdictyon* на поверхности у лобоподий (Chen et al., 1995), а позже эти участки образовали сплошной покров. Собственно, и сейчас фосфатная раковина у лингулиформей состоит наполовину из органики, а наполовину из плотно слившихся тончайших кристаллитов фосфата кальция, погруженных в органический матрикс (рис. 5) (Watabe, Pan, 1984).



Рис. 5. Схема строения слоев, составляющих раковину у *Glottidia pyramidata*: р – первичный органо-минеральный слой, м – минеральные слои, состоящие из фосфата кальция, С – органические (хитиновые) слои, заключающие стержни из фосфата кальция (по: Watabe, Pan, 1984).

Появление скелета у первых карбонатных брахиопод, может быть, произошло немного позднее, чем у фосфатных – во второй половине томмотского века. А может быть, мы просто еще не нашли их остатков в самых низах томмота. Вполне возможно, что оно тоже было связано с изменением экологической обстановки. Мы помним, что воды были насыщены как фосфором, так и кальцием. Карбонатные брахиоподы растительность, обогащенную фосфором, в пищу не употребляли, но избыток кальция они могли получать, пропуская с помощью лофофора насыщенную им воду через себя. И, значит, они тоже должны были избавляться от его губительных излишков, которые могли разгружаться в наружный эпителий. Кстати, по сведениям, которые приводит А.В. Марков, ссылаясь на исследования Jackson et al., 2007, уже древнейшие губки, которые считаются последним общим предком всех животных, жившие задолго до кембрийской скелетной революции, обладали ферментами типа *карбоангидразы*, способствующими образованию минеральных скелетов. Бурное развитие фитопланктона вызывает увеличение рН воды, а высокий рН, в свою очередь, инициирует кристаллизацию кальцита, что тоже подтверждено нашими экспериментами (Ushatinskaya et al., 2006). Так что в наружном слое внешнего эпителия излишки кальция, да еще в присутствии ферментов, могли соединиться с ионами  $\text{CO}_3^{-2}$ , которыми были насыщены воды, образуя арагонит или кальцит. Так появилось тонкое минеральное покрытие. А дальше можно предположить, что это новоприобретение оказалось полезным.

В течение раннего кембрия постепенно увеличивалось давление хищников, это связывают как с постепенным увеличением количества кислорода в окружающей среде, так и с увеличением разнообразия экологических обстановок в мелководных морях кембрия. В атдабанское время распространились трилобиты, хищными, вероятно, были и лобоподии. На раковинах раннеботомских брахиопод мы находим многочисленные следы сверления каких-то хищников или паразитов. А когда эти сверлильщики поселялись на мягких без покрытия телах, они, вероятно, приносили гораздо больше вреда. На раковинах кембрийских фосфатных брахиопод есть и залеченные следы от укусов (табл. I, фиг. 7, 8).

Но не только давление хищников могло закрепить приобретение наружной раковины у брахиопод. Например, из атдабана северо-западной Монголии мною был описан брахиоподоподобный организм – *Zhegallina* (Ушатинская, 2004) (рис. 6,а–г). Он имел две билатерально-симметричных створки, висцеральная полость занимала заднюю часть раковины, мягкое тело было заключено в мантию, о чем свидетельствуют отпечатки клеток на внутренней поверхности створок. Сзади в одной створке есть пологая выемка, возможно, для прохода ножки, у другой – задний край почти прямой. По форме мягкое тело очень напоминает мягкое тело некоторых палеозойских фосфатных брахиопод (рис. 6,е, ж). По периферии его имеется несколько

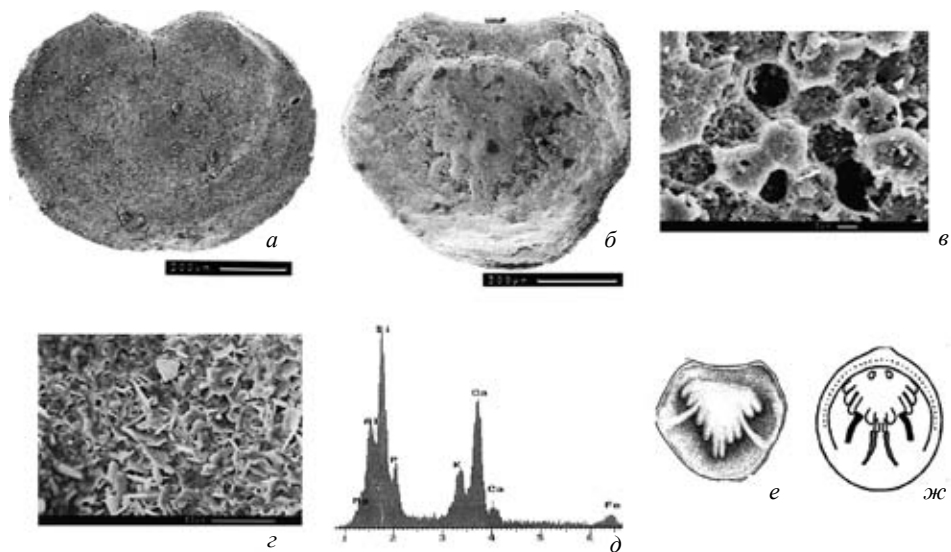


Рис. 6. *Zhegallina antiqua* Ushatinskaya, 2004: *a* – экз. № 3302/5102; брюшная створка, *б* – голотип № 3302/5109; спинная створка изнутри с минерализованным слепком мягкого тела; *в* – экз. № 3302/5112; участок внутренней поверхности спинной створки с хорошо сохранившимися слепками клеток внешнего эпителия мантии; *г* – экз. № 3302/5111; участок наружной поверхности спинной створки с игольчатыми кристаллитами иллита; *д* – энерго-дисперсионный спектр на участке поверхности экз. № 3302/5111; *е*, *ж* – прорисовки внутреннего строения спинных створок у *е* – *Zhegallina antiqua* и *ж* – *Paterula* (ордовик, по: Williams et al., 1997, fig. 384, 3) (Ушатинская, 2004).

ко пар симметричных овалов, которые, вероятно, принадлежали местам прикрепления мускулов. Но у всех створок отсутствуют обособленные макушки и ареи. По всей вероятности, створки при жизни были органическими, возможно, хитиновыми, после смерти они были замещены глинистым минералом – иллитом (рис. 6,д). То есть животное было бесскелетным, если скелетом считать первично минеральный покров. Представляется, что с органическим составом покровов и было связано отсутствие макушек и арей, которые обычно служат для более прочного закрепления раковин на дне, и могли обособиться как жесткие структуры только у минеральных створок. У раннекембрийских брахиопод с минеральной раковиной эти структуры уже присутствуют. То есть приобретение минеральной раковины помогло их хозяевам решать важные для них проблемы: защита от хищников, укрепление положения на дне, приподнимание переднего края над дном для лучшего улавливания пищи. Кстати, форма, размеры (ширина, длина) арей, размеры внутренних септальных валиков, даже величина отверстия для прохода ножки – все, что является принадлежностью минеральной раковины, у древних лингулиформей очень пластично, меняясь как от вида к виду, так и внутри вида, чего не скажешь о строении васкулярной системы, которое постоянно даже для семейств (Конева, Ушатинская, 2010).

Таким образом, как и многие другие многоклеточные, брахиоподы отделились от общего ствола многоклеточных животных гораздо раньше начала кембрия и прошли долгий путь эволюции еще до появления у них минерального скелета. В докембрии они разделились на две линии, которые различались по характеру потребляемой пищи. В венде происходил рост концентрации кислорода в морской воде, в начале кембрия в приэкваториальной части Земли в пределах теперешней Сибирской платформы сложилась палеогеографическая и экологическая обстановки, включая химизм и господствовавшую температуру морей, которые благоприятствовали приобретению многими животными минерального скелета. В результате брахиоподы научились строить минеральный скелет, но каждая линия – в соответствии со своими биохимическими возможностями.

Автор приносит глубокую благодарность инженеру Лаборатории электронной микроскопии А.В. Кравцеву, оказывавшему постоянную помощь при работе на сканирующем микроскопе.

Работа была поддержана грантом РФФИ (проект № 13-04-00322), Научной школой Президента РФ: НШ 65493.2010.4, и Программой Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буш В.А., Хераскова Т.Н., Самыгин С.Г.* 2008. Заложение и ранние стадии развития Палеоазиатского океана // Тез. докл. на 33 Межд. геол. конгр. Осло. Файл “Materials of 33 IGC International Geological Congress, Oslo, 2008”.
- Воронова Л.Г., Дроздова Н.А., Есакова Н.В.* и др. 1987. Ископаемые нижнего кембрия гор Макензи (Канада). М.: Наука. 88 с.
- Герасименко Л.М., Ушатинская Г.Т.* 2002. Эксперименты по фоссилизации / Бактериальная палеонтология. Ред. А.Ю. Розанов. М.: ПИН РАН. С. 59–65.
- Зезина О.Н.* 1976. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 138с.
- Иванова-Казас О.М.* 1995. Сравнительная эмбриология животных. С.-Петербург: Наука. 565 с.
- Ковалевский А.О.* 1951. Наблюдения над развитием Brachiopoda. Избр. работы. М. С. 267–386.
- Конева С.П., Ушатинская Г.Т.* Новые виды брахиопод отряда Acrotretida из кембрия Центрального Казахстана // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 34–43.
- Лучинина В.А., Коровников И.В., Новожилова И.В., Токарев Д.А.* 2013. Биофации раннего кембрия Сибирской платформы по бентосу (хиолиты, мелкораквинная проблематика, археоциаты, трилобиты и известковые водоросли) // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 21. № 2. С. 3–21.

- Малахов В.В. 1983. Строение личинок замковой брахиоподы *Cnismatocentrum sakhalinensis parum* // Эволюционная морфология животных. Л.: Наука. С. 147–155. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 109).
- Основы палеонтологии. Мшанки. Брахиоподы. 1960. М.: Изд-во АН СССР. 343 с.
- Розанов А.Ю. 1979. Некоторые проблемы изучения древнейших скелетных организмов // Бюлл. МОИП. Отд. геол. Вып. 3. С. 62–69.
- Ушатинская Г.Т. 2004. Древнейшая брахиопода с органическим покровом из нижнего кембрия Монголии // Палеонтол. журн. № 4. С.10–16.
- Chen Jin-Yuan, Zhou Gui-Qing, Ramsköld L. 1995. The Cambrian Lobopodian Microdiction sinicum // Bull. brit. mus. nat. hist. № 5. P. 1–93.
- Chuang S.H. 1959. The structure and function of the alimentary canal in *Lingula anatine* // Pros. zool. soc. London. V. 132. P. 283–311.
- Chuang S.H. 1968. The larvae of *Discinid* (Inarticulata, Brachiopoda) // Biol. bull. V. 135. № 2. P. 263–272.
- Chuang S.H. 1977. Larval development in *Discinisca* (Inarticulata, Brachiopoda) // Amer. zool. V. 17. P. 39–52.
- Cohen B.L. 2000. Monophyly of brachiopods and phoronids: reconciliation of molecular evidence with Linnaean classification (the subphylum Phoronoforimea nov.) // Proc. r. soc. London. B. V. 267. P. 225–231.
- Jackson D.J., Macis L., Reitner J. et al. 2007. Sponge paleogenomics reveals an ancient role for carbonic anhydrase in skeletogenesis // Science. V. 316. P. 1893–1895.
- McCammon H.M. The food of articulate Brachiopods // J. paleontol. 1968. V. 43. № 4. P. 976–985.
- Nielsen Cl. 1991. The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O.F. Muller) and its phylogenetic significance // Acta zool. V. 72?. № 1. P. 7–28.
- Pan C.M., Watabe N. 1988. Update and transport of shell material in *Glottidia piramidata* Stimpson (Brachiopoda: Inarticulata) // J. exp. mar. biol. and ecol. V. 118. P. 257–268.
- Sperling E.A., Pisani D., Peterson K.J. 2011. Molecular paleobiological insights into the origin of the Brachiopoda // Evolution and development. V. 13. № 3. P. 290–303.
- Watabe N., Pan C.M. 1984. Phosphatic shell formation in Atremate brachiopods // Amer. zool. V. 24. P. 977–985.
- Williams A., Brunton C.H.C., Carlson S.J. et al. (45 names). 1997. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H Brachiopoda. Geol. soc. Amer. and Univ. Kansas. Lawrence. V. I. 539 p.
- Yatsu N. 1902. On the development of *Lingula anatine* // J. coll. sci. Tokyo. V. 17. P. 1–112.
- Zhang Z., Robson S.P., Emig Ch., Shu D. 2008. Early Cambrian radiation of brachiopods: A perspective from South China // Sci. direct. Gondwana res. V. 14. P. 241–254.

## Объяснение таблицы I

Фиг. 1. *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 4194/51, брюшная створка; р. Алдан, разрез Улахан-Сулугур, 0.7 м от основания пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *sunnaginicus*.

Фиг. 2. *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 4194/53, спинная створка; р. Алдан, разрез Улахан-Сулугур, 0.2 м от основания пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *sunnaginicus*.

Фиг. 3. *Nisusia* ? sp., экз. ПИН, № 4194/65, спинная створка; р. Алдан, разрез Улахан-Сулугур, 30 м от основания пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *regularis*.

Фиг. 4. *Cryptotreta neguertchenensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 4194/60; среднее течение р. Лены, Журинский мыс; нижний кембрий, томмотский ярус, пестроцветная свита, зона *lenaicus*.

Фиг. 5. В небольшой нише среди археоциат видна прикрепленная ножкой раковина *Obolella* sp. (указана стрелкой), передний край приоткрыт; экз. ПИН, шлиф 3848/710; среднее течение р. Лены, Ой-Муран; атдабанский ярус, пестроцветная свита.

Фиг. 6. На поверхности напластования видно скопление створок рода *Magnicanalis* sp. (отряд *Obolellida*); Забайкалье, пос. Георгиевка; атдабанский ярус, быстринская свита.

Фиг. 7. *Linnarssonina* cf. *rowelli* Pelman, 1973; GSM, N 90227/260: *a* – спинная створка снаружи со следами сверления, вероятно, паразитов; *b* – след, оставленный на створке сверлильщиком, увеличено; Канада, горы Макензи, Северо-Западные территории; нижний кембрий, верхняя часть зоны *Bonnina-Olenellus* (Воронова и др. 1987).

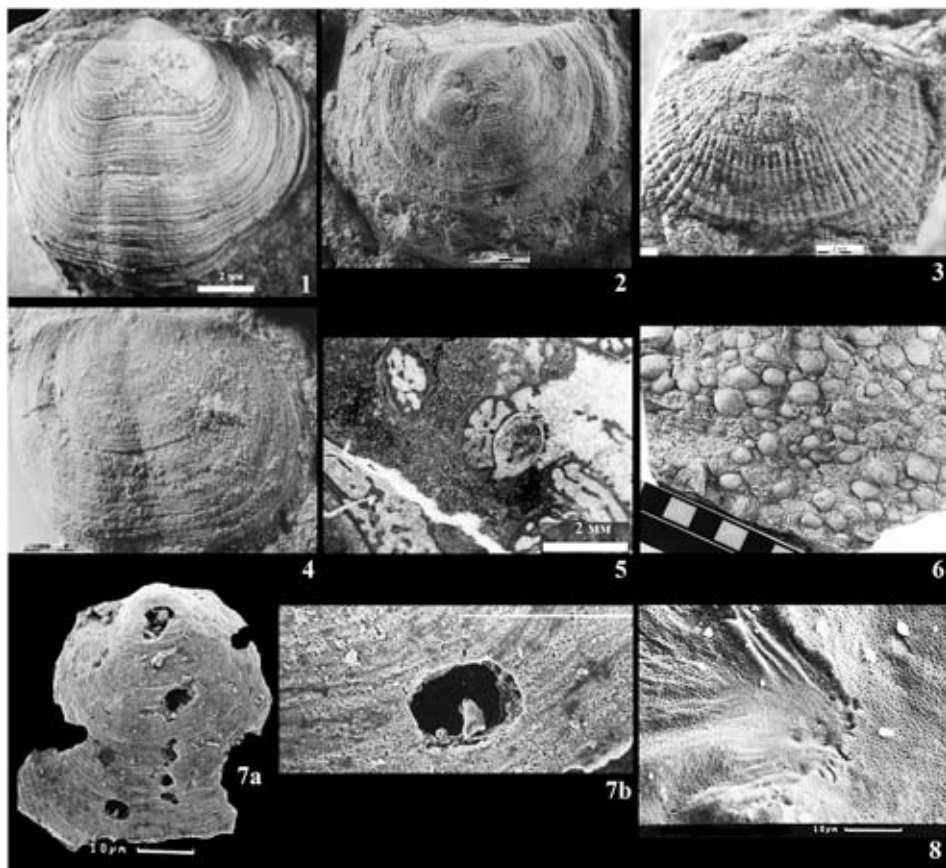
Фиг. 8. *Fossuliella* sp., экз. ПИН, № 4511/120, участок поверхности спинной створки с оставшимся и, вероятно, залеченным при жизни следом от укуса хищника; Сибирская платформа, левый берег р. Мене; верхняя часть среднего кембрия.

## WHAT MIGHT CAUSE THE DIFFERENCES IN COMPOSITION OF VALVES OF THE EARLIEST BRACHIOPODS?

G.T. Ushatinskaya

Phylum *Brachiopoda* evolved from the other *Metazoa* long before the beginning of the Cambrian and had have a long evolution way before the origin of the mineral skeleton in Early Cambrian representatives. According to their food preferences, brachiopods divided into two groups probably in Precambrian that determined the differences in digestive enzyme compositions. The increasing concentration of oxygen in sea water in the Vendian period stimulated the rates of animal radiation as well as paleogeographic and paleoecological conditions, prevalent temperatures and sea water chemistry favored the development of mineral skeletons to the beginning of the Cambrian period. The origin of calcium phosphate and calcium carbonate shells in two different groups of brachiopods *Linguliformea* and *Rhynchonelliformea* respectively – is most likely due to the biochemical differences related to their food preferences.

*Key words:* Cambrian, brachiopods, food, emzymes, sleleton, phosphatic, carbonatic.





## **ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СКЕЛЕТА ИГЛОКОЖИХ**

**А.И. Кокорин, Г.В. Миранцев, С.В. Рожнов**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
korveng@gmail.com, gmirantsev@gmail.com, rozhnov@paleo.ru*

По литературным данным подготовлен обзор современного состояния изученности процессов формирования скелета иглокожих. Описан процесс развития и особенности строения скелета у разных групп иглокожих, приведены морфологические, гистологические и молекулярно-генетические сведения по процессу скелетогенеза, а также современные данные по изучению генно-регуляторных сетей (GRN), управляющих этим процессом. В целом можно говорить о значительной консервативности механизмов скелетогенеза на уровне генов, генно-регуляторных сетей и популяций клеток, задействованных в нем. В то же время механизм формирования скелета иглокожих уникален и не встречается у других таксономических групп.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Скелет иглокожих уникален для животного мира. Его строение и структура – одна из самых характерных синапоморфий и часть плана строения типа Echinodermata. Как правило, скелет представлен большим количеством отдельных табличек, или склеритов. У голотурий склериты сильно уменьшены в размерах и почти не играют роли в питании и движении, но у всех остальных иглокожих таблички крупные, хорошо развиты и покрывают все тело животного. Они могут только прилегать друг к другу (тесселятное соединение) или черепицеобразно налегать краями друг на друга (имбрикатное соединение), иногда таблички полностью срастаются между собой, образуя прочный панцирь (как, например, у неправильных морских ежей). Часто скелетные элементы иглокожих соединяются между собой подвижно, посредством связок и мускулов, что позволяет скелету не только выполнять опорную функцию, но и принимать участие в движении и добывании пищи. Вдобавок иглокожие обладают так называемой мутабельной соединительной тканью, которая может по необходимости стано-

виться мягкой или жесткой без мускульных сокращений и, следовательно, почти без затрат энергии. Характер сочленения, тип возможных движений отражается на структуре скелета, поэтому его детальное изучение важно для функционально-морфологических исследований и реконструкции образа жизни ископаемых иглокожих.

Скелет иглокожих хорошо распознается в ископаемом состоянии и обладает следующими характерными особенностями:

1) Химический состав. В отличие от филогенетически близких хордовых, которые для построения скелета используют фосфат кальция  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ , иглокожие обладают скелетом из кальцита  $\text{CaCO}_3$  с высоким процентным содержанием магния (до 15 %; последнее может варьировать в разных таксонах и частях скелета).

2) Кристаллические свойства. Скелетные элементы иглокожих представляют собой монокристаллы и поэтому раскалываются согласно характерной кальцитовой спайности.

3) Строение. Скелет иглокожих пористый, он организован в виде стереома, трехмерной кальцитовой решетки. Это позволяет обеспечить высокую прочность скелетных элементов при низком весе.

4) Происхождение. В отличие от других групп животных, скелет иглокожих формируется в мезодерме, причем иногда его формирование начинается до появления собственно мезодермы.

Среди современных животных скелет с такими свойствами встречается только у иглокожих, и все ископаемые скелетные остатки с такими свойствами также относят обычно к иглокожим. Но у некоторых раннепалеозойских животных, например, у стилофор, такой скелет является единственным признаком, который позволяет их отнести к этому типу. Предположение, что такой скелет мог быть и у животных с признаками хордовых, привело к созданию кальцихордатной теории, разные варианты которой активно развивал английский палеонтолог Р. Джеффрис (Jefferies, 1986). Можно по-разному относиться к убедительности филогенетических и морфологических построений этого автора, но трудно отрицать, что при становлении типов животных признаки их планов строения (в том числе и стереомный скелет) могли комбинироваться в разных сочетаниях. Скелетные элементы иглокожих хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, нередко играя пороодообразующую роль (например, они слагают криноидные известняки). Массовость, хорошая сохранность и богатство морфологии скелетных элементов иглокожих определяют важное значение этой группы для изучения эволюции живого мира, филогенетических построений и некоторых задач эволюционной биологии развития. Хотя большая часть исследований ископаемых иглокожих касается взрослых животных, необходимо понимать механизмы построения их скелета в индивидуальном развитии, механизмы регуляции его развития и генетические факто-

ры, ответственные за образование скелета. Краткому обзору этих вопросов и посвящена данная работа.

Следует отметить, что вопросы молекулярных механизмов и генетической регуляции образования скелета изучены явно недостаточно, несмотря на то, что морские ежи уже больше столетия являются излюбленным модельным объектом для эмбриологов. Те немногие сведения, которыми мы располагаем, почерпнуты в основном из работ по этой группе; сведения о других классах еще более отрывочны.

### ПРОЦЕСС ФОРМИРОВАНИЯ СКЕЛЕТА

Как было указано выше, за формирование скелета у иглокожих отвечают мезодермальные клетки. В зависимости от группы, это либо клетки первичной мезенхимы, так называемые РМС, *primary mesenchyme cells* (у неправильных морских ежей, выселяются на стадии бластулы), либо вторичной мезенхимы (SMC, *secondary mesenchyme cells*) – у всех остальных. Процесс образования скелета можно разделить на следующие стадии:

- формирование синцития;
- образование интрасинцитиальной вакуоли;
- выделение органического матрикса в вакуоль;
- отложение карбоната кальция, формирование спиккулы;
- рост спиккулы;
- формирование стерома (рис.1).

Процесс образования скелета у иглокожих начинается с объединения нескольких клеток. Амебоидные клетки скелеобразующей мезенхимы (мы подробно остановимся на ее происхождении ниже) образуют выросты, и выросты разных клеток соединяются друг с другом. Тела клеток при этом не сливаются, т.е. клетки участвуют в образовании синцития только псевдоподиями (Gliznitsa, Dautov, 2011).

Затем в области соединенных псевдоподий образуется так называемая интрасинцитиальная вакуоль. Существует две основные точки зрения на природу интрасинцитиального пространства: с одной стороны, это пространство очень похоже на вакуоль и, возможно, ей и является; с другой

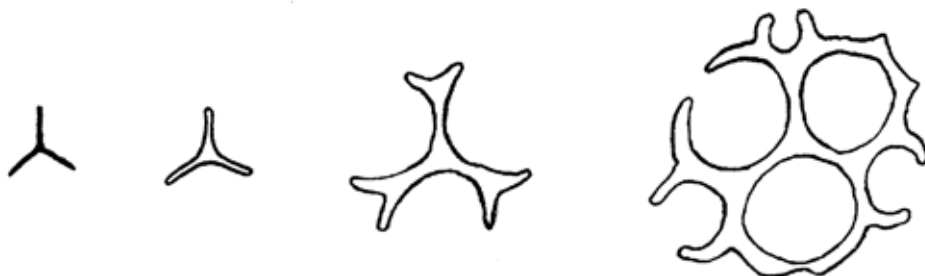


Рис. 1. Формирование решетки стерома из спиккулы; по: Федотов, 1951, с изм.

стороны, в ряде работ утверждается, что мембрана вокруг спикулы фактически является наружной клеточной мембраной и, следовательно, топологически спикула находится вне клетки, хотя и обернута плазматическими мембранами нескольких скелетогенных клеток (Gilbert, Wilt, 2011). Стоит отметить, что в любом случае спикула в ходе своего роста сравнительно быстро выходит за пределы клетки, и уже сформированный скелет является внеклеточным, органическое вещество только заполняет поры в стереоме.

После образования вакуоли начинается выделение органического матрикса. Несмотря на

то, что он играет огромную роль в формировании скелета, его структура, функции и состав изучены недостаточно. Известно, что пространственная организация и химический состав матрикса – ключевые параметры, определяющие процесс биоминерализации. В состав органического матрикса входит несколько десятков различных белков (в основном N-гликозилированных), в частности, SM27, SM30, SM50 (Ameys et al., 2001). Большинство из них имеют лектиновый домен С-типа; такие белки широко распространены в природе, как правило, они связывают углеводы в присутствии ионов кальция. Белки органического матрикса формируются в клетках первичной мезенхимы. Исследования показывают, что в клетке все белки, которые имеют отношение к формированию спикулы, находятся либо в аппарате Гольджи, либо в везикулах, которые направляются к интрасинцитиальной вакуоли. В отличие от кальция, белки выделяются в той части вакуоли, которая находится ближе к конкретной клетке, и не транспортируются далеко. Кроме того, скелетообразующие клетки выделяют белки и коллаген в бластоцель, однако по составу они полностью отличны от белков спикулы: коллаген, к примеру, выделяется в бластоцель, но не найден в составе органического матрикса (Wilt et al., 2008). Пространственно органический матрикс организован в несколько концентрических слоев из фибриллярного материала (обычно в три), которые, как правило, окружают сайт кальцификации (Ameys et al., 1998).

После формирования органического матрикса начинается отложение кальцита и собственно формирование спикулы (рис. 2). Непосредствен-

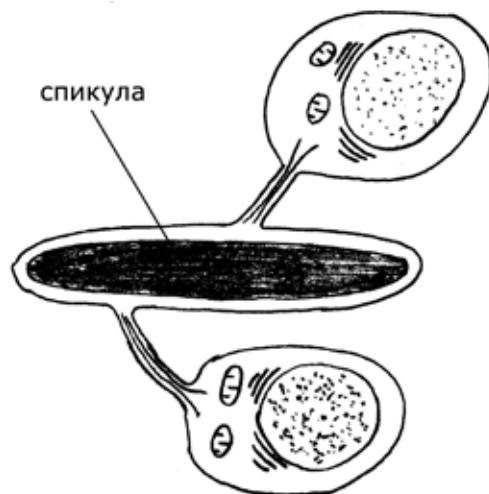


Рис. 2. Формирование спикулы в интрасинцитиальной вакуоли; по: Märkel et al., 1986, схематизировано.

но начало кальцификации запускается сигналом лиганда VEGF (vascular endothelial growth factor, фактор роста эндотелия сосудов, сигнальный белок, у млекопитающих отвечающий за образование сосудов в эмбриональном развитии) и FGF (fibroblast growth factor, фактор роста фибробластов) который продуцируется небольшим числом эктодермальных клеток, пространственно ассоциированных с центрами скелетогенеза (Gilbert, Wilt, 2011). Скелетогенные клетки продуцируют рецепторы VEGF.

Кальций и, по всей видимости, магний, присутствующие в скелете, происходят из морской воды, в которой плавает личинка; исследования указывают на резкое повышение потребления кальция из окружающей воды в ходе гастрюляции и на повышение концентрации кальция в бластоцели перед началом скелетогенеза (Nakano et al., 1963). Введенный в среду радиоактивный изотоп кальций-45 поглощается клетками и выделяется в спикуну, причем это выделение продолжается долгое время после отмывки среды от изотопа, следовательно, внутриклеточное депо кальция (по всей видимости, это гладкий эндоплазматический ретикулум) в РМС способно запасать внушительные его количества (Wilt et al., 2008). В случае, если личинка развивается в воде, обедненной кальцием, вместо нормального скелета развивается масса неорганизованных спикул (Okazaki, 1956) и нарушается формирование самого эмбриона.

Перед началом формирования спикулы в клетках отмечается наличие значительного числа вакуолей, содержащих аморфный карбонат кальция (amorphous calcium carbonate, ACC), нестабильную фазу  $\text{CaCO}_3$ , стабилизированную, однако, белками и присутствием магния. Затем содержимое этих вакуолей начинает выделяться в интрасинцитиальное пространство. В нем ACC сперва откладывается в виде ромбоэдра, из которого затем начинают расти и удлиняться три луча, после чего в определенный момент аморфный карбонат кальция кристаллизуется. Этот процесс регулируется белками органического матрикса (Raz et al., 2003). Вакуоли, содержащие аморфный карбонат кальция, перестают встречаться в клетках после того, как начинается формирование спикулы; вероятно, после этого кальций накапливается в вакуолях, содержащих перенасыщенный раствор солей. Во время роста спикулы в основном нарастают по концам, и немного – в объеме. Интересно, что изолированные микромеры формируют *in vitro* спикулы таким же образом и такими же темпами, как и в интактном эмбрионе (Okazaki, 1975).

Исходя из общих соображений ясно, что скелетообразующие клетки должны иметь очень активные транспортеры кальция с высокой емкостью и низким сродством к нему. Ингибиторы ионных транспортов действительно полностью останавливают рост спикулы, кроме того, ингибиторы металлопротеаз останавливают удлинение спикулы, хотя и не влияют на начальное образование кальцитовых элементов, однако конкретные бел-

ки-переносчики до сих пор не выделены. Заслуживает внимания тот факт, что у млекопитающих металлопротеазы также функционально связаны с VEGF, способствуя прорастанию сосудов в тканях.

### ФОРМИРОВАНИЕ СКЕЛЕТА В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

Развитие скелета у иглокожих изучено преимущественно на представителях подкласса Euechinoidea, у которых оно протекает следующим образом. Непосредственно перед инвагинацией архентерона (первичной кишки) часть эпителиальных клеток (потомки больших микромеров, клеток, расположенных на вегетативном полюсе зародыша) преобразуются в подвижные амeboидные и выселяются из стенки бластулы в бластоцель (рис. 3.4), после чего несколько часов ползают по ней, а также сопровождают архентерон во время его роста. Эти клетки называются первичными мезенхимальными клетками (PMC), в отличие от вторичных мезенхимальных клеток (SMC), которые выселяются из крыши архентерона после его инвагинации (рис. 3.5). PMC позже формируют массив в вегетативной части бластоцеля, после чего соседние клетки соединяются, формируя синцитий, в котором начинается образование спикул. У некоторых видов появление сайтов кальцификации в PMC начинается еще раньше, фактически на стадии бластулы (Wilt, 1999). Сформировавшиеся спикулы выполняют роль личиночного скелета, поддерживая длинные руки эхиноплютеуса, облегчающие его парение в толще воды (морские ежи имеют планктонную личинку).

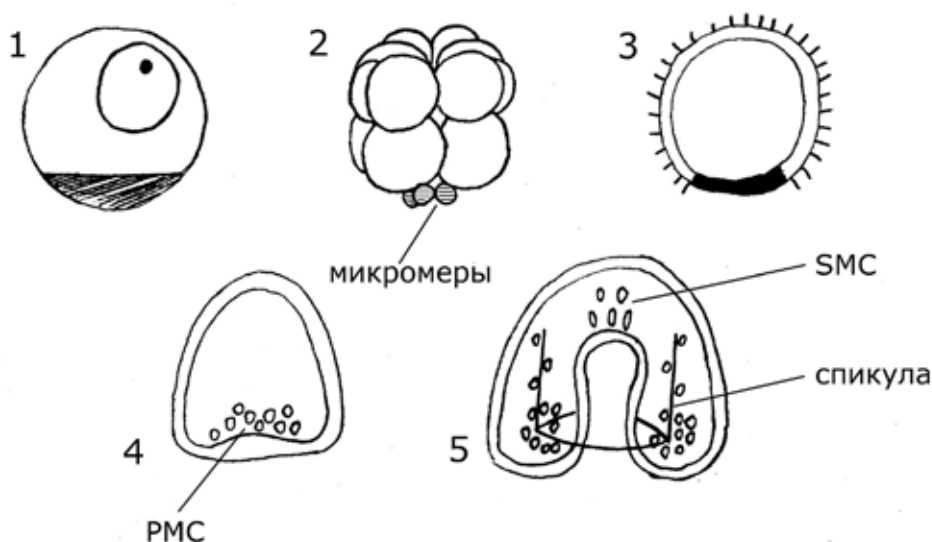


Рис. 3. Раннее эмбриональное развитие неправильного морского ежа: 1 – зигота, 2 – стадия 16 клеток, 3 – бластула (черным отмечены потомки микромеров), 4 – выселение первичных мезенхимальных клеток, 5 – ранняя гастрюла; PMC – первичные мезенхимальные клетки, SMC – вторичные мезенхимальные клетки; по: Gilbert, Wilt, 2011, схематизировано.

На стадии восьмирукого плютеуса личинка начинает метаморфоз, в ходе которого часть ларвальной передней кишки и часть клеток-потомков «малых микромеров» формируют зачаток ювенильной особи. Личиночные же структуры при этом начинают резорбироваться, в конце концов оставляя только ювенильную особь. Дефинитивные скелетные структуры (пластинки панциря, иглы) появляются в зачатке довольно рано, еще до полной резорбции личинки.

Ясно, однако, что эта схема, характерная для эуэхиноидей, не может быть общей не только для всех иглкожих (многие из которых, как морские звезды, голотурии, морские лилии, не имеют личиночного скелета, а офиуры, хотя и имеют последний, лишены микромеров), но и для всех морских ежей. Вторая их современная группа, подкласс *Perischoechinoidea* (представлен четырьмя вымершими и одним современным отрядом *Cidaroida*, он древнее и, по всей видимости, примитивнее, чем *Euechinoidea*), не имеют первичных мезенхимальных клеток (то есть клетки не выселяются в blastocoel до гастрюляции). Таким образом, возник сложный вопрос о соотношении РМС и клеток дефинитивного скелетогенеза и возникновении РМС.

Одна из первых попыток ответить на него была предпринята в 1988 году, когда были получены свидетельства того, что клетки, образующие эмбриональный скелет цидароидного морского ежа *Eucidaris tribuloides*, гомологичны первичным мезенхимальным клеткам эуэхиноидных ежей (Wray, McClay, 1988), с теми отличиями, что *Eucidaris* имеет гораздо меньше скелетообразующих клеток и они формируют иначе устроенный скелет. В 2007 году в опытах по трансплантации (Yajima, 2007) было показано, что в случае пересадки РМС от одного вида другому (виды намеренно отличались по структуре скелета) скелет донорского типа формировался только на стадии четырехрукого плютеуса; в случае же пересадки SMC, то есть вторичных мезенхимальных клеток, донорский скелет формировался на стадии шести-, восьмирукого плютеуса и частично переходил в дефинитивный скелет. Таким образом, было показано, что клетки первичной мезенхимы участвуют в образовании скелета только на очень ранних стадиях, не позднее четырехрукого плютеуса, а дефинитивный скелет, по всей видимости, формируется клетками вторичной мезенхимы (и, возможно, какими-то еще). По крайней мере часть молекул, специфических для РМС и принимающих участие в скелетогенезе, в частности, антигены P4, mspl30 и ряд белков органического матрикса спикюлы, экспрессируются и в дефинитивных скелетообразующих клетках (Yajima, Kiyomoto, 2006), следовательно, по крайней мере часть механизмов скелетообразования универсальна для всего жизненного цикла морских ежей. Неясным однако, остается, являются ли клетки дефинитивного скелетогенеза потомками тех же больших микромеров или же механизмы кальцификации запускаются у них независимо.

В значительной степени свет на родословную скелетообразующих клеток пролило изучение генно-регуляторных сетей, GRN (gene regulatory network). Эти сети представляют собой совокупность большого числа фрагментов ДНК, опосредованно (при помощи мРНК, различных транскрипционных факторов или других продуктов экспрессии генов) взаимодействующих друг с другом. Эти исследования достаточно трудоемки, однако позволяют установить реальные механизмы клеточной дифференцировки, а также детали осуществления тех или иных функций клеток. Именно благодаря этим исследованиям удалось показать, что в РМС целиком активируется и используется точно та же генно-регуляторная сеть, которая отвечает за биоминерализацию в клетках дефинитивного скелетогенеза, в частности, хорошо исследованные гены *Sm27*, *Sm30*, *Sm50*, *Msp130* (Gao, Davidson, 2008). Другой сети, которая отвечала бы за биоминерализацию, в клетках первичной мезенхимы не обнаружено. Таким образом, перед нами классический пример гетерохронии, механизм которой был выявлен на молекулярном уровне: уже существующая генетическая программа, отвечающая за формирование дефинитивного скелета, запускается в гораздо более ранней линии клеток, позволяя раньше начать формирование личиночных спикул (они выполняют опорную функцию, поддерживая руки эхиноплютеуса, помогающие ему парить в толще воды). Так, в эмбриогенезе цидароидного морского ежа *Cidaris blakei* формирование скелета начинается на восьмые сутки (и это относительно быстро), тогда как у большинства эуэхиноидей до этого момента проходит не более 72 часов (Bennett et al., 2012).

РМС подявляют формирование скелета во всей остальной, нескелетообразующей мезодерме (NSM, non-skeletogenic mesoderm); показано, что нарушения экспрессии одного гена, *Lvalx1*, может быть достаточно для того, чтобы запустить программу формирования скелета в NSM (Ettensohn et al., 2007).

В работе Эттенсона (Ettensohn, 2009) предполагается, что в линии морских ежей подобный эволюционный скачок (включение генно-регуляторной сети на более ранней стадии развития) произошел два раза. Сначала предковая программа дефинитивного скелетогенеза была встроена в поздний эмбрион, благодаря чему и появилась такая личинка, как эхиноплютеус; свидетельством этого перехода являются цидароидные морские ежи, которые имеют личиночный скелет, но лишены первичных мезенхимальных клеткок. Вышеописанная же гетерохрония была вторым скачком, который неясным пока образом связан с происхождением подкласса Euechinoidea.

В упоминавшейся выше работе Гао и Дэвидсона (Gao, Davidson, 2008) приводятся также сравнительные данные по экспрессии ряда генов в центрах биоминерализации Echinoidea и Asteroidea на ювенильной стадии развития. Они идентичны: и в той, и в другой группе экспрессируются гены *Ets1*, *Alx1*, *Neh* и не экспрессируется *Tbr*. Ранее были получены данные о том, что некоторые базовые, фундаментальные элементы GRN морских



ежей присутствуют у морских звезд в почти идентичном виде (трехгенная петля усиления, состоящая из генов *Bra*, *FoxA* и *GataE*), и что в общих чертах генетическая регуляторная сеть не менялась в обоих филетических линиях по меньшей мере с кембрия (Hinman et al., 2003).

Недавнее прочтение полных геномов некоторых видов иглокожих, в частности, *Strongylocentrotus purpuratus*, позволяют утверждать, что многие из генов, отвечающих за биоминерализацию, связаны в тесные кластеры и, по всей видимости, в недавнем прошлом были многократно дублированы (Bottjer et al., 2006). Однако пока неясно, происходила ли такая дубликация в других группах иглокожих, и если да, то не могла ли она происходить независимо.

## СТРУКТУРА СТЕРЕОМА КАК ОТРАЖЕНИЕ ЕГО ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ

Трехлучевые спикулы своими концами соединяются в стереомный скелет каждого скелетного элемента в соответствии с кристаллографическими осями кальцита и с будущими функциональными особенностями данного участка скелета. Поэтому каждый скелетный элемент обладает свойствами монокристалла кальцита, а его стереомная структура обладает особенностями, отражающими конкретные функции данного участка скелетного элемента и особенности его роста.

Структура стереома, как правило, неоднородна: размеры пор и толщина стержней, формирующих стереом, варьируются в зависимости от типа мягких тканей, которые крепятся к этой части скелета. Кроме того, пространственное расположение стереома с разной архитектурой в скелерите зависит от направления и скорости роста таблички. При жизни животного поровое пространство стереома заполняется соединительной тканью – стромой. В целом строение стереома хорошо отображает строение прилегающих мягких тканей, благодаря чему, имея только изолированные (в том числе и фоссилизированные) таблички с сохранившейся структурой стереома, можно реконструировать расположение некоторых мягких тканей, а также выявить особенности роста скелетных элементов.

Со скелетными элементами морских лилий ассоциированы по меньшей мере четыре типа тканей: мускульная, нервная, лигаментная и недифференцированная мезодермальная ткань. М. Ру (Roux, 1975) были выделены два основных типа микроструктуры стереома в стеблях современных морских лилий, которые соответствовали разным лигаментным тканям: 1) регулярная сетчатая структура, или альфа ( $\alpha$ ) стереом; 2) неправильной сетчатой структурой, или бета ( $\beta$ ) стереом. Альфа-стереом состоит из параллельных галерей, которые пронизаны коллагеновыми волокнами, идущими параллельно вдоль всего скелетного элемента. В стебле эти галереи параллельны осевому каналу. Из альфа-стереома состоит большин-

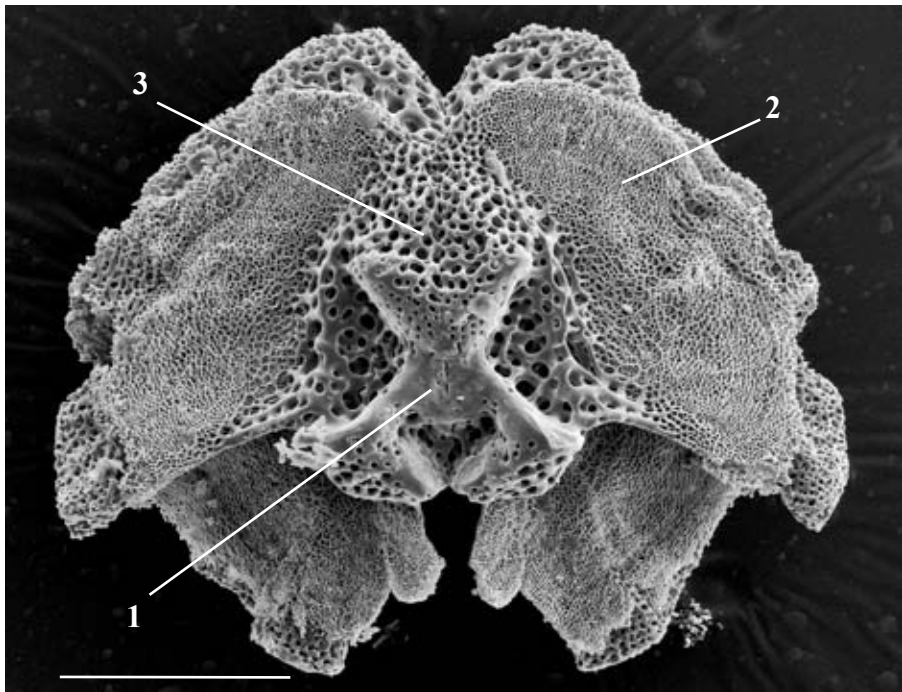


Рис. 4. Позвонок *Ophiura robusta* с проксимальной стороны: 1 – сочленовная поверхность, 2 – область прикрепления межпозвонковых мускулов, 3 – нормальный стереом; масштабная линейка 200 мкм; SEM, ориг.

ство типов сочленений брахиолей рук и члеников стеблей. Бета-стереом преимущественно слагает среднюю часть стебля, он растет неравномерно и поэтому в нем иногда проявляются линии нарастания. Помимо этого, их бета-стереома состоит сизигиальный кренулярий (тип неподвижного сочленения с хорошо развитыми радиальными ребрами).

В скелетных элементах морских ежей было выявлено десять различных типов строения стереома: прямолинейный, микроперфорированный, лабиринтный, ламинарный, галерейный, пучковый, неперфорированный, сетевидный, просто перфорированный и неравномерно перфорированный (Smith, 1980).

Склериты офиур также достаточно ярко демонстрируют неоднородность структуры стереома в зависимости от функциональной нагрузки конкретного участка. На примере позвонков (они составляют внутренний осевой скелет луча, каждый является гомологом пары слитых амбулакров) видно, что наиболее плотный, почти сплошной стереом наблюдается в местах сочленения с соседними склеритами (рис. 4.1). В местах прикрепления межпозвонковых мышц стереом также характеризуется мелкими ячейками (рис. 4.2); также на этих участках иногда заметны кольца нарастания (Gage,

1990). Наиболее рыхлая структура наблюдается в местах, где к скелетному элементу примыкает соединительная или покровная ткань (рис. 4.3).

Несмотря на обычно плохую сохранность структуры стереома у нижнепалеозойских иглокожих из-за диагенетических изменений, уже у самых ранних форм удалось обнаружить дифференциацию и вариацию в строении стереома. На изолированных табличках стилокона кембрийской стилофоры *Ceratocystis* было отмечено присутствие шести различных типов структур стереома (Clausen, Smith, 2005). В этой же работе было показано, что придаток (стилофор) не являлся пищесборной рукой, хотя при этом отдельные слагающие его скелетные элементы, судя по сходству со структурой стереома у современных иглокожих, обладали мускульным сочленением.

На данный момент предполагается, что мускульное сочленение впервые появилось у морских лилий в начале девона. Для подтверждения присутствия мускульного типа сочленения в руках нижнекаменноугольных кладидных морских лилий В. Аусичем и Т. Баумиллером (Ausich, Baumiller, 1993) был предложен метод, основанный на тафономии. Время распада мускулов и связок после смерти животного различается: мускулы распадаются значительно быстрее, чем связки. Таким образом, в ходе посмертных изменений у морских лилий с мускульным сочленением рук они должны были разъединяться до распада члеников стебля (которые обладают лигаментным сочленением), в то время как у морских лилий с лигаментным сочленением рук время распада кроны и стебля должно быть приблизительно одинаковым.

Рядом авторов было также предложено присутствие мускульного сочленения в стеблях ископаемых морских лилий. Однако у современных морских лилий сократительные волокна обнаружены только в боковых придатках стебля – в циррах. С. Donovan (Donovan, 1989) пришел к выводу, что мускульное сочленение вряд ли присутствовало в стеблях ископаемых морских лилий. Единственными стебельчатыми иглокожими, имевшими мускульные сочленения в стебле, были, по-видимому, глиптоцистидные ромбиферы.

Ископаемые скелетные элементы иглокожих всегда подвержены диагенетическим изменениям, затрудняющим изучение их микроструктуры. Поэтому было разработано несколько методик для выявления структуры стереома ископаемых склеритов, основанных, как правило, на их обработке различными кислотами. В ходе разработки одной из методик было использовано 12 различных кислот, и наилучшие результаты дало использование разбавленной (1/6) муравьиной кислоты (Lapham, Ausich, Lane, 1976). Для скелетных элементов, добытых из глинистых отложений, была разработана особая методика, связанная с обработкой их в плавиковой кислоте (Sevastopulo, Keegan, 1980). Данная методика была успешно опробована на нижнекаменноугольном материале из Северной Америки.

Строение микроструктуры стереома некоторых элементов скелета, например, игл морских ежей может служить диагностическим признаком при определении некоторых близкородственных родов. Так, были показаны различия в ультраструктуре первичных игл двух близких родов семейства *Strongylocentrotidae*: *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus* (Винникова, Дроздов, 2011). Представители рода *Mesocentrotus* отличаются от остальных видов структурой сердцевины иглы, ширина которой больше высоты ребер, сердцевина у них более однородная, не образует правильных концентрических колец.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сегодняшний день существует достаточно данных по биоминерализации у позвоночных, иглокожих, моллюсков и некоторых других групп, чтобы заключить, что основные белки органического матрикса одной группы не присутствуют в других (Gilbert, Wilt, 2011); так, например, белки SM30 и SM50 не найдены ни у позвоночных, ни у моллюсков. Механизм формирования скелета, присутствующий у иглокожих, уникален для этого типа и не встречается у других. Однако имеющиеся данные не дают оснований предполагать, что скелет возник в жесткой связи с другими синапоморфиями иглокожих, как то амбулакральная система и пятилучевая симметрия. В пользу этого свидетельствуют и палеонтологические данные: ряд групп, обладающих несомненно иглокожным скелетом, не имеют всех или некоторых других синапоморфий типа (различные *Nomalozoa*, в частности, билатерально-симметричный *Stenoimbricata spinosa*). Исходя из того, что планы строения основных подтипов иглокожих формировались в раннем кембрии, логично предположить, что планы строения самих типов формировались еще раньше и, вероятно, очень быстро. А до того, как эти планы строения были сформированы, признаки высокого ранга (то есть признаки, которые сегодня характеризуют тип) могли комбинироваться довольно свободно в разных группах, тем более что их генетическая основа была, во-первых, в высшей степени пластичной, а во-вторых, сходной для всех вторичноротых. Поэтому, вероятно, не имеет особого смысла спорить о принадлежности того или иного организма к определенному типу – этих типов еще не было как таковых, и группы, близкие к предкам хордовых, могли обладать стереомным скелетом.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 12-04-01750-а и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 28 «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винникова В.В., Дроздов А.И. 2011. Ульстраструктура игл правильных морских ежей семейства Strongylocentrotidae // Зоол. журнал. Т. 90. № 5. С. 573–579.
- Федотов Д.М. 1951. Тип иглокожих. Руководство по зоологии. Т. 3. Ч. 2. М.: Советская наука. С. 460–591.
- Ameys L., Compère P., Dille J., Dubois P. 1998. Ultrastructure and cytochemistry of the early calcification site and of its mineralization organic matrix in *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) // Histochem. and Cell Biol. V. 110. P. 285–294.
- Ameys L., De Becker G., Killian C. et al. 2001. Proteins and Saccharides of the Sea Urchin Organic Matrix of Mineralization: Characterization and Localization in the Spine Skeleton // J. of Struct. Biol. V. 134. P. 56–66.
- Ausich W.I., Baumiller T.K. 1993. Taphonomic method for determining muscular articulations in fossil crinoids // Palaios. V. 8. № 5. P. 477–484.
- Bennett K.C., Young C.M., Emler R.B. 2012. Larval development and metamorphosis of the deep-sea cidaroid urchin *Cidaris blakei* // The Biol. Bull. V. 222. № 2. P. 105–117.
- Bottjer D.J., Davidson E.H., Peterson K.J., Cameron R.A. 2006. Paleogenomics of echinoderms // Science. V. 314. № 5801. P. 956–960.
- Clausen S., Smith A.B. 2005. Palaeoanatomy and biological affinities of a Cambrian deuterostome (Stylophora) // Nature. V. 438. № 7066. P. 351–354.
- Donovan S.K. 1989. The improbability of a muscular crinoid column // Lethaia. V. 22. №. 3. P. 307–315.
- Ettensohn C.A., Kitazawa C., Cheers M.S. et al. 2007. Gene regulatory networks and developmental plasticity in the early sea urchin embryo: alternative deployment of the skeletogenic gene regulatory network // Development. V. 134. № 17. P. 3077–3087.
- Ettensohn C.A. 2009. Lessons from a gene regulatory network: echinoderm skeletogenesis provides insights into evolution, plasticity and morphogenesis // Development. V. 136. № 1. P. 11–21.
- Gage J.D. 1990. Skeletal growth markers in the deep-sea brittle stars *Ophiura ljunmani* and *Ophiomusium lymani* // Marine Biol. V. 104. №. 3. P. 427–435.
- Gao F., Davidson E.H. 2008. Transfer of a large gene regulatory apparatus to a new developmental address in echinoid evolution // Proc. of the Nat. Acad. of Sci. V. 105. № 16. P. 6091–6096.
- Gilbert P.U.P.A., Wilt F.H. 2011. Molecular aspects of biomineralization of the echinoderm endoskeleton // Molecular Biomineralization. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 199–223.
- Gliznitsa L.A., Dautov S.Sh. 2011. Cell Differentiation during the Larval Development of the Ophiuroid *Amphipholis kochii* Lütken, 1872 (Echinodermata: Ophiuroidea) // Rus. J. of Marine Biol. V. 37. № 5. P. 384–400.
- Hinman V.F., Nguyen A.T., Cameron R.A., Davidson E.H. 2003. Developmental gene regulatory network architecture across 500 million years of echinoderm evolution // Proc. of the Nat. Acad. of Sci. V. 100. №. 23. P. 13356–13361.
- Jefferies R.P.S. 1986. The ancestry of the vertebrates. London: British Museum (Natural History). 376 p.

- Lapham K.E., Ausich W.I., Lane N.G.* 1976. A technique for developing the stereom of fossil crinoid ossicles // *J. Paleont.* V. 2. № 50. P. 245–248.
- Märkel K., Röser U., Mackenstedt U., Klostermann M.* 1986. Ultrastructural investigation of matrix-mediated biomineralization in echinoids (Echinodermata, Echinoidea) // *Zoomorphology.* V. 106. №. 4. P. 232–243.
- Nakano E., Okazaki K., Iwamatsu T.* 1963. Accumulation of Radioactive Calcium in Larvae of the Sea Urchin *Pseudocentrotus depressus* // *Biol. Bull.* V. 125. P. 125–132
- Okazaki K.* 1956. Skeleton formation of sea urchin larvae. I. Effect of Ca concentration of the medium // *Biol. Bull.* V. 110. № 3. P. 320–333.
- Okazaki K.* 1975. Spicule formation by isolated micromeres of the sea urchin embryo // *Amer. Zoologist.* V. 15. № 3. P. 567–581.
- Raz S., Hamilton P.C., Wilt F.H.* et al. 2003. The transient phase of amorphous calcium carbonate in sea urchin larval spicules: the involvement of proteins and magnesium ions in its formation and stabilization // *Adv. Funct. Mater.* V. 13. № 6. P. 480–486.
- Roux M.* 1975. Microstructural analysis of the crinoid stem // *Univ. Kansas Paleont. Contrib.* V. 75. P. 1–7.
- Sevastopulo G.D., Keegan J.B.* 1980. A technique for revealing the stereom structure of fossil crinoids // *Palaeontology.* V. 23. №. 4. P. 749–756.
- Smith A.B.* 1980. The structure and arrangement of echinoid tubercles // *Phil. Trans. of the Royal Soc. of London. Series B, Biol. Sci.* V. 289. № 1033. P. 1–54.
- Wilt F.H.* 1999. Matrix and mineral in the sea urchin larval skeleton // *J. of Struct. Biol.* V. 126. № 3. P. 216–226.
- Wilt F.H., Killian C.E., Hamilton P., Croker L.* 2008. The dynamics of secretion during sea urchin embryonic skeleton formation // *Exp. Cell Res.* V. 314. P. 1744–1752.
- Wray G.A., McClay D.R.* 1988. The origin of spicule-forming cells in a ‘primitive’ sea urchin (*Eucidaris tribuloides*) which appears to lack primary mesenchyme cells // *Development.* V. 103. № 2. P. 305–315.
- Yajima M., Kiyomoto M.* 2006. Study of larval and adult skeletogenic cells in developing sea urchin larvae // *The Biol. Bull.* V. 211. № 2. P. 183–192.
- Yajima M.* 2007. A switch in the cellular basis of skeletogenesis in late-stage sea urchin larvae // *Dev. Biol.* V. 307. № 2. P. 272–281.

## GENERAL FEATURES OF ECHINODERM SKELETON FORMATION

### A.I. Kokorin, G.V. Mirantsev, S.V. Rozhnov

According to literature, a brief review of the contemporary data on the echinoderm skeleton formation was prepared. Process of embryonic development and peculiarities of the skeleton structure in different groups of echinoderms are described, using the morphological, histological and molecular data. Recent studies on the gene regulatory networks and their influence on the biomineralization and skeleton formation are also included. In general we can say that skeletogenic mechanisms are highly conservative within echinoderms, both on molecular and cellular levels of embryo. But at the same time skeleton formation mechanism of echinoderms is unique and could not be found outside this phylogenetic line.

УДК: 593.95

## СКЕЛЕТ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

© 2014 А.Н. Соловьев

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
ansolovjev@mail.ru*

Скелет морских ежей, как и других иглокожих, – внутренний, мезодермический. Скелетные элементы, включая иглы, покрыты однослойным эпидермисом, и функционально скелет является наружным по отношению к основному телу животного. По составу скелет представляет собой высокомагнезиальный кальцит. Количество магния отличается в различных частях скелета одного организма. Оно зависит также от температуры морской воды. Но генетический контроль на относительно низком таксономическом уровне является в этом отношении определяющим фактором. У представителей разных таксономических групп, обитающих в одних температурных условиях, содержание магния отличается весьма значительно. Весьма специфична губчатая или решетчатая микроструктура – стереом; другую микроструктуру имеют только некоторые элементы челюстного аппарата. Кристаллографически каждый скелетный элемент является монокристаллом кальцита с определенной ориентировкой оптических осей. Закладка скелета происходит у личинки на стадии поздней бластулы. Личиночный скелет весьма специфичен и отличается иногда даже у видов одного рода. Развитие дефинитивного скелета либо связано с элементами скелета личиночного, либо он закладывается независимо в амниотической полости на левой стороне личинки.

Скелет морских ежей, как и других классов иглокожих, всегда внутренний мезодермального происхождения. В большинстве случаев, включая иглы, скелетные элементы покрыты только тонким эпидермальным слоем и таким образом функционально скелет является наружным по отношению к основному телу животного (рис. 1). Отдельные части скелета всегда построены из  $\text{CaCO}_3$ . Минеральная форма – всегда кальцит, а магнезиаль-

214

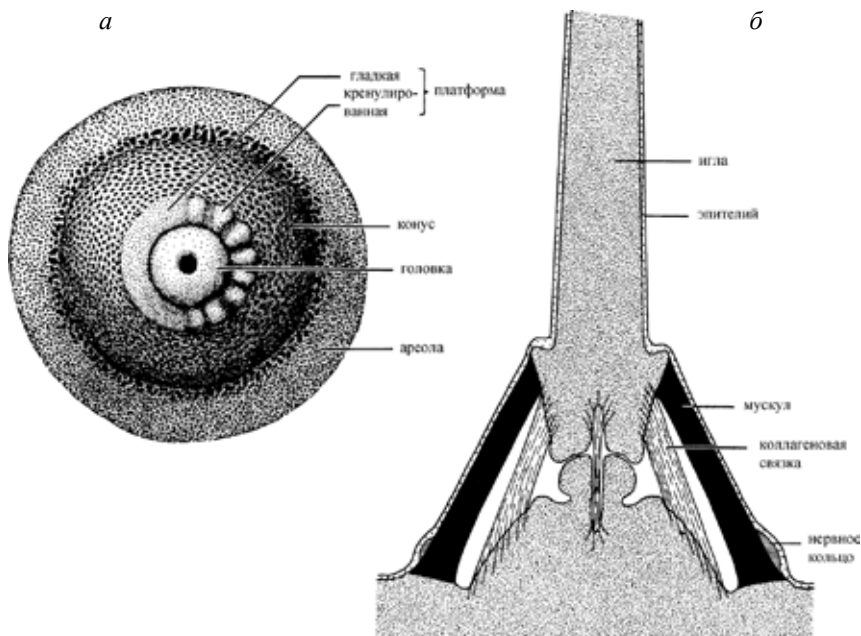


Рис. 1. *а* – туберкул, *б* – поперечное сечение туберкула и части иглы с соединительной мягкой тканью (виден однослойный эпителий, покрывающий скелет); (Smith, 1964).

ная составляющая в нем обычно значительно больше, чем у большинства беспозвоночных.

Скелет состоит из большого числа растущих элементов – амбулакральных и интерамбулакральных пластинок, а новые элементы появляются в течение онтогенеза. Скелетные элементы могут соединяться подвижно (иглы) или образуют жесткую структуру (панцирь).

За некоторым исключением, каждый скелетный элемент оптически представляет собой монокристалл.

Эндоскелет морских ежей является предметом исследований многих дисциплин и с разных, весьма противоположных, точек зрения. Биологи интересуются эндоскелетом морских ежей, так как исключительная функциональная специализация его частей контрастирует, например, с относительной простотой функций раковины у двустворчатых и брюхоногих моллюсков. У иглокожих, в том числе – морских ежей, элементы скелета играют роль в широком разнообразии физиологических процессов. К тому же эти животные являются подходящими объектами для физиологических исследований, так как по этой группе имеется много эмбриологических, биохимических и экологических данных. Значительный биомедицинский интерес к эндоскелету морских ежей связан с его большим сходством с костями и зубами млекопитающих.



С другой стороны, эндоскелет важен для геологов, так как он хорошо сохраняется в ископаемом состоянии, обычно хорошо сохраняя свою первоначальную кристаллографическую структуру.

Кристаллографическая структура сама по себе представляет интерес для минералога, так как в ней проявляются явления кристаллического роста и ориентации, не наблюдающиеся у других групп беспозвоночных животных. Палеоэкологи периодически делают попытки использовать элементарный состав скелетов ископаемых иглокожих (и представителей других типов) как индикаторов солености и температуры морских бассейнов геологического прошлого.

## СОСТАВ

Наиболее полны данные по скелетному магнию и поэтому они заслуживают особого внимания. Как уже было сказано, магниезная составляющая скелета иглокожих достаточно высокая и таким образом сравнима с таковой кораллиновых водорослей, известковых губок и октокораллов. Было показано, что магний, главным образом в форме  $MgCO_3$  находится в твердом растворе с  $CaCO_3$ . Так как замещение магнием кальция влияет на размер кальцитовый кристаллической решетки, количество магния может быть легко определено путем рентгено-структурного анализа (полагая, что изменение размера решетки полностью зависит от замещения магнием). Это обеспечивает особенно ценный аналитический инструмент, так как исключается возможность загрязнения образца органической тканью или посторонним материалом.

Разными авторами впервые отмечалась корреляция между содержанием магния в кальцитовом скелете иглокожих и температурой морской воды. Было показано, что большее количество магния найдено у видов, обитающих в более теплых водах. Однако всегда в этих исследованиях обнаруживалась значительная вариабельность, которая не могла быть объяснена влиянием температуры. Д.М. Рауп (Raup, 1966) отметил, что вариабельность содержания магния несомненно является функцией специфической части скелета. Например, показано, что иглы морских ежей, особенно крупные первичные иглы, содержат меньше магния, чем пластинки основной части скелета. Ясно также, что содержание магния контролируется генетически, вероятно на относительно низком таксономическом уровне.

В таблице 1 показаны данные измерений для фауны морских ежей атолла Энвенток. Все формы, по существу, обитают в одинаковых температурных условиях. Отметим, что эхинометриды особенно выделяются по содержанию магния. Во всех случаях анализировались только интерамбулакральные пластинки для того, чтобы минимизировать вариации, связанные с положением пробы в скелете. Для этих определений использовался рентгено-структурный анализ.

**Таблица 1.** Весовой процент  $MgCO_3$  в интерамбулакральных пластинках 15 видов морских ежей с атолла Эниветок (Raup, 1966).

Семейство, род, вид	% $MgCO_3$
Spatangidae	
<i>Maretia planulata</i> (Lamarck)	8.4
Toxopneustidae	
<i>Tripneustes gratilla</i> (Linnaeus)	9.8, 9.7
Temnopleuridae	
<i>Mespilia globulus</i> (Linnaeus)	10.4
Diadematidae	
<i>Echinothrix calamaris</i> (Pallass)	10.4
<i>E. diadema</i> (Linnaeus)	10.6
<i>Diadema savignyi</i> (Audouin)	10.8
Brissidae	
<i>Metalia spatangus</i> (Linnaeus)	10.4
<i>M. dicrana</i> Clark	11.8
<i>Rhinobrissus hemiasteroides</i> A. Agassiz	11.3
Cidaridae	
<i>Eucidaris metularia</i> (Blainville)	11.6
Parasaleniiidae	
<i>Parasalenia gratiosa</i> A. Agassiz	12.2
Echinometridae	
<i>Echinometra mathaei</i> (Blainville)	13.5
<i>Heterocentrotus trigonarius</i> (Lamarck)	14.0
<i>Echinostrephus aciculatus</i> A. Agassiz	14.3
Echinoneidae	
<i>Echinoneus cyclostomus</i> Leske	14.9

Таким образом, можно выделить, по крайней мере, три фактора, которые коррелируют с химическим составом: температура морской воды, положение в скелете и генетическая составляющая индивидуума. Однако, ни в одном из этих случаев, как отметил Рауп, мы не можем объяснить эту корреляцию соотношением с конкретными процессами метаболизма. Следовательно, ситуация несомненно более сложная; другие внутренние и внешние факторы вероятно также играют роль. Эта проблема типична для сходных проблем, возникающих при изучении всех организмов, секретирующих известковый скелет. Нами было предпринято изучение соотношения магния и кальция в скелетах нескольких видов современных морских ежей по материалам Палеонтологического института и Института океанологии РАН (Дорофеева, Соловьев, 1987). Ниже излагаются полученные данные.

Накопление магния в скелете морских ежей, состоящем из высокомагнезиального кальцита, определяется главным образом биологическими факторами. Воздействие температуры окружающей среды невелико, и оно

**Таблица 2.** Среднее содержание магния в амбулакральных (А), ин-  
терамбулакральных (ИА) пластинках и иглах (И) современных морских  
ежей (коллекции А.Н. Соловьева и А.Н. Миронова).

Отряд	Семейство	Вид	Местонахождение, глубина (М)	Темпе- ратура воды (°С)	Mg, мас. %			И/А
					А	ИА	И	
Diadematoidea	Diadematidae	<i>Diadema</i> sp.	Тропическая обл. Атлантики, 1–2	26–29	3.42	–	2.07	0.61
		<i>Echinotrix calamaris</i> (Pallas)	Архипелаг Бисмарка, 1	24–28	2.98	2.77	1.80	0.61
		<i>Kamptosoma abissale</i> Mironov	Маскаренская котловина, 4375	0.5–1.0	1.47	1.35	–	–
		<i>Kamptosoma abissale</i> Mironov	Курило-Камчатский желоб, 5220	1.0–1.5	1.54	1.42	–	–
		<i>Kamptosoma abissale</i> Mironov	О-ва Нансей, 5600	1.0–1.5	1.50	1.41	–	–
Temno- pleu- roida	Тохорнеу- stidae	<i>Tripneustes gratilla</i> (Linné)	О. Нов. Гвинея, 1,5	26–29	2.53	2.39	–	–
Echinoidea	Echinometridae	<i>Echinometra mathaei</i> (Blainville)	О-ва Тонга, 1	26–29	3.58	3.56	–	–
	Strongylocen- trotidae	<i>Mesocentrotus nudus</i> (Agassiz)	Японское море, 2-3	4–24	1.76	1.66	1.13	0.64
		<i>Strongylocentrotus intermedius</i> (Agassiz)	Японское море, 2	4–24	1.39	1.25	0.67	0.49
Clypeo- astero- ida	Laganidae	<i>Laganum laganum</i> (Leske)	О. Нов. Ганновер, 0,5	26–29	3.67	3.56	–	–
	Dendro- asteriidae	<i>Scaphechinus mirabilis</i> (Agassiz)	Японское море, 3	4–24	2.10	1.92	–	–
Spatangoida	Loveniidae	<i>Echinocardium cordatum</i> (Pennant)	Японское море, 10	4–24	2.49	2.39	–	–
	Schiz- asteridae	<i>Brisaster</i> sp.	Зал. Аляска, 292	5	2.42	2.35	1.25	0.51
		<i>Brisaster</i> sp.	Берингово море, 525	4	2.34	2.25	1.17	0.50
		<i>Brisaster</i> sp.	Фолклендские о-ва, 720	2–3	2.25	2.20	1.08	0.47
Holasteroidea	Urechini- nidae	<i>Urechinus naresianus</i> (Agassiz)	Перуанский желоб, 1680	2.5–3.0	2.18	2.13	1.63	0.75
		<i>Urechinus naresianus</i> (Agassiz)	Курило-Камчатский желоб, 2800	1.5–2.0	2.15	2.04	1.61	0.74
	Pourtalesi- idae	<i>Pourtalesia vinogradovae</i> Mironov	Южно-Антильская котловина, 5800	0.2–0.5	1.25	1.20	0.88	0.73
		<i>P. heptneri</i> Mironov	Море Банда, 7350	0.5–1.5	1.30	1.23	0.93	0.75
		<i>P. laguncula berin- giana</i> Baranova	Берингово море, 2800	1–2	1.38	1.34	1.04	0.75
		<i>Echinocrepis rostra- ta</i> Mironov	Алеутский желоб, 5020	1.0–1.5	1.32	1.26	0.93	0.75

проявляется только при сравнении магнизиальности гомологичных частей скелета: амбулакральных, интерамбулакральных пластинок и игл (таблица 2). Например, понижение температуры на 1 °С в среде обитания представителей родов *Pourtalesia*, *Urechinus*, *Brisaster* и *Kamptosoma* сопровождается уменьшением концентрации магния в амбулакральных, интерамбулакральных пластинках и иглах в среднем на 0.05–0.08 %. Близкую этой величину температурного градиента содержания магния в гомологичных частях скелета тропических морских ежей установил J. Weber (1973).

Физиологические особенности морских ежей оказывают более значительное влияние на магнизиальность скелета, чем температура. В подавляющем большинстве случаев наибольшие концентрации магния содержат амбулакры, немного меньше – интерамбулакры и в 1.3–2 раза более низкие – иглы. Следует отметить, что доля магнизиальности интерамбулакров относительно амбулакров является своеобразной константой у представителей одного семейства (например, у *Pourtalesiidae* и *Schizasteridae*).

В целом у представителей разных таксонов *Echinoidea* содержание магния в амбулакрах колеблется в очень широких пределах (1.2–3.7 %), у представителей же отдельных семейств различия в магнизиальности на порядок меньше и не превышают 0.4 %. Исключение составляет лишь вид *Kamptosoma abyssale*, в амбулакрах которого содержание магния на 1.5–2.0 % меньше, чем у других исследованных видов *Diadematidae*. Кстати, некоторые исследователи считают более правильным относить род *Kamptosoma* к семейству *Echinothuriidae*.

Сравнение данных по отрядам *Echinoida* и *Clypeasteroida* позволяет предположить, что содержание магния в скелете современных представителей более молодых родов ниже, чем в скелете более древних. Так, в отряде *Echinoida* магнизиальность скелета у представителей рода *Echinometra* (палеоцен–ныне) выше, чем у представителей рода *Strongylocentrotus* (миоцен–ныне). Наиболее жесткий генетический контроль концентрации магния в кальците морских ежей осуществляется, вероятно, на родовом уровне. Однако это предположение требует более детальной проверки. Таким образом, изучение распределения магния в скелетах морских ежей может способствовать решению вопросов их систематики.

Содержание магния в биогенном карбонате морских беспозвоночных положительно коррелирует с температурой водной среды обитания. Для некоторых групп организмов были установлены количественные соотношения между этими параметрами, которые легли в основу метода определения температуры воды древних морей.

Однако использование для этих целей скелетов морских ежей и других иглокожих оказалось непригодным, так как в процессе фоссилизации содержание магния может увеличиваться (в направлении минерала доломита) или, гораздо чаще, – сокращаться (в направлении чистого кальцита).

Остальные составляющие скелета иглокожих остались почти неисследованными. Во многих случаях при исследованиях не удалось четко отделить скелет от мягких тканей, и результаты анализов поэтому трудно или даже невозможно интерпретировать. Насущной проблемой также является загрязнение. Например, Ф. Кларк и У. Уилер (Clarke, Wheeler, 1922) отметили содержание 9.93 % кремния в пробе скелета *Lytechinus anamensis*, но они отвергли эти данные из-за высокой вероятности прикрепления и проникновения кварцевых песчаных зерен в скелетные фрагменты. Такое загрязнение осадком достаточно обычно из-за пористой природы подавляющего большинства кальцита иглокожих.

### МИКРОСТРУКТУРА

Большинство элементов скелета морских ежей и других иглокожих имеют губчатую или решетчатую структуру, стереом, которая хорошо видна при увеличении 20 и выше; она часто напоминает внутреннюю структуру костей позвоночных (рис. 2). У иглокожих поровые пространства взаимно связаны и могут составлять более 50 % общего объема скелетного элемента. У живого животного поры заполнены в основном фиброзной соединительной тканью. Многие авторы описали ячеистую структуру в связи с другими исследованиями. Наиболее подробный анализ типов стереома был проведен А. Смитом (Smith, 1980).

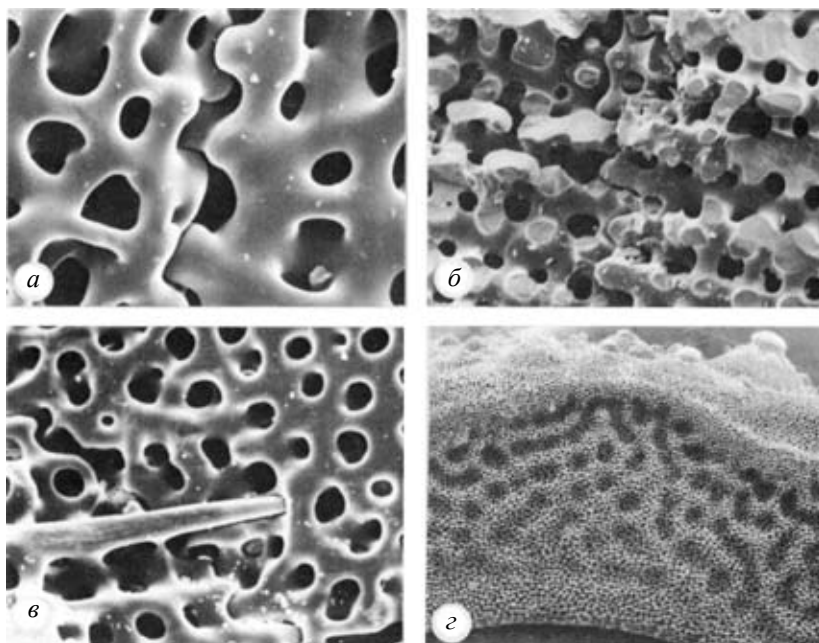


Рис. 2. Различные типы стереома морских ежей (микрофотографии, сделанные на сканирующем микроскопе: *а* –  $\times 475$ , *б* –  $\times 300$ , *в* –  $\times 300$ , *z* –  $\times 30$ ) (Smith, 1984).

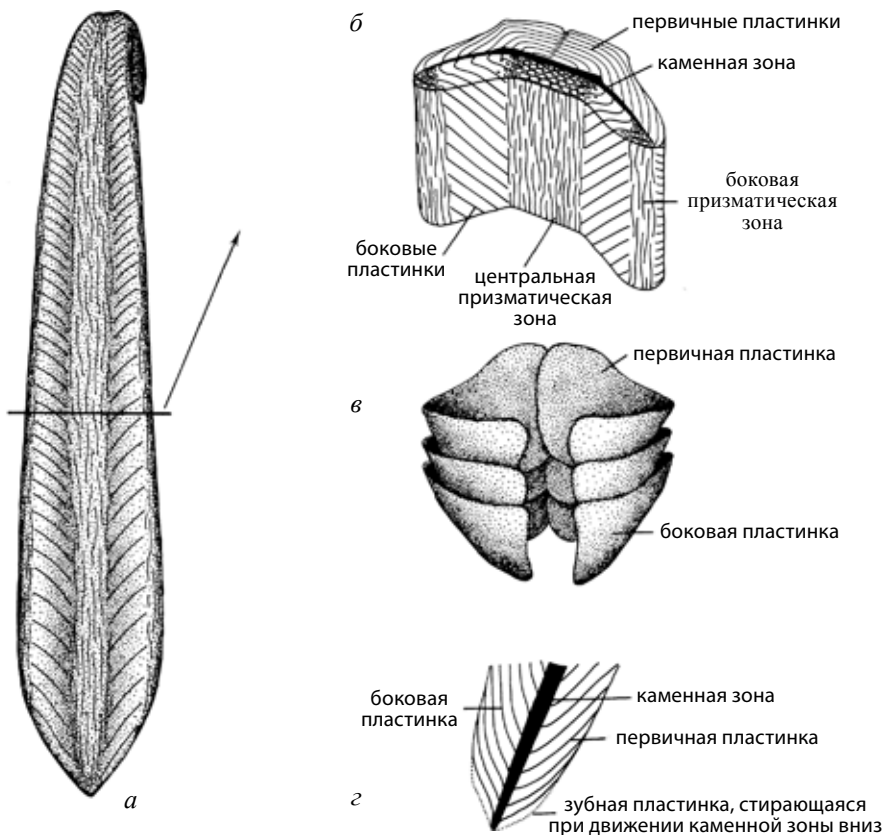


Рис. 3. Структура зуба и его самозатачивающиеся конструкции; *а-в* – пединоидный раннеюрский морской еж *Diademopsis*: *а* – осевой вид желобчатого зуба, *б* – блок-диаграмма, показывающая поперечное сечение в указанном направлении, *в* – слегка «разорванный» вид трех пар зубных пластин; *г* – поперечное сечение через жевательный конец зуба, показывающее, как происходит каждая «заточка», когда зуб опускается вниз (Smith, 1964).

В самой простой форме ячеистая структура представляет собой двухмерную решетку оптически сплошного кальцита. Первичным элементом обычно бывает трехлучевая спикула. На спикуле образуются выросты кальцита, которые ветвятся и соединяются, постепенно формируя пористую структуру. В пластинке морского ежа, как и в большинстве других массивных частях иглокожих, дальнейшее отложение кальцита неизбежно приводит к формированию трехмерной решетки. Рост путем периферийной аккреции продолжается и добавляет кальцит к пластинке в течение всей жизни животного, хотя и с непостоянной скоростью.

Зубы в челюстном аппарате морских ежей имеют сложную структуру, отличающуюся от структуры других частей скелета; они построены из большого числа различных элементов (рис. 3). В верхнем, относительно

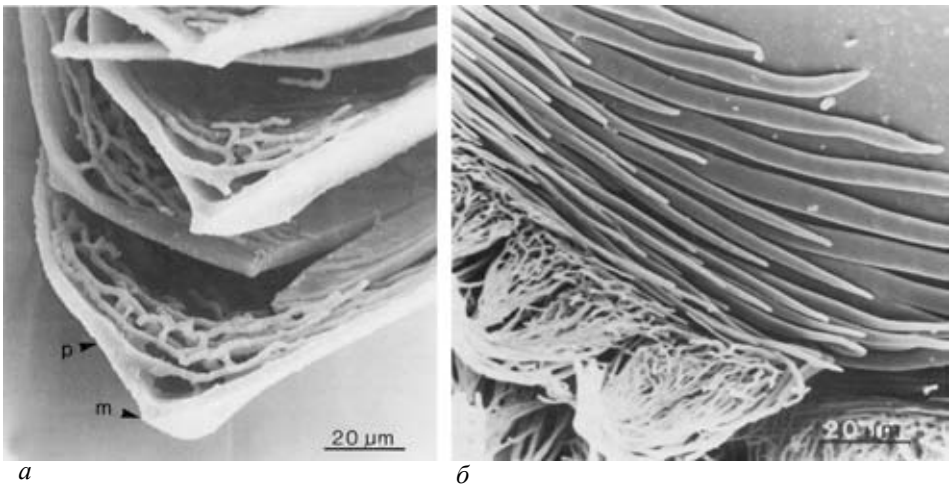


Рис. 4. SEM микрофотографии центральной пластинчато-игольчато-призматической (CLNP) системы пластин зубов *Phormosoma placenta* (а) и *Eucidaris metularia* (б) (Jensen, 1981).

мягком кончике зуба (плюмуле) формируются парные первичные пластинки. В течение роста они опускаются вниз, меняя форму от треугольной до более удлиненной. Потом начинают формироваться боковые пластинки как адаксиальные расширения первичных пластинок. Между первичными и боковыми пластинками появляются призмы и «рейки» стереома, формируя призматическую зону. По мере продолжения роста зубные пластинки спаиваются столбиками и призмами, формируя поликристаллический кальцит – мультифиброзную ткань высокой прочности. Находящаяся между первичными зубными пластинками и призматической зоной «каменная зона» – область очень тонких игольчатых кристаллов формирует поликристаллическую исключительно твердую матрицу. Первичные и боковые пластинки наклонены по направлению к центру и образуют серию встроенных друг в друга конусов. По функции это аналогично самозатачивающейся структуре долота и обеспечивает то, что зуб всегда остается острым. Очень твердая узкая каменная зона образует режущий край зуба. Он поддерживается с каждой стороны первичными и боковыми пластинками. Когда каменная зона изнашивается, давление прилагается к самой нижней паре пластинок, которые со временем стираются, полностью обнажая новый режущий край.

М. Йенсен (Jensen, 1981) детально изучила под сканирующим электронным микроскопом ультраструктуру зубов разных таксономических групп морских ежей и дала прекрасные фотографии центральной пластинчато-игольчато-призматической (CLNP) системы (рис. 4). Эти данные использованы ею в предложенной в этой же работе классификации класса Echinoidea.

## Кристаллооптические особенности скелета

Каждый скелетный элемент панциря морского ежа (амбулакральная, интерамбулакральная пластинка, пластинка апикальной системы или игла) представляет собой монокристалл кальцита, хотя в нем отсутствуют грани. В некоторых случаях скелетный элемент или его части могут состоять из субмикроскопических кристаллитов, которые однако располагаются весьма совершенно и единообразно относительно оптической оси С (рис. 5, 6). В пластинках короны оптические оси могут располагаться перпендикулярно, наклонно или тангенциально относительно поверхности пластинки (рис. 6). Первичные туберкулы морских ежей, по-видимому, состоят из мозаичных относительно крупных кристаллов (Raup, 1965) и, таким образом, они отличаются кристаллографически от пластинки, на которой расположены эти туберкулы. Рауп (Raup, 1956, 1960, 1962, 1965) показал, что ориентировка оптических осей внутри одного семейства или рода – величина постоянная. Поэтому этот признак можно использовать для уточнения систематического положения отдельных групп.

Надо сказать, что при быстром захоронении в карбонатных породах панцирь морского ежа иногда не успевает заполниться вмещающим осадком и остается пустым. В этом случае каждая пластинка скелета может

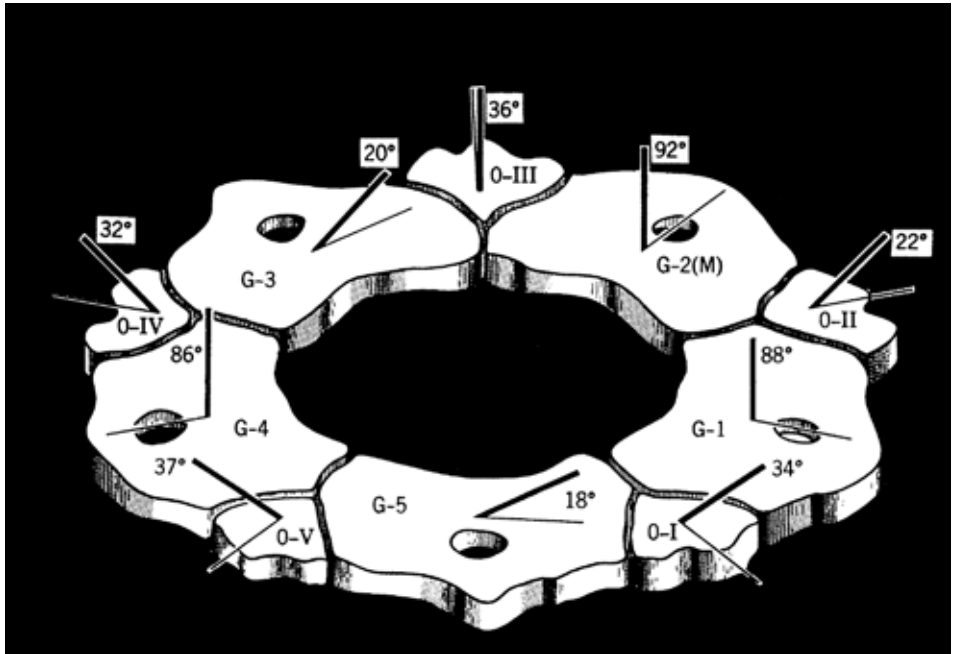


Рис. 5. Схема строения апикальной системы *Echinus esculentus*; направления осей С показаны толстыми линиями; цифры (в градусах) относятся к углу между осью С и поверхностью пластинки (Raup, 1965).



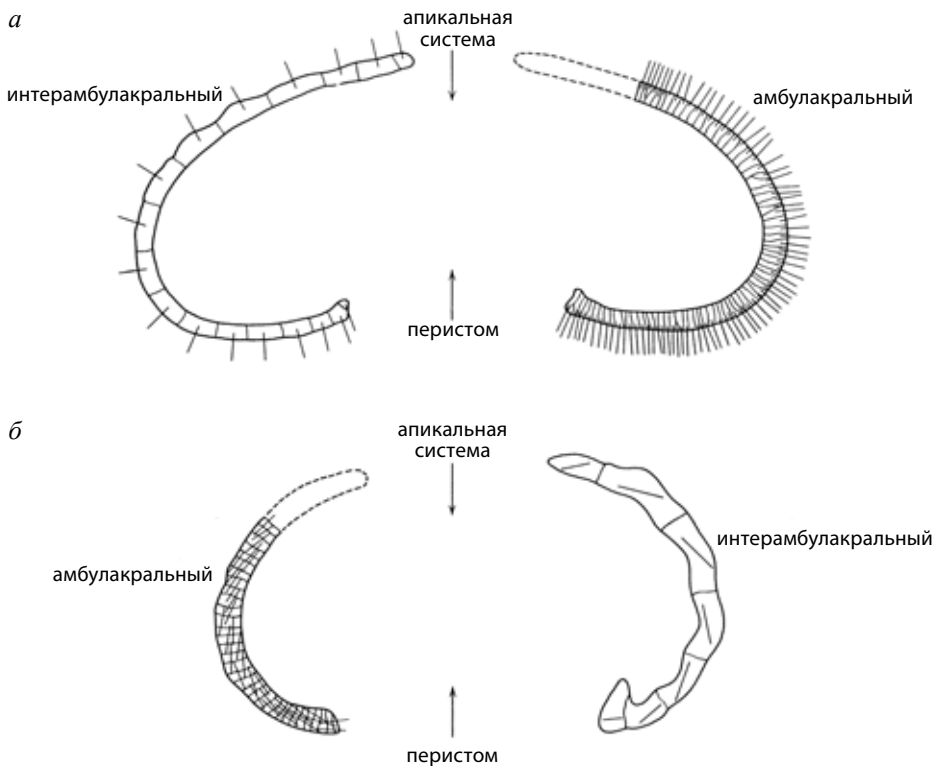


Рис. 6. Поперечное сечение панциря (короны) *Srtongylocentrotus purpuratus* (а) и *Eucidaris thouarsii* (б); показаны границы пластинок и ориентировки оптических осей С, оси С показаны прямыми линиями и находятся в плоскости диаграммы (Raup, 1962).

служить центром кристаллизации вторичного, так называемого синтаксиального кальцита, кристаллы которого образуют грани, при этом сохраняя ориентировку оптических осей этой скелетной пластинки.

### Личиночный и дефинитивный скелет

У личинок большинства современных иглокожих (кроме бипиннарий морских звезд) имеются в той или иной мере развитые скелетные элементы, но наиболее развит внутренний опорный скелет только у офиоплутеусов офиур и эхиноплутеусов морских ежей.

Личинки разных групп морских ежей значительно отличаются своей морфологией, прежде всего числом и длиной выростов – рук и строением ларвального скелета. Кальцитовый скелет впервые появляется в виде мелких гранул на стадии поздней бластулы перед гастрюляцией. Эти гранулы тесно связаны с первичными мезенхимными клетками. Однако существует разногласие – образуются ли они внутриклеточно или на органической

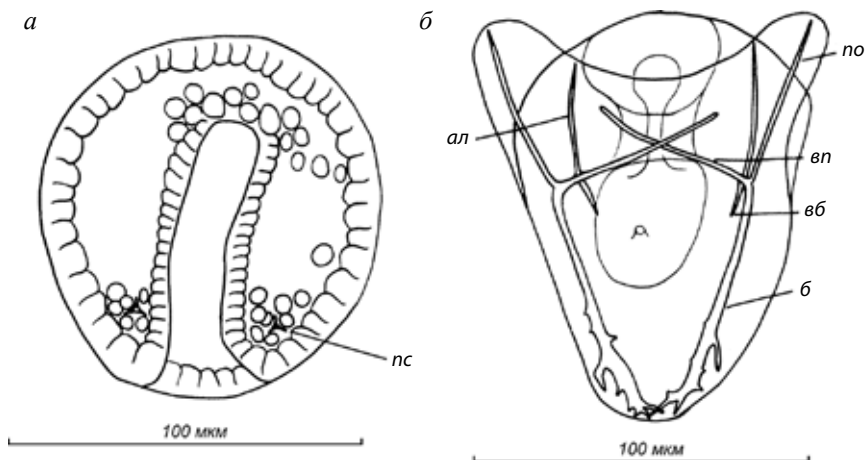


Рис. 7. *Mesocentrotus nudus*: а – гастрюла, б – ранний плутеус; ал – антеролатеральная игла, б – базальная игла, вб – вторичная базальная игла, вл – внутренняя поперечная игла, по – посторальная игла, пс – первичная спикюла (Крючкова, 1984).

матрице, связанной с мезенхимой. Рауп (Raup, 1966) считает, что последнее более вероятно. На стадии гастрюлы обычно уже хорошо видны трехлучевые спикюлы (рис. 7,а). По мере развития они усложняются, образуя «каркас» личинки, состоящий из простых или трехгранных перфорированных игл, несущих выросты и шипы и сочленяющихся друг с другом различными способами (рис. 8–11).

Отличия в строении личинки и ларвального скелета проявляются не только у крупных таксономических групп морских ежей, но и на видовом уровне, что отмечалось разными авторами (Mortensen, 1921, 1931, 1937, 1938 и др.). Это показали и наши исследования личинок, принадлежащих шести видам из Японского моря (Крючкова, Соловьев, 1975), специфичность которых показана ниже.

Наибольшим числом рук и наиболее сложным скелетом обладают представители отряда Spatangoida, одной из самых специализированных групп морских ежей. Типичной для этой группы является личинка изученного вида *Echinocardium cordatum* (Pennant)<sup>1</sup>. На рис. 8 показаны общий вид этой личинки и средняя часть скелета с обозначением основных элементов. На ранней стадии плутеус *E. cordatum* имеет две пары рук и один непарный аборальный вырост. В дальнейшем количество рук увеличивается и достигает у окончательно сформированной личинки шести пар; длина непарного

<sup>1</sup> Исследования последних лет показали, что вид *E. cordatum* распространен у атлантических побережий Западной Европы и в Средиземном море. Япономорский *Echinocardium* должен быть отнесен к другому виду.

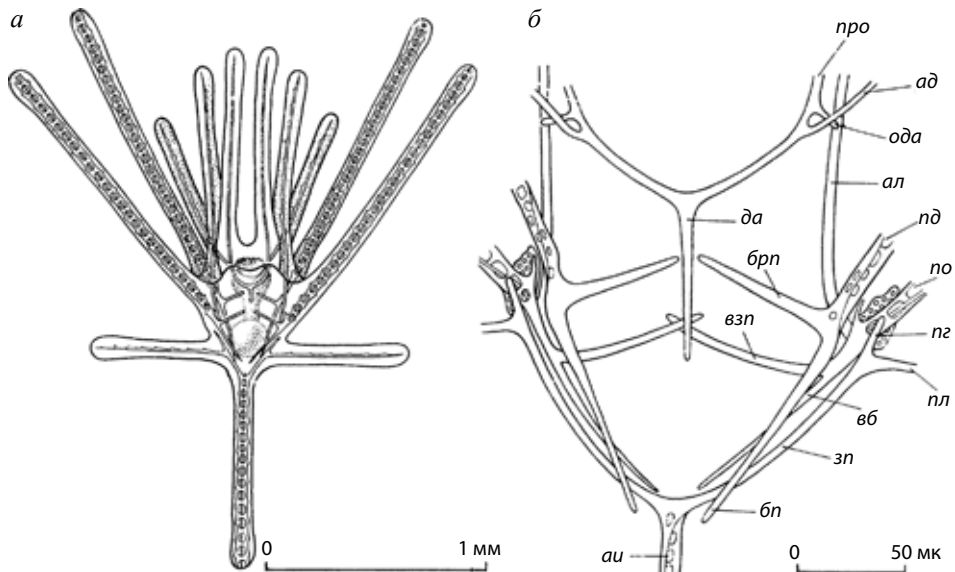


Рис. 8. Личинки *Echinocardium cordatum* (Pennant) перед началом метаморфоза: *а* – общий вид, *б* – центральная часть скелета; *про* – преоральная игла, *ад* – антердорсальная игла, *ал* – антеролатеральная игла, *да* – дорсальная арка, *пл* – постеродорсальная игла, *по* – посторальная игла, *пг* – перфорированная пластинка, *зп* – задняя поперечная игла, *ау* – аборальная игла, *брп* – брюшная поперечная игла, *вб* – вторичная задняя поперечная игла, *бп* – базальная поперечная игла, *вб* – вторичная базальная игла, *ода* – отросток дорсальной арки (Крючкова, Соловьев, 1975).

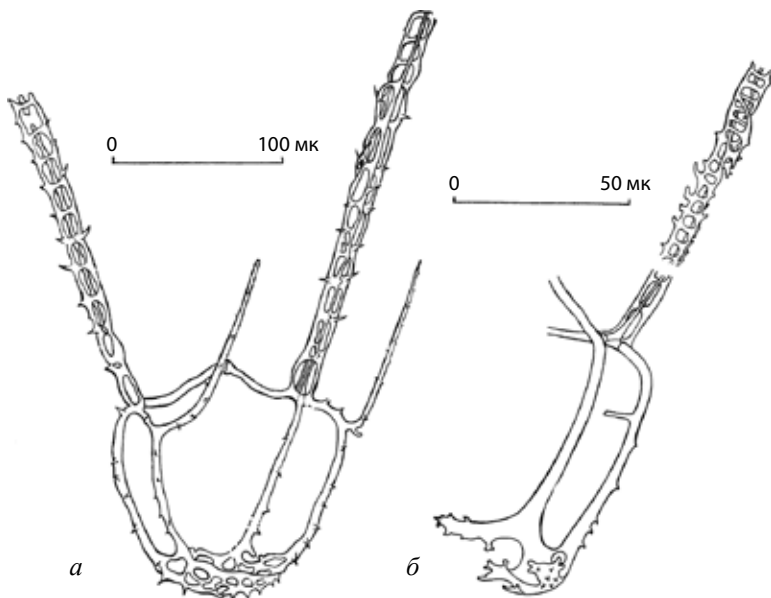


Рис. 9. Базальная «корзинка» личинки: *а* – *Scaphechinus griseus* (Mortensen), *б* – *S. mirabilis* Agassiz (4–5 суток развития) (Крючкова, Соловьев, 1975).

выроста увеличивает (рис. 8,а). Скелет состоит из простых и трехгранных перфорированных игл. Тело личинки поддерживается боковыми выростами аборальной иглы, базальными и вторично-базальными иглами, имеющими выросты. В основании посторальных игл находятся перфорированные пластинки (рис. 8,б).

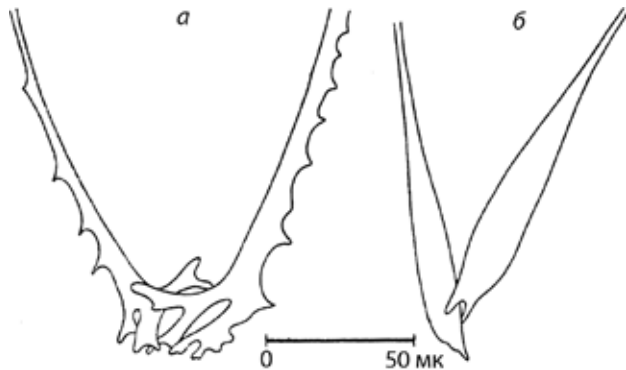


Рис. 10. Базальная часть скелета личинки: а – *Mesocentrotus nudus* (Agassiz), б – *S. intermedius* (Agassiz) (3–4 суток развития) (Крючкова, Соловьев, 1975).

Личинки плоских морских ежей (отряд Clupeasteroidea) не обладают таким большим числом скелетных элементов, как спатангоиды, но в этой группе прослеживается формирование такого характерного элемента, как базальная «корзинка», поддерживающая тело личинки снизу; она образуется при слиянии разветвленных концов двух базальных игл. Базальные и вторично-базальные (дополнительные) иглы служат опорой тела плутеуса с боков. Руки поддерживаются простыми и перфорированными иглами (рис. 9). Видовые различия строения скелета плутеусов проявляются в особенностях строения базальной «корзинки». Так, у *Scaphechinus griseus* (Mortensen) базальная корзинка представлена одной пластинкой с крупными ячейками (рис. 9,а). «Корзинка» *Scaphechinus mirabilis* Agassiz состоит из двух довольно массивных пластинок, снабженных мелкими шипами (рис. 9,б). Перфорированные иглы отличаются не столь четко: в отдельных участках изменяется характер переплетений.

Личинки не всех групп морских ежей обладают четкими диагностическими признаками, характеризующими группу в целом, как у спатангоидов и клипеастероидов. По-видимому, затруднительно дать единую характеристику для личинок отряда Samarodonta.

Существенные отличия в морфологии плутеусов на разных стадиях развития наблюдались нами у представителей двух родов этого отряда: *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus*. Скелеты личинок этих двух видов этих родов обладают разной конструкцией. Весьма существенные различия имеются уже на ранних стадиях. Базальные булавоподобные иглы *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) соединяются посредством двух шипиков на концах булав (рис. 10,б), тогда как простые тонкие иглы *Mesocentrotus nudus*

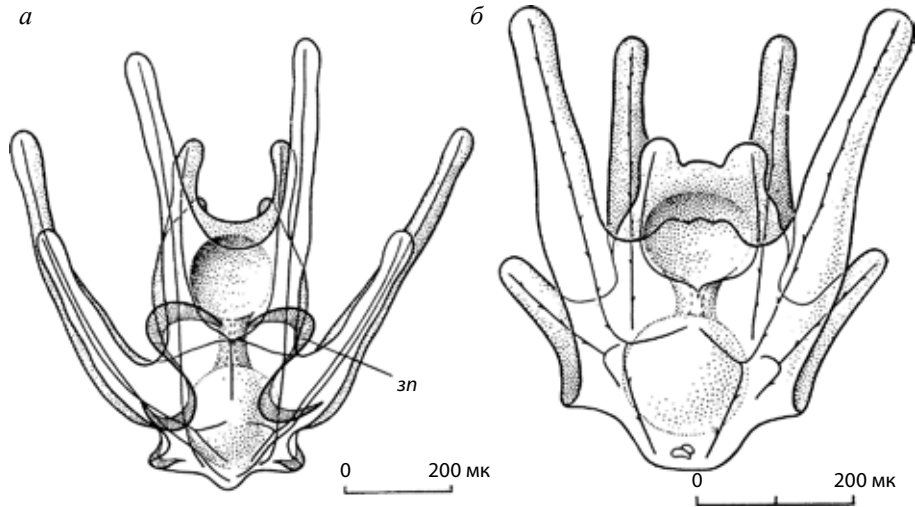


Рис. 11. Общий вид личинки перед началом метаморфоза: а – *Mesocentrotus nudus*, б – *Strongylocentrotus intermedius*; эп – эпюлеты (Крючкова, Соловьев, 1975).

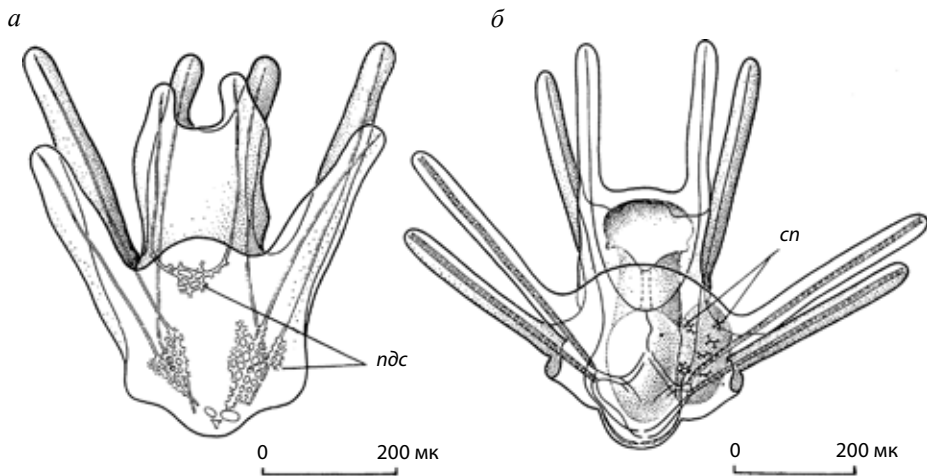


Рис. 12. Формирование дефинитивного скелета: а – закладка первичных дефинитивных пластинок у *Strongylocentrotus intermedius*, б – закладка спикул первичных дефинитивных пластинок в амниотической полости *Scaphechinus mirabilis*; ндс – пластинки дефинитивного скелета, сп – спикулы первичных дефинитивных пластинок (Крючкова, Соловьев, 1975).

(Agassiz) на концах имеют выросты, образующий сложный замок (рис. 10,*a*). На поздних стадиях у личинки *M. nudus* появляются ресничные «эполеты» (рис. 11,*a*), отсутствующие у *S. intermedius* (рис. 11,*б*). Различными способами идет формирование definitiva скелета. Первые пластинки скелета ювенильной особи *S. intermedius* начинают образовываться на посторальных и постеродорсальных иглах и дорсальной арке (рис. 12,*a*). Формирование и развитие definitiva скелета *M. nudus* протекает также, как у большинства других морских ежей, например, у *Scaphechinus mirabilis* (рис. 12,*б*), т. е. он закладывается в виде отдельных спикул — будущих первичных пластинок имаго, формирующихся с левой стороны личинки, — в амниотической полости. Важным отличием ювенильных стадий двух рассматриваемых видов является присутствие первичных педицеллярий, развивающихся у *M. nudus* еще тогда, когда личинка находится в планктоне (рис. 13), и никогда не образующихся на этой стадии у *S. intermedius*.

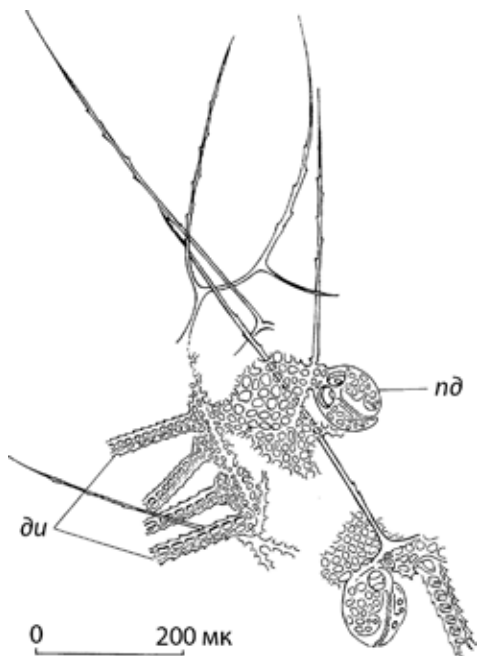


Рис. 13. Остатки личиночного скелета, definitiva иглы и педицеллярии ювенильной особи *Mesocentrotus nudus*; *du* — definitiva иглы, *nd* — педицеллярии (Крючкова, Соловьев, 1975).

Мы остановились здесь кратко на особенностях формирования definitiva скелета у изученных нами видов из Японского моря. Детальные работы по метаморфозу и развитию скелета ювенильных особей морских ежей принадлежат И. Гордон (Gordon, 1926, 1928).

Наличие известкового скелета у личинок морских ежей обуславливает возможность перехода его в фоссильное состояние. Данные о находках ископаемых личиночных скелетов пока весьма ограничены. М. Дефландр-Риго (Deflandre-Rigaud, 1946) описал из оксфорда Франции ряд остатков, несомненно являющихся фрагментами скелета эхиноплутеусов, а также мелкие definitiva иглы и створки педицеллярий ювенильных форм

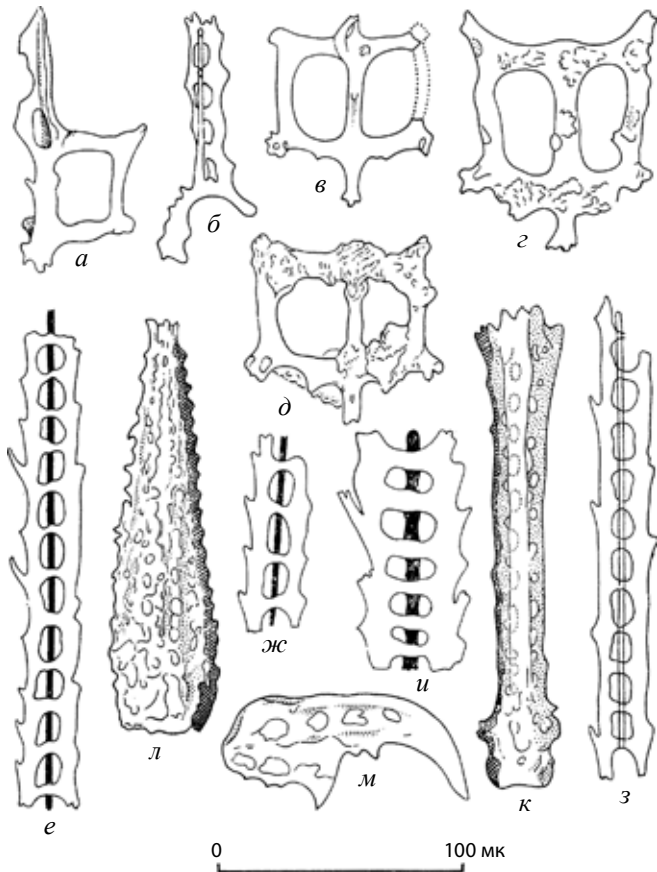


Рис. 14. Скелетные элементы личинок морских ежей из мергелей оксфорда: а, в–д – неполные скелеты плутеусов; б, е–з – фрагменты перфорированных игл плутеусов; и–м – элементы скелета ювенильных особей: и, к – definitive иглы, л – первичная игла, м – створка педицеллярии; Кальвадос, Франция (Deflandre-Rigaud, 1946).

(рис. 14). Присутствие в тех же отложениях панцирей вида *Nucleolites scutatus* дало основание автору сделать вывод о возможной принадлежности найденных фрагментов к этому же виду.

Число находок личиночных скелетов иглокожих несомненно увеличится, если микропалеонтологии будут при отмывке и отборе микрофоссилий обращать особое внимание на остатки иглокожих.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен А.В. Гужову и Г.В. Миранцеву за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и при поддержке гранта РФФИ, № 13-05-00459.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дорофеева Л.А., Соловьев А.Н.* 1987. О магнизиальности скелета морских ежей / Проблемы филогении и систематики иглокожих. Тез. докл. 4 всес. симп. по иглокожим. Таллин. С. 26–29.
- Крючкова Г.А.* 1983. Морфология личиночного и дефинитивного скелета морских ежей Японского моря // Дисс. канд. биол. наук. Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР. Владивосток. 174 с.
- Крючкова Г.А., Соловьев А.Н.* 1975. О личиночной стадии морских ежей // Палеонтол. журн. № 4. С. 63–71.
- Clarke F.W., Wheeler W.C.* 1922. The inorganic constituents of marine invertebrates // Prof. pap. U.S. geol. surv. № 124. P. 1–62.
- Deflandre-Rigaud M.* 1946. Vestiges microscopiques de larves d'Echinodermes de l'Oxfordien de Villers-sur-Mer // C. r. Acad. sci. Paris. T. 222. P. 908–910.
- Gordon I.* 1926. The development of the calcareous test of *Echinus miliaris* // Phil. trans. Ser. B. V. 214. P. 259–312.
- Gordon I.* 1926. On the development of the calcareous test of *Echinocardium cordatum* // Phil. trans. roy. soc. London. Ser. B. V. 215. P. 255–313.
- Gordon I.* 1928. Skeletal development in *Arbacia*, *Echinarachinus* and *Leptasterias* // Phil. trans. roy. soc. London. Ser. B. V. 217. P. 289–334.
- Jensen M.* 1981. Morphology and classification of Euechinoidea Bronn, 1860 – a cladistic analysis // Vid. Meddr. Dansk Naturh. Foren. V. 143. P. 7–99.
- Mortensen Th.* 1921. Studies of the development and larval forms of echinoderms. G. E. C. Gad. Copenhagen. 261 p.
- Mortensen Th.* 1927. Handbook of the echinoderms of the British Isle. Hymphrey Milford Oxford Univ. press. 471 p.
- Mortensen Th.* Contribution to the study of the development and larval forms of echinoderms // Mem. Acad. sci. lett. Danemark. Sec. sci. Ser. 9: 1931, T. 4, № 1, p. 1–39; 1937, T. 7, № 1, p. 1–65; 1938, T. 7, № 3, p. 1–59.
- Raup D.M.* 1959. Crystallography of echinoid calcite // J. geol. V. 67. № 6. P. 661–674.
- Raup D.M.* 1960. Ontogenetic variation in the crystallography of echinoid calcite // J. paleontol. V. 34. № 5. P. 1041–1050.
- Raup D.M.* 1962a. The Phylogeny of calcite crystallography in echinoids // J. paleontol. V. 36. № 4. P. 793–810.
- Raup D.M.* 1962b. Crystallographic data in echinoderm classification // Syst. zool. V. 11. № 3. P. 97–108.
- Raup D.M.* 1965. Crystal orientations in the echinoid apical system // J. paleontol. V. 39. № 5. P. 934–951.
- Raup D.M.* 1966. The Endoskeleton / Physiology of Echinodermata. Ed. R.A. Booloolian. Interscience publ. Los Angeles, California. P. 379–395.
- Smith A.* 1980. Stereom microstructure of the echinoid test // Spec. pap. palaeontol. № 25. P. 1–81.



*Smith A.* 1984. Echinoid Palaeobiology. Department of Palaeontology. Brit. mus. nat. hist. London. 190 p.

*Weber J.N.* 1973. Temperature dependence of magnesium in echinoid and asteroid skeletal calcite; a reinterpretation of its significance // *J. geol.* V. 81. № 5. P. 543–556.

## **THE ECHINOID SKELETON**

**A.N. Solovjev**

The skeleton of echinoids and other echinoderms is internal and mesodermal. The skeletal parts including the spines are covered with one-layer epidermis and functionally the skeleton is external to the main body of the animal. It is composed of calcite with the high content of magnesium. The quantity of magnesium differs in various parts of skeleton within the organism. It also depends on the sea water temperature. But genetic control of the relatively low taxonomic level is in this respect the major factor. The representatives of different taxonomic groups living in the same temperatures conditions have considerably different content of magnesium. Spongy and fenestrate microstructure called stereom is quite specific. Other type of microstructure is typical some element of lantern. Crisallographically every element is a calcite single crystal with definite orientations of optical axes. The formation of larval skeleton begins on the late blastula stage. The larval skeleton is quite specific and varies sometimes within the same genus in different species. The development of definitive skeleton is either connected with elements of larval skeleton or it formed independently in amniotic cavity on the left side of a larva.



Научное издание

Становление скелета  
у различных групп организмов  
и биоминерализация  
в истории Земли.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»

ПИН РАН, 2014 г.

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова  
Обложка: А.А. Ермаков

Издание подготовлено при поддержке программы Президиума РАН  
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»  
и научно-образовательных центров  
Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН  
(руководитель Н.В. Пименов)  
и Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН  
(руководитель А.Ю. Розанов)

Подписано в печать 27 июня 2014 г.  
Формат 60x90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.  
Уч.-изд. л. 14. Усл. п. л. 16. Тираж 300 экз.  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)  
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в «Типографии офсетной печати»  
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ № 81

ISBN 978-5-903825-24-0



9 785903 825240

# Гео-биологические системы в прошлом

Программа Президиума РАН  
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»

Научно-образовательный центр ПИН РАН  
Научно-образовательный центр ИНМИ РАН

## СТАНОВЛЕНИЕ СКЕЛЕТА У РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ И БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ

Москва  
ПИН РАН  
2014

ISBN 978-5-903825-24-0

УДК 562/569

Становление скелета у различных групп организмов  
и биоминерализация в истории Земли.

Отв. ред. С.В. Рожнов.

Серия «Гео-биологические процессы в прошлом».

Москва, ПИН РАН, 2014. 234 с. (65 ил.,

13 фототабл., 9 текст. табл.).

<http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>

ISBN 978-5-903825-24-0

Редакционный совет серии:

академик А.Ю. Розанов (ПИН РАН, Москва)

академик Н.Л. Добрецов (ИГиМ СО РАН, Новосибирск)

академик Н.А. Колчанов (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск)

чл.-корр. РАН А.В. Лопатин (ПИН РАН, Москва)

д.б.н. Озернюк Н.Д. (ИБР РАН, Москва)

д.б.н. Н.В. Пименов (ИНМИ РАН, Москва)

д.б.н. А.Г. Пономаренко (ПИН РАН, Москва)

чл.-корр. РАН С.В. Рожнов (ПИН РАН, Москва)

Ответственный редактор С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-24-0

© Коллектив авторов

© ПИН РАН, 2014

© А.А. Ермаков (обложка)

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Предисловие. С.В. Рожнов</i>	4
<i>Л.И. Мирошниченко, О.В. Хабарова. Космофизическая ситуация в эпоху Кембрийского эволюционного взрыва</i>	6
<i>Е.А. Серезжникова. Скелетные образования проблематичных низших многоклеточных вендского (эдиакарского) периода</i>	14
<i>А.И. Антошкина, Е.С. Пономаренко. Биоиндуцированная крустификация как реакция позднекаменноугольно-раннепермских рифовых экосистем на изменения биосферы</i>	44
<i>Л.В. Леонова, Т.В. Литвинова, С.П. Главатских. Специфичные микроагрегаты и проблематичные микрофоссилии – спутники биохемотренных пород</i>	63
<i>В.А. Лучинина, А.А. Терлеев. Особенности минерализации известковых водорослей при переходе к фанерозойской биосфере</i>	72
<i>М.С. Афанасьева, Э.О. Амон. Биоминерализация скелетов радиолярий</i>	82
<i>М.С. Афанасьева, Э.О. Амон. Фоссилизация скелетов радиолярий</i>	104
<i>С.В. Попов. Формирование раковины двустворчатых моллюсков и ее микроструктура</i>	132
<i>Т.Б. Леонова. Особенности построения скелета аммоноидей</i>	155
<i>А.А. Мадисон. Первичный слой у некоторых брахиопод подтипа Rhynchonelliformea</i>	172
<i>Г.Т. Ушатинская. С чем могли быть связаны различия в минеральном составе раковин у древних брахиопод</i>	186
<i>А.И. Кокорин, Г.В. Миранцев, С.В. Рожнов. Особенности формирования скелета иглокожих</i>	200
<i>А.Н. Соловьев. Скелет морских ежей</i>	214

## *ПРЕДИСЛОВИЕ*

В этом сборнике (выпуске) опубликованы материалы конференции «Становление скелета у различных групп организмов и биоминерализация в истории Земли», которая проходила в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН 24–25 апреля 2014 г. в рамках программы «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы». В докладах были рассмотрены проблемы построения минерального скелета и биоминерализации у различных групп организмов.

Скелет, по-видимому, является неотъемлемой частью любого живого существа, так как именно благодаря ему выполняется необходимое для жизни свойство – обособление от внешней среды, компартментализация. Скелет может быть органическим и минерализованным, возникающим благодаря биоминерализации. Под биоминерализацией понимают процесс, в котором живые существа являются причиной формирования минералов. Этот процесс может быть биологически контролируемым, как у большинства эукариот и некоторых прокариот, или пассивным, индуцирующим отложение минералов, как у большинства прокариот. Органический скелет, как и минерализованный, выполняет несколько функций, среди которых первое место занимает опорная функция, позволяющая животному держать определенную форму и сохранять пространственное соотношение между мягкими органами. Не менее важна и защитная функция, позволяющая ограничить влияние на организм некоторых факторов внешней среды, хищников и паразитов. Мало изучена третья функция минерализованного скелета – депо тех или иных элементов и прежде всего кальция, играющего огромную роль в организме животных. Эта последняя функция во многих случаях могла быть физиологической основой появления, например, карбонатного скелета.

Основными материалами для построения минерального скелета служат карбонат кальция в виде кальцита или арагонита, окись кремния и фосфат кальция в виде гидроксиапатита. Благодаря таким минеральным скелетам, и прежде всего карбонатному, мы можем относительно полно составить палеонтологическую летопись развития органического мира в фанерозое. Все эти три основных типа минерального скелета появились у многих высших таксонов многоклеточных животных почти одновременно в раннем кембрии. Поэтому эволюционный кембрийский взрыв нередко называют «кембрийской скелетной революцией». В это же время появился кремневый скелет у радиолярий, но карбонатный скелет у фораминифер появился только в девоне. Каковы были причины скелетной революции и чем обусловилась ее задержка у фораминифер и многих других одноклеточных? Об этом ведутся острые дискуссии. В качестве причины выдвигаются на первый план геохимические изменения в океане, защита от хищников и стабилизация внутренней среды организма. На мой взгляд, основной причиной скелетной революции было взрывное формирование планов строения в кембрии основных групп животных, в которые в качестве неотделимого признака входил и упроченный минерализованный скелет. Другие факторы служили лишь фоном для этой основной причины, влиявшим, скорее, на степень минерализации и основные особенности скелета. Как бы то не было, внимание, которое было уделено разным аспектам скелетизации животных во время этой конференции, мы надеемся, позволит оживить в России интерес к новым исследованиям в этой активно развивающейся в мире области исследований.

*С.В. Рожнов*



## **КОСМОФИЗИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ В ЭПОХУ КЕМБРИЙСКОГО ЭВОЛЮЦИОННОГО ВЗРЫВА**

**© 2014 Л.И. Мирошниченко, О.В. Хабарова**

*Институт земного магнетизма и распространения радиоволн  
им. Н.В.Пушкова РАН (ИЗМИРАН)  
[leonty@izmiran.ru](mailto:leonty@izmiran.ru)*

По имеющимся литературным данным рассматривается космофизическая ситуация вблизи Земли в эпоху Кембрийского эволюционного взрыва. В частности, некоторые астрофизические данные указывают на то, что около 500 миллионов лет назад Солнце вошло в галактический рукав Персея с повышенной звездной населенностью, где и находилось в течение нескольких десятков миллионов лет. Согласно немногочисленным метеоритным данным, средний уровень интенсивности галактических космических лучей (ГКЛ) в этот период был значительно выше, чем в межрукавном пространстве, до вхождения Солнца в рукав Персея. В дальнейшем поток ГКЛ также изменялся в пределах 25–135 % при последующих пересечениях других галактических рукавов. Эти вариации определенным образом коррелировали с периодами глобальных потеплений и похолоданий (оледенений), но однозначного соответствия не обнаружено. К сожалению, точность определения потока ГКЛ по метеоритным данным колеблется в пределах от множителя 0.3 до 1.5. Для более определенных выводов нужны дополнительные данные и моделирование переноса ГКЛ с учетом их характерного времени жизни  $\sim 10\div 100$  миллионов лет, учет вклада вспышек сверхновых и вероятности гигантских возрастных потоков солнечных космических лучей (СКЛ). Нельзя исключить также влияния геомагнитных инверсий, осцилляций положения Солнца в Галактике и других (пока неизвестных) факторов.

### **ВВЕДЕНИЕ**

С момента возникновения жизни в истории развития органического мира Земли произошло несколько важнейших событий, определивших дальнейшую эволюцию биосферы. Среди них надо отметить, в первую очередь, появление эукариот и многоклеточных организмов. Около

500–600 млн. л. н. (Розанов, 1986) многоклеточные организмы впервые получают возможность строить скелет, и с тех пор органический мир Земли приобретает черты, все более сходные с современными. Этот переломный период получил название Кембрийского эволюционного взрыва. С точки зрения палеонтологии, Кембрийский взрыв – это внезапное (в геологическом масштабе времени) появление в раннекембрийских отложениях окаменелостей (около 540 млн. л. н.) представителей многих подразделений животного царства. При этом их окаменелости или окаменелости их предков в докембрийских отложениях начисто отсутствовали.

По мере накопления палеонтологических данных, как известно, предпринималось множество попыток объяснить причины подобного «взрывного» развития, а сама интерпретация Кембрийского взрыва неоднократно менялась. Среди «внешних» (небиологических) причин взрыва до сих пор рассматривались четыре основных гипотезы, опирающиеся на концепцию изменения окружающей среды: 1) рост концентрации кислорода («кислородная катастрофа»); 2) глобальное оледенение; 3) флуктуации изотопного состава углерода (глобальный «парниковый эффект»); 4) внешнее (метеоритное, астероидное) воздействие.

Насколько нам известно, ни одна из этих непосредственных причин сама по себе не может объяснить всю совокупность данных о Кембрийском взрыве. С другой стороны, некоторые из гипотез, в свою очередь, настоятельно требуют привлечения внешних факторов (например, оледенение Земли из-за вариаций активности Солнца или прохождения Солнечной системы через межзвездное пылевое облако). Поэтому представляется целесообразным рассмотреть некоторые астрофизические аспекты данной проблемы, которые редко обсуждаются в литературе с позиций современного знания о структуре Галактики и динамике звезд, о галактических космических лучах (ГКЛ), об активности Солнца и других внеземных факторах.

О космофизических (астрофизических) условиях, в которых произошел Кембрийский взрыв, пойдет речь в этой краткой заметке.

### ЧТО НАДО УЧИТЫВАТЬ?

Если возраст Земли ( $4.8 \times 10^9$  лет) принять за сутки, то жизнь на Земле существует всего 17.5 часа, млекопитающие – 30 минут, а человек – только последние 18 секунд. Кембрийский взрыв по этой шкале случился 2.7 часа назад, а возраст ГКЛ, которые приходят к Земле и регистрируются в настоящее время, не превышает 30 мин. Эту специфическую временную шкалу надо иметь в виду всякий раз, когда мы пытаемся сопоставить какие-то факты в геологической истории Земли и эволюции биосферы. Что именно могло быть вовлечено в Кембрийский взрыв? Какие астрофизические факторы (условия) могут иметь значение для кембрийской проблемы?

К числу таких факторов «космической погоды» и «космического климата» следует отнести, прежде всего, положение Солнца (и всей Солнечной системы) среди других звезд нашей Галактики – «Млечного Пути». Установлено, что Галактика состоит из нескольких «рукавов» (Vallee, 2005), где звездная населенность и поток ГКЛ выше, чем в пространстве между рукавами. При этом важна частота вспышек Сверхновых звезд, которые считаются основным источником ГКЛ. В орбитальном движении вокруг центра Галактики Солнце не только пересекает звездные рукава, но и несколько меняет свое положение (осциллирует) относительно плоскости Галактики (Gillman, Erenler, 2008).

Как известно, земная атмосфера постоянно подвергается бомбардировке космических лучей галактического или солнечного происхождения (ГКЛ и СКЛ). Из-за временных вариаций их потоков вторжение КЛ в атмосферу Земли приводит к понижению (повышению) ионизации воздуха. Тем самым космические лучи могут активно влиять на состав атмосферы, ее электрическое состояние и, в конечном счете, на ее динамику, погоду и климат. Поток ГКЛ у Земли, в целом, антикоррелирует с уровнем солнечной активности (СА) с периодом около 11 лет (их интенсивность максимальна в эпоху минимума СА). Большие потоки СКЛ появляются на орбите Земли спорадически, после мощных возмущений в атмосфере Солнца; их связь с уровнем СА не столь однозначна, как в случае ГКЛ, а частота событий определяется динамикой солнечных магнитных полей (более подробно характеристики КЛ описаны Мирошниченко, 2011; Обридко и др., 2013).

Следует учитывать, что степень воздействия КЛ на биосферу существенно зависит от толщины и состава атмосферы. На данный момент живые существа на поверхности Земли испытывают воздействие лишь вторичных космических лучей. В начале же своего развития биосфера подвергалась жесткому прямому облучению, если не губительному, то вызывающему повсеместные мутации. Таким образом, по совокупности изученных эффектов, КЛ можно считать одним из основных постоянно действующих биотропных агентов космической погоды (Miroshnichenko, 2013).

В период Кембрийского взрыва атмосфера сильно отличалась как от современной, так и от первичной. Однако уточнение ее параметров и численная оценка потенциального мутагенного воздействия КЛ в конкретную геологическую эпоху – до сих пор нерешенная задача. В данной работе мы лишь качественно обрисовываем изменения интенсивности КЛ в обсуждаемый период времени.

Другой важный космофизический фактор – это активность Солнца. Циклические вариации общего уровня активности влияют, в частности, на величину потока ГКЛ внутри Солнечной системы, тогда как спорадические вариации (вспышки и корональные выбросы массы – КВМ) сопровождаются усиленными потоками СКЛ и геомагнитными бурями. В геологическом масштабе времени неизбежно наложение вариаций солнечной активности (СА) и долговременных осцилляций величины и знака собственного магнитного

поля Земли (их называют сменой полюсов или геомагнитными инверсиями), с которыми, по-видимому, тесно связаны также долговременные тренды в колебаниях климата. Не исключено, что на биосферу воздействуют и другие, пока неизвестные космические факторы. В целом проблему можно рассматривать в рамках концепции ко-эволюции Солнца, Земли и биосферы (Обридко и др., 2013). В дополнение к этой последней работе, мы приводим ниже новые факты и соображения в пользу указанной концепции.

## МЕТЕОРИТНЫЕ ДАННЫЕ О КОСМИЧЕСКИХ ЛУЧАХ

Единственным источником (косвенных) данных о потоках ГКЛ в эпоху Кембрийского взрыва могут быть железные метеориты. Под действием КЛ в метеоритах образуются долгоживущие космогенные изотопы, в частности, изотоп  $^{40}\text{K}$  с периодом полураспада  $T_{1/2}=1.3\times 10^9$  лет, изотоп  $^{36}\text{Cl}$  ( $T_{1/2}=3.08\times 10^5$  лет) и некоторые другие. Измеряя уровень активности «образца», например, по отношению содержания  $^{41}\text{K}/^{40}\text{K}$ , можно оценить интенсивность потока космических лучей, которыми облучался метеорит за время своего существования (время экспозиции) в Солнечной системе до падения на Землю. Таким способом по имеющимся метеоритным данным удастся продвинуться по шкале времени почти до 2 млрд. л. н. (Лаврухина, Устинова, 1990).

Прямые измерения КЛ в современную эпоху дают сведения о том, что происходило в Галактике, лишь на период до 100 млн. лет назад. Между тем, за  $\approx 500$  млн. л., прошедших после Кембрийского взрыва, Солнце пересекло 4 галактических рукава, а биосфера Земли пережила минимум 6 значительных (массовых) вымираний (Gillman, Egenler, 2008). За это время в геомагнитном поле (ГМП) отмечены три суперхрона – три интервала времени (485–463, 312–264 и 120–84 млн. л. н. соответственно), когда ориентация ГМП не менялась. Что касается КЛ, то первые же результаты изучения 11 железных метеоритов позволили продемонстрировать (Лаврухина, 1969), что в интервале между  $\sim 300$ – $900$  млн. л. н. сильно осредненный суммарный поток КЛ в Солнечной системе мог составлять  $\sim 1/3$  от современного уровня.

С другой стороны, последующие более детальные исследования железных метеоритов (компиляция данных о величине  $K(41)/K(40)$  по 74 экземплярам, Voshage, Feldman, 1979), показывают отличную корреляцию между усилением КЛ и пересечением рукавов Галактики за последний миллиард лет (Shaviv, 2002). Некоторые астрофизические данные указывают на то, что около 500 млн. л. н. Солнце вошло в галактический рукав Персея с повышенной звездной населенностью, где и находилось в течение нескольких десятков миллионов лет. Были получены свидетельства того, что средний уровень интенсивности ГКЛ в этот период был значительно выше, чем в межрукавном пространстве, до вхождения Солнца в рукав Персея. В дальнейшем поток ГКЛ также изменялся в пределах 25–135 % при последующих пересечениях других галактических рукавов.

Важно отметить, что эти вариации определенным образом коррелировали с периодами глобальных потеплений и похолоданий (оледенений), но однозначного соответствия не обнаружено. К сожалению, точность определения потока ГКЛ по метеоритным данным невысока и колеблется в пределах от множителя 0.3 до 1.5. Кроме того, возникает важный методический (и физический?) вопрос: какой уровень интенсивности ГКЛ следует считать «нормальным» для биосферы – «древний» или современный? В любом случае, сама возможность значительных изменений потока ГКЛ в прошлом не вызывает никаких сомнений (Miroshnichenko, 2013).

## ГИГАНТСКИЕ ВСПЫШКИ НА СОЛНЦЕ И ВСПЫШКИ СВЕРХНОВЫХ ЗВЕЗД

В связи с этим особый интерес представляет вероятность гигантских солнечных вспышек (источников больших потоков СКЛ) в настоящее время и в далеком прошлом, при другом уровне активности самого Солнца. Последние оценки такого рода (Miroshnichenko, Nymmik, 2014) указывают на крутой обрыв функции распределения событий в области малых вероятностей (т. е. больших флюенсов СКЛ). Это следует из анализа косвенных и прямых данных о солнечных космических лучах за последние ~1200÷1300 л. Для экстраполяции этих результатов в прошлое и будущее нужны соответствующие модели «раннего» и «позднего» Солнца.

Несколько иные проблемы возникают при анализе частоты вспышек сверхновых звезд – основных источников ГКЛ. В одной из последних работ в этом направлении (Svensmark, 2012) оценки частоты вспышек Сверхновых (SN) за последние ~500 млн. л. сравнивались с биологическим разнообразием морских животных за тот же период. Кривая для частоты вспышек SN рассчитывалась для каждого интервала времени, когда Солнце пересекало соответствующий рукав Галактики. Аналогично оценивалось количество ископаемых морских организмов с учетом влияния вариаций уровня океана на скорость их отложения. При этом было получено хорошее согласие двух кривых. Такая тесная корреляция астрофизических и биосферных процессов является аргументом в пользу гипотезы о сильном влиянии ГКЛ и СКЛ на эволюцию биосферы.

Результаты (Svensmark, 2012), однако, не могут считаться бесспорными. Вызывает сомнения, прежде всего, высокая точность вычисления частоты вспышек SN. Есть расхождения и с данными об одном из массовых вымираний, случившемся около 20 млн. л. н. Далее, поправка на изменение уровня океана, по-видимому, довольно существенно изменила исходный ряд палеонтологических данных, и этот пункт заслуживает дополнительной проверки. С другой стороны, существует независимый ряд климатических данных (Veizer et al., 1999) о вариациях концентрации изотопа кислорода <sup>18</sup>O (как одного из лучших климатических индексов) на большой временной

шкале. При этом все максимумы, полученные в работе (Veizer et al., 1999), совпадают с пиками кривой (Svensmark, 2012) для частоты вспышек SN.

Новый аспект проблемы «Космические лучи и биосфера» возник в последние годы в связи с высокоточными данными эксперимента PAMELA (Adriani et al., 2011). С 15 июня 2006 г. детекторы КЛ в этом спутниковом эксперименте регистрируют, в частности, потоки протонов, ядер гелия, электронов и позитронов в диапазоне энергий от ~80 МэВ до 190 ГэВ для протонов и от ~50 МэВ до 270 ГэВ – для позитронов. Самыми обильными в составе ГКЛ являются потоки протонов и ядер гелия. Точные измерения этих потоков необходимы для понимания процессов ускорения и переноса КЛ в Галактике. Как выяснилось, в спектрах протонов и ядер гелия имеются особенности, которые нельзя объяснить ни солнечными вспышками, ни вспышками Сверхновых звезд. Иными словами, необходимо принять гипотезу о существовании дополнительных источников КЛ в указанном диапазоне энергий.

По мнению Ю.И. Стожкова (одного из участников эксперимента PAMELA), главными кандидатами на роль таких источников являются так называемые карликовые звезды из ближайшего окружения Солнца (Солнечной системы). На этих звездах наблюдается много вспышек (Shakhovskaya, 1989). Многие карликовые звезды гораздо более активны, чем наше Солнце, причем на некоторых звездах вспышки происходят чаще, чем на Солнце, а около 1 % от всех карликовых звезд могут ускорять частицы до  $\sim 10^{13}$  эВ (максимальная энергия СКЛ составляет, скорее всего, не более или порядка  $10^{11}$  эВ). На Солнце относительная яркость составляет  $10^{32}/10^{33}$  (в эргах). Другие звезды могут излучать до  $10^{37}$  эрг за время вспышки.

Зная время жизни КЛ, число карликовых звезд и частоту вспышек, можно оценить суммарное выделение энергии в форме космических лучей  $\sim 10^{54}$  эрг. Эти источники находятся на расстояниях десятков или сотен парсек – очень близко к Земле по сравнению с размерами нашей Галактики (около 30 000 парсек). Все это означает, что роль КЛ в эволюции биосферы (в том числе и в период Кембрийского взрыва) может оказаться еще более существенной, чем следует из наших традиционных представлений о внешних космофизических факторах.

### ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Даже из этого краткого обзора ясно, что факторы внешней среды – «среды обитания» (в частности, космофизические факторы) во все периоды эволюции биосферы оказывали огромное влияние на ее дальнейшую судьбу. Поскольку некоторые космические факторы имеют случайную или спорадическую природу, то представляется несомненным, что и развитие биосферы не было равномерным.

С другой стороны, в протекании природных процессов наблюдается определенная ритмика, причем на больших интервалах времени различ-

ные процессы могут даже иерархически синхронизироваться под действием сильного ритмозадающего источника (например, активности Солнца). В этом свете многие факты из области гелиобиологии (Мирошниченко, 2011) могут быть адекватно истолкованы на основе концепции эволюционно-адаптационного синдрома (Обридко и др., 2013). Таким образом, наряду с поиском новых данных о космофизических факторах, остаются актуальными, по крайней мере, две задачи:

- 1) построение теоретических моделей с учетом возможных интенсивностей излучений, воздействовавших на биосферу в прошлом;
- 2) изучение современного отклика биосистем на космофизические факторы как атавистической реакции на изменение условий среды обитания.

Настоящая работа выполнена в рамках Программы № 28 Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы». Авторы приносят благодарность руководству Программы за финансовую поддержку этих исследований.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лаврухина А.К.* 1969. Новые данные о временных и пространственных вариациях космических лучей в Солнечной системе (по метеоритным данным) // Изв. АН СССР. Сер. физ. Т. 23. № 11. С. 1870–1876.
- Лаврухина А.К., Устинова Г.К.* 1990. Метеориты – зонды вариаций космических лучей. М.: Наука. 262 с.
- Мирошниченко Л.И.* 2011. Физика Солнца и солнечно-земных связей / Отв. ред. М.И. Панасюк. М.: НИИЯФ МГУ – Университетская книга. 174 с.; [lib.qserty.ru/static/tutorials/133\\_Miroshnichenko\\_2011.pdf](http://lib.qserty.ru/static/tutorials/133_Miroshnichenko_2011.pdf)  
[http://www.izmiran.ru/pub/izmiran/LIM\\_SolarPhysics.pdf](http://www.izmiran.ru/pub/izmiran/LIM_SolarPhysics.pdf), <http://www.izmiran.ru/ftp/>
- Обридко В.Н., Мирошниченко Л.И., Рагульская М.В.* и др. 2013. Космические факторы эволюции биосферы: новые направления исследований / Отв. ред. С.В. Рожнов. Проблемы эволюции биосферы. М.: ПИН РАН. С. 66–94; <http://www.paleo.ru/institute/files/biosphere.pdf>
- Розанов А.Ю.* 1986. Что произошло 600 миллионов лет назад. М.: Наука.
- Adriani O., Barbarino J.C., Bazilevskaya G.A.* et al. 2011. PAMELA measurements of cosmic-ray proton and helium spectra. Sci. express, 3 March 2011. P. 1–5.
- Gillman M., Erenler H.* 2008. The galactic cycle of extinction // Intern. j. of astrobiol. V. 7(1). P. 17–26.
- Miroshnichenko L.I.* 2013. Cosmic rays and evolution of the biosphere: search for new approaches // Proc. int. conference “Space weather effects on humans in space and on earth” (Space research institute RAS, Moscow, 4–8 June 2012). P. 110–136; <http://www.iki.rssi.ru/print.htm>
- L.I. Miroshnichenko, R.A. Nymmik.* 2014. Extreme fluxes in solar energetic particle events: methodological and physical limitations // Radiation measurements. V. 61. P. 6–15.

- Shakhovskaya N.I.* 1989. Stellar flare statistics – physical consequences // *Solar phys.* V. 121. № 2. P. 375–386.
- Shaviv N.J.* 2002. Cosmic ray diffusion from the Galactic spiral arms, iron meteorites, and a possible climatic connection // *Phys. rev. lett.* V. 89. № 5. P. 051102-1 – 051102-4.
- Svensmark H.* 2012. Evidence of nearby Supernovae affecting life on earth // *Month. not. roy. astronom. soc.* V. 423(2). P. 1234–1253.
- Valleé J.P.* 2005. The spiral arms and interarm separation of the Milky Way: An updated statistical study // *Astron. j.* V. 130. P. 569–575.
- Veizer J., Ala D., Azmy K. et al.* 1999.  $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  evolution of Phanerozoic seawater // *Chemical geol.* V. 161. P. 59–88.
- Voshage H., Feldmann H.* 1979. Investigations of cosmic-ray produced nuclides in iron meteorites, 3: Exposure ages, meteoroid sizes and sample depths determined by spectrometric analyses of potassium and rare gases // *Earth planet. sci. lett.* V. 45. P. 293–308.

## COSMOPHYSICAL SITUATION IN THE EPOCH OF CAMBRIAN EVOLUTION EXPLOSION

**L.I. Miroshnichenko, O.V. Khabarova**

Based on available published data, we consider a cosmophysical situation near the Earth in the epoch of so-called Cambrian evolution explosion. Some astrophysical data provide, in particular, certain evidence of that about 500 million years (Myr) ago the Sun has entered into the Perseus arm of the Milky Way galaxy with enhanced density of star population, where it has spent a time of several tens of Myr. According to not numerous meteorite data, average level of galactic cosmic ray (GCR) intensity during that period was considerably higher than in the space between the galactic arms, before the Sun entered the Perseus arm. Later on the GCR flux seemed to be varied within the limits from 25% to 135%, during subsequent crossings of other galactic arms. These variations displayed certain correlation with the period of global warmings and coolings (freezings), but unambiguous correspondence was not found. Unfortunately, an accuracy of the determination of GCR intensity by meteorite data changes within the limits from 0.3 to 1.5. To obtain more reliable conclusions, we are needed in additional astrophysical data. Also, it is necessary to construct and apply a new model of GCR propagation in the Galaxy with taking into account the characteristic ages of cosmic rays observed near the Earth's ( $\sim 10 \div 100$  Myr) as well as the occurrence rate and contribution from Supernova bursts and a probability of giant increases of the fluxes of solar cosmic rays (SCR) in the remote past. It would also be erroneous to exclude possible role of geomagnetic field inversions, oscillations of the Sun's position in the Galaxy and other (yet unidentified) factors.



УДК 562:551.72(470.11)

## **СКЕЛЕТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ПРОБЛЕМАТИЧНЫХ НИЗШИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ВЕНДСКОГО (ЭДИАКАРСКОГО) ПЕРИОДА**

© 2014 **Е.А. Сerezжникова**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
serezchnikova@paleo.ru*

Рассмотрены опорные образования проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия – вполне обычные для скелетов губок и кишечнополостных: агрегаты из агглютинированных минеральных частиц; спикулоподобные элементы; минерализованные спикулы; длинные волокнистые тяжи; плотные оболочки – теки (?); монолитные и модульные органические и минерализованные структуры. В терригенных отложениях минерализованные остатки могли не сохраняться из-за аноксичных условий, характерных для шельфовых обстановок позднего протерозоя. Поскольку твердый скелет входит в архетип многих фанерозойских таксонов, появляется дополнительная возможность обсуждать планы строения и филогению ряда представителей эдиакарской «фауны» как низших Metazoa.

*Ключевые слова:* докембрий, венд, эдиакарская «фауна», низшие многоклеточные, скелетогенез.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Вопросы о времени становления современных таксонов высокого ранга остаются дискуссионными по ряду причин, включая предполагаемое отсутствие скелетов у большинства вендских макроорганизмов (эдиакарской «фауны»). Вендский (эдиакарский) период занимал особое место в эволюции и был, по определению академика Б.С. Соколова (2012), «подлинной кузницей макротаксономического становления многоклеточных тканевых организмов»; последующий кембрийский «взрыв», согласно схеме Б.С. Соколова о развитии органического мира, лишь отразил широкую экспансию

Metazoa с минерализованным скелетом. Однако животных кембрийского уровня организации и форм с минерализованным скелетом среди вендских ископаемых описано немного, данные о них противоречивы, и это оставляет значительную неопределенность в вопросе о преемственности докембрийской и фанерозойской биот.

Несмотря на длительную историю изучения, мнения о природе эдиакарской «фауны» далеки от единодушия: одни и те же формы рассматривают и среди настоящих многоклеточных животных (напр., Sprigg, 1947, 1949; Glaessner, 1962; 1984; Termier and Termier, 1966; Соколов, 1972; Федонкин, 1981; Jenkins, 1984; Gehling, 1991; Narbonne, 2005; Fedonkin et al., 2007), и среди растений (Ford, 1958; Выкова, 2011), полурастений-полуживотных (Pflug, 1974), «мета-целлюлярных» организмов (McMenamin, 1998), лишайников (Retallack, 1994), морских грибов (Peterson et al., 2003), простейших (Zhuravlev, 1993; Seilacher et al., 2003), микробных колоний (Steiner, Reitner, 2001; Grazhdankin, Gerdes, 2007) и т. д. Неоднозначность систематического положения организмов порождает и разногласия в определении их места в эволюции. Несмотря на разные, подчас антагонистические реконструкции, по-прежнему сильна традиция относить некоторые эдиакарские таксоны к базальным группам Metazoa (Glaessner, 1984; Федонкин, 1985; Seilacher et al., 2003; Fedonkin et al., 2007; Xiao, Laflamme, 2008 и др.). Эти взгляды не противоречат новейшим сводным данным палеонтологии и молекулярной генетики, в соответствии с которыми обособление большинства фанерозойских типов животных произошло в позднем докембрии (хотя свидетельств этому в ископаемой летописи сохранилось немного); считается, что в кембрии животные стали более многочисленными, а многие представители билатерий приобрели скелет (Erwin et al., 2011).

В конце XX – начале XXI в. накопились данные по морфологии, тафономии и экологии докембрийских ископаемых, которые поставили под сомнение представления об их «мягкотелости» (Pflug, 1974; Seilacher, 1989; Retallack, 1994; Fedonkin, Waggoner, 1997; Dzik, 1999; Ivantsov, Fedonkin, 2002; Fedonkin, 2003; Clapham et al., 2004; Иванцов и др., 2004; Serezhnikova, Ivantsov, 2007; Droser, Gehling, 2008; Clites et al., 2012; Ivantsov, 2012; Warren et al., 2012 и др.). Хотя эдиакарская «фауна» традиционно описывалась как бесскелетная, Б.С. Соколов и М.А. Федонкин (1988) отмечали проявление биохимических механизмов склеротизации тканей у некоторых форм; по мнению Lowenstam, Margulis, 1980; Marin et al., 1996; Knoll, 2003; Герман, Подковыров, 2014 и др. образованию скелетов в кембрии должна была предшествовать длительная история совершенствования внутренней способности организмов к минерализации. Более того, Г. Пфлюг писал о вероятности вторичной редукции скелетов у вендских Metazoa (“The soft-bodied condition of certain Vendian Metazoa, such as Pteridium is more likely the result of a secondary skeletal reduction”, Pflug, 1974, с. 371).

В нижеприведенном обзоре обобщены данные о скелетогенезе у некоторых докембрийских макроорганизмов, вероятных низших Metazoa – по материалам изучения оригинальных коллекций из венда Юго-Востоchnого Беломорья и последним сведениям по другим регионам мира. Следует оговориться, что систематическое положение рассмотренных ископаемых нельзя назвать общепризнанным.

## СКЕЛЕТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ВЕНДСКОГО СЕДЕНТАРНОГО БЕНТОСА

**Уровень организации Parazoa (?)** (предполагается, что вендские формы, достигшие этого уровня организации – морские прикрепленные многоклеточные животные, возможно, с фильтрационным питанием; симметрия отсутствует или развита неотчетливая радиальная; обладают минеральным или органическим скелетом; ограничения для отнесения докембрийских форм к типу Porifera – скудость данных о развитии у них фильтрационного аппарата, трехлучевая симметрия некоторых форм).

**Жесткий монолитный скелет в форме кубка** был развит, по-видимому, у *Thectardis avalonensis* Clapham et al., 2004: авалонская биота (Mistaken Point); эдиакарий Северной Америки (о-в Ньюфаундленд); Conception Group: абс. возраст 575 млн. лет (Bowring et al., 2003) – 565±3 млн. лет (Benus, 1988).

*Thectardis* – прикрепленные бентосные организмы в форме кубков, до 9 см в длину и 3 см в диаметре; по-видимому, обладали наиболее простой морфологией среди представителей эдиакарской «фауны». Организмы сохраняются на кровлях тонких терригенных пород в виде слегка выпуклых отпечатков треугольной формы, с выступающими внешними границами и почти бесструктурной центральной частью. На большинстве отпечатков не видно следов пластических деформаций, за исключением «вершин» треугольников (на единичных образцах), мест предполагаемого прикрепления организмов к субстрату. На прижизненное вертикальное положение указывает посмертная ориентация фоссилий в направлении палеотечения.

Судя по характеру посмертных деформаций, у *Thectardis* был развит относительно жесткий каркас неясного генезиса, по-видимому, минерализованный *in vivo* (на Авалонском п-ове, как и в большинстве эдиакарских местонахождений, макроорганизмы сохраняются в виде «теней», без фоссилизованных тканей или клеток).

**Обсуждение.** При первоописании Clapham et al., 2004 затруднились с определением систематического положения *Thectardis*, но впоследствии эти ископаемые были реконструированы как губки – на основании сравнения общего плана строения и анализа гидродинамических характеристик (Sperling et al., 2011). В пользу новой реконструкции были приведены данные об обитании ниже фотической зоны (вмещающие отложения описаны как глубоководные), отсутствии гастральной полости, следов пере-

движения и признаков фрактальности. По мнению авторов процитированной работы, отсутствие следов перфорации на отпечатках не может быть контраргументом, поскольку известны современные формы с отверстиями микроскопических размеров (ок. 5–50 мкм). E. Sperling et al., 2011 провели аналогию между Thectardis и бокаловидными губками *Callyspongia* (минеральный скелет отсутствует или представлен редкими кремневыми спикулами и агглютинированными частицами), класс *Demospongia*; возможно, общий план строения *Thectardis* ближе к археоциатам, несмотря на отсутствие макроскопической перфорации и относительно крупные размеры.

***Упругий скелет с агглютинированными частицами (?)*** (органоминеральный) можно реконструировать у *Vaveliksia vana* Serezhnikova, 2004 (Иванцов и др., 2004): беломорская биота; эдиакарий (венд) севера Русской платформы (Зимний берег Белого моря); мезенская свита, ергинские слои: абс. возраст  $\sim 550.2 \pm 4.6$  млн. лет (Popov et al., 2005, разрез на р. Золотица). Род *Vaveliksia* впервые описан из могилевской свиты Подолии (Fedonkin, 1983): абс. возраст  $> 553$  млн. лет (Гражданкин и др., 2011); известен из кварцитов Rawnsley Южной Австралии (Gehling et al., 2005): абс. возраст  $< 556 \pm 24$  млн. лет (Preiss, 2000).

*Vaveliksia vana* – бентосные организмы, до 10 см в длину и 2 см в ширину; состоят из двух неравных частей: выпуклого массивного прикрепительного диска и непрочно соединенного с ним капсуловидного тела; сохраняются как односторонние позитивные отпечатки на подошвах слоев, на поверхности отпечатков развиты тонкие продольные и концентрические бороздки, редкие звездчатые структуры (рис. 1). На основании анализа представительных выборок *Vaveliksia* реконструированы как губкоподобные формы с дисковидными каблучками прирастания (Иванцов и др., 2004). Стенки организма были относительно упругими, деформируемыми, возможно, перфорированными (изредка на отпечатках видны звездчатые и округлые структуры); по-видимому, состояли из органического матрикса, и, возможно, волокон (продольные и концентрические линии на отпечатках); в матрикс могли быть включены частицы осадка. На прижизненную агглютинацию песчинками указывают следующие наблюдения: (1) фоссилии представляют собой уплощенные песчаные тела, которые могут быть отделены от вмещающей породы (т. е. организмы могли содержать песок); (2) отпечатки имеют выдержанный рельеф (при случайном, посмертном заполнении должны были бы наблюдаться незакономерные перепады высот); (3) на поверхности отпечатков развиты складки (т. е. на поверхности организма не было жесткого каркаса); (4) образцы с грубыми складками деформации имеют гораздо более высокий рельеф (т.е. агглютинированные песчинки могли уплотняться при захоронении).

***Обсуждение.*** Возможно, сходной с *Vaveliksia* морфологией могли обладать проблематичные формы из неопротерозоя Большого Каньона США

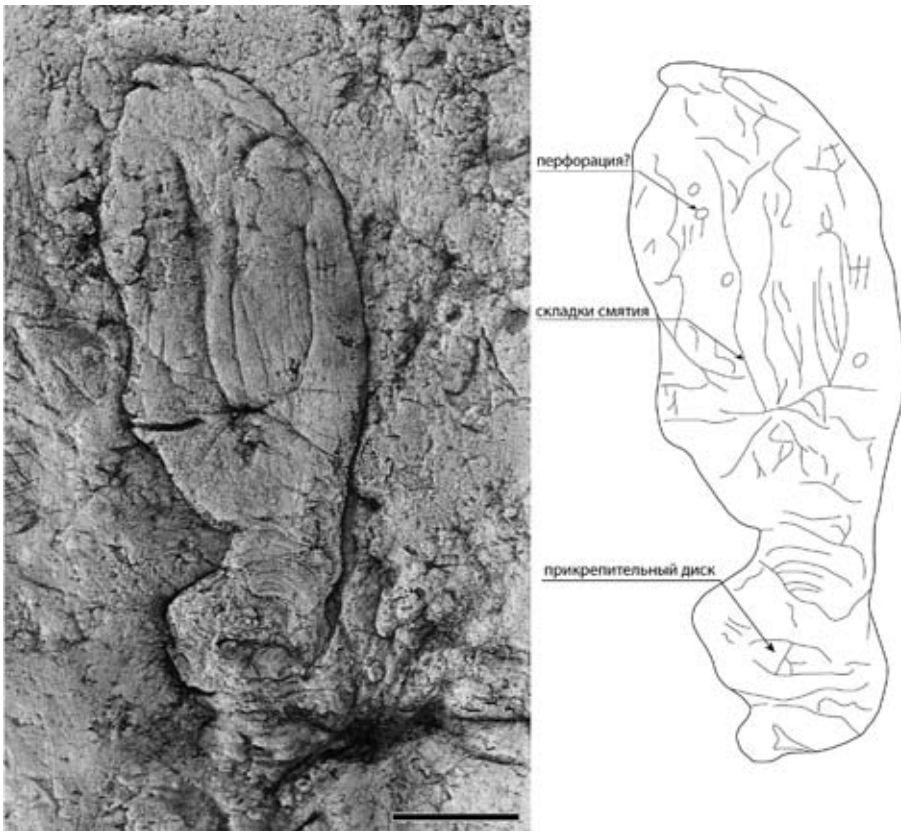


Рис. 1. *Vaveliksia vana* Serezhnikova, 2004, высокорельефный отпечаток на подошве слоя: экз. ПИН, № 3993/5222; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря, р-н Зимнегорского маяка; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ёргинских слоев. Масштабный отрезок 1 см.

(Nankowear Group, >770–742 млн. л., абс. возраст по Dehler et al., 2012), *Brooksella canyonensis* Bassler, 1941, которые были интерпретированы, в т. ч. и как ископаемые медузы (Bassler, 1941), неорганические структуры (Cloud, 1960) и т. д., но материал скуден и дискусионен.

Морфологически сходна с *Vaveliksia* китайская форма *Cucullus fraudulentus* Steiner, 1994 из верхней части формации Доушаньто (Doushantuo Formation), пачка Миаохе (Miaohе Member,  $551.1 \pm 0.7$ , согласно Condon et al., 2005); эта форма интерпретировалась при первоописании как губка (Steiner, 1994), не исключается подобная интерпретация и для *Sinospongia* (Xiao et al., 2002). Известны также реконструкции этих форм как микробных колоний (Steiner, Reitner, 2001) и трубчатых организмов из группы Protoarenicolidae, возможно, близких к сифоновым дазикладовым водорослям (Xiao, Dong, 2006). Следует отметить, что фоссилии биоты Миаохе представлены углефицированными отпечатками в черных сланцах,

т. е. имеют иную форму сохранности, чем большинство организмов эдиакарского типа. Кроме того, ориктоценоз Миаохе представлен, в основном, палеоальгологическими остатками, которые в эдиакарских местонахождениях редко встречаются на плоскостях с отпечатками фауны: по данным М.Б. Бурзина (1993), эдиакарские животные и бентосные водоросли входили в состав разных экосистем. Т. о. интерпретация *Cucullus* и *Sinospongia* как губок и сравнения их с *Vaveliksia* маловероятны.

Сходный с *Vaveliksia* уровень организации можно было бы предположить для *Lomosoavis malus Fedonkin, 1983*, относительно крупных древовидных колониальных организмов с прикрепительными дисками и довольно мягкими «отростками» и «стволом», реконструированных, весьма приблизительно, как губки или кишечнополостные (см. Федонкин, 1985). Однако эти формы описаны по единичным фрагментарным фоссилиям, которые могут быть интерпретированы как смятые микробные пленки, например (pers. com. А.Ю. Иванцова). Уровень организации губок и развитие органического скелета, агглютинированного песчаным материалом, предполагалось для *Nemiana simplex (Palij, 1976) (Reitner, Worheide, 2002; Leonov, 2007)*, хотя более широко известны интерпретации этих ископаемых как примитивных кишечнополостных (Палий, 1976; Федонкин, 1985), в т. ч. и псаммокораллов (Seilacher, 1992), а также колониальных бактерий (Steiner, Reitner, 2001; Ivantsov et al., in press). Несмотря на то, что Ivantsov et al. (in press) уловили тафономические вариации среди *Beltanelliformis brunsaе – Nemiana simplex – Medusinites palijj*, очень вероятно, что это группа разнородных организмов, трудно различимых по отпечаткам; сходная ситуация наблюдается среди “Cyclozoa”.

Установлено, что межклеточный транспорт и агглютинация терригенного материала – уникальное, присущее губкам явление (Teragawa, 1986, в работе детально описан этот процесс). Большинство современных агглютинирующих Porifera относят к сборной группе “*Psammascidae*” класса *Demospongia*; у представителей отрядов *Dictyoceratida* и *Verongida* спикулы не развиты (Hooper, Van Soest, 2002); песчаный материал может составлять более 50 % объема организма. Известны ископаемые формы (напр., Герасимов, 1960; Cunningham, Rigby, 2007). В классической зоологии роговые и бесскелетные формы считаются вторичными (Догель, 1975), у некоторых представителей *Naplosclerida* реконструирована вторичная замена спикул на агглютинированные частицы (Desqueyroux-Faúndez, Valentine, 2002), получены молекулярные данные о более позднем происхождении этих форм (Sperling et al., 2010). Т. о., данные об агглютинирующих формах в венде могут подтвердить гипотезу о докембрийской диверсификации *Parazoa*.

**Скелет из спикулоподобных элементов** (слабоминерализованных или органических, гибких) можно реконструировать у *Fedomia mikhaili Serezhnikova et Ivantsov, 2007*: беломорская биота, эдиакарий (венд) се-

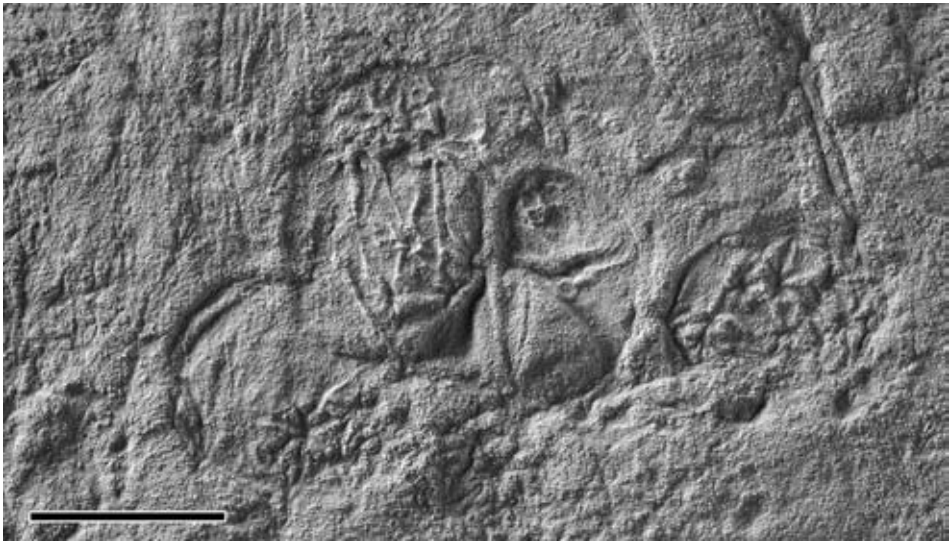


Рис. 2. *Fedomia* mikhaili Serezhnikova et Ivantsov, 2007, низкорельефный отпечаток с выпуклыми спикулоподобными элементами, подошва слоя: экз. ПИН, № 4853/478; Архангельская обл., Онежский п-ов, р. Солза, верхний венд, усть-пинезжская свита, верховские слои. Масштабный отрезок 1 см.

вера Русской платформы (Онежский п-ов, р. Солза); усть-пинезжская свита: абс. возраст  $558 \pm 1$  млн. лет, (Grazhdankin, 2004) –  $555.3 \pm 0.3$  млн. лет (Martin et al., 2004).

*Fedomia* – некрупные бентосные мешковидные организмы яйцевидной, сферической или пальцеобразной формы, длиной до 6 см и шириной до 1.5 см; скелет состоит из простых 6–8 лучевых спикулоподобных элементов одного размерного порядка, образующих нерегулярную решетку, лучи изогнутые, неветвящиеся; скелет окружен плотной оболочкой; возможно, была развита перфорация. Остатки *Fedomia* сохраняются на подошвах слоев в виде негативных отпечатков овальных тел, складчатых в той или иной степени, с характерными звездчатыми структурами (рис. 2); наблюдается значительная тафономическая изменчивость. Наличие стенок, их грубая складчатость отличают *Fedomia* от остатков внешне похожих звездчатых отпечатков в породах группы Itajaí (неопротерозой Бразилии), которые были определены как *Chancelloria* (Paim et al., 1997), а позже – как микробные текстуры (Zucatti da Rosa, 2006).

Скелетные элементы *Fedomia* довольно массивные, об их внутреннем строении и составе судить сложно (первоначальное вещество не сохранилось), но, поскольку в рельефе этих структур наблюдается инверсия, можно думать о возможном растворении и замещении осадком в процессе фоссилизации, т. е. скелетные элементы *Fedomia* могли изначально содержать минеральные компоненты.

*Обсуждение.* Fedomia – редкие эдиакарские макроорганизмы, внешне похожие на фанерозойских животных. При описании проведено сравнение с кембрийскими губками Eiffelia globosa Walcott, 1920 (кл. Calcarea, отр. Heteractinida), но у Eiffelia были развиты настоящие твердые спикулы, причем двух порядков (Botting, Butterfield, 2005). Скелетные элементы Fedomia внешне напоминают склериты кембрийских Chancelloriida Walcott, 1920, элементы интегумента проблематичных организмов из группы Coeloscleritophora Bengtson et Missarzhevsky, 1981 – возможно, губок или асцидий (Bengtson, Hou, 2001). Но склериты находятся на поверхности отпечатков, они массивнее, полые внутри, с закономерными лучами.

Наиболее близкий к Fedomia план строения, возможно, у представителей кембрийских радиоциатид, скелет которых состоит из карбоната и представляет решетку из звездчатых образований (незастеров) невыдержанного размера, с разным количеством лучей, изогнутых в той или иной степени. Систематическое положение этой группы неопределенно, их относят к археоциатам (s. str.), губкам (s. l.), рецептакулитам, причем последние сближают с растениями (см. обзор Журавлева, Мягкова, 1987; Rowland, 2001).

Ограничением при сравнении Fedomia с кембрийскими губками могут быть следующие наблюдения: спикулоподобные структуры Fedomia не выдержаны по размеру, плавно изогнуты, непостоянна длина их лучей, углов между лучами; скелетные элементы не встречаются отдельно от отпечатков тел. Тем не менее, внешняя морфология и наличие скелетной решетки не противоречат трактовке Fedomia как животных уровня организации Porifera (s. l.) с органическим или органо-минеральным скелетом.

**Скелет в виде диктиональной решетки** (слабоминерализованной или органической, гибкой) описан у Palaeophragmodictya reticulata Gehling et Rigby, 1996: эдиакарская биота, эдиакарий Южной Австралии (хр. Флиндерс), кварциты Rawnsley: абс. возраст  $<556 \pm 24$  млн. л. (Preiss, 2000).

Palaeophragmodictya reticulata – некрупные, 1.5–10 см в диаметре дисковидные и полусферические формы с ретикулярной скелетной решеткой (Gehling, Rigby, 1996). Сохраняются в виде округлых негативных отпечатков на подошвах слоев, ретикулярная структура описана у единственного экземпляра коллекции. При первоописании реконструированы как губки полусферической формы с эксцентрично расположенным (из-за помертвых деформаций) оскулюмом и мягким скелетом; проведено сравнение с базальными дисками каменноугольных губок рода Phragmodictya Hall, 1898. Несмотря на отсутствие на отпечатках каких-либо минерализованных остатков, высказано предположение, что скелетная решетка Palaeophragmodictya, по аналогии с кембрийскими ставрактинами, могла состоять из кремнезема, который растворялся при раннем диагенезе (Gehling, Rigby, 1996 со ссылкой на процесс, описанный Steiner et al., 1993).



*Обсуждение.* Согласно наблюдениям D. Mehl (1998) решетка Palaeophragmodictya, скорее, могла состоять из коллагеноподобных волокон, а не из спикул, что позволило рассматривать эту форму среди гипотетических примитивных губок без спикул (Reitner, Mehl, 1996). Не исключено, что Palaeophragmodictya reticulata – базальные диски проблематичных организмов (многие эдиакарские ископаемые, имеющие сходную форму сохранности и первоначально описанные как целые организмы, реконструированы аналогичным образом (напр., Gehling et al., 2000)); реконструкция Palaeophragmodictya как базальных дисков сняло бы противоречие о маловероятной для губок гидродинамике (будь это целый организм, по реконструкции Gehling, Rigby, 1996), что было отмечено А.Ю. Журавлевым (pers. com). Кроме того, недавно в кембрии Китая были открыты похожие формы, Phragmodictya jinshaensis, но их отличают микроскопические размеры (Yang et al., 2014); авторы приводят реконструкцию как у Gehling, Rigby, 1996, но без оскулюма и указывают что Дж. Боттинг (J. Botting) «перевернул» ее на 180° – и в этом случае организм стал выглядеть правдоподобнее с точки зрения гидродинамики.

***Твердый скелет из минерализованных спикул*** описан по макрофоссилиям у Coronacollina acula Clites, Droser et Gehling, 2012: эдиакарская биота, эдиакарий Южной Австралии (хр. Флиндерс), кварциты Rawnsley (данные об абс. возрасте приведены выше).

Coronacollina – макроскопические организмы с центральной частью в виде усеченного конуса, от которого радиально, в разные стороны отходят длинные тонкие жесткие лучи. Сохраняются на подошвах слоев в виде негативных отпечатков глубокой округлой депрессии с трехлучевой каймой и нескольких прямых радиальных бороздок от 2–3 до 37 см длиной; бороздки могут сохраняться отдельно, на них часто наблюдаются следы «переломов», нет признаков упругих деформаций. Coronacollina реконструированы как животные уровня организации губок, с центральной частью в форме усеченного конуса с трехлучевой симметрией и 4 отходящими от нее спикулами (Clites et al., 2012).

*Обсуждение.* Лучи Coronacollina часто залегают отдельно, многие из них фрагментарны, с изломами, что предполагает развитие у организма жесткого скелета, карбонатного или кремневого (Clites et al., 2012). Минеральное вещество не сохранилось, что может быть объяснено, например, быстрым растворением биогенного кремнезема при захоронении организмов (Rützler, Macintyre, 1978). Coronacollina сравнивают с кембрийскими губками Choia Walcott, 1920, описанными из сланцев Беджесс Канады (известны также из кембрия США, Китая и Сибири, ордовика Марокко, см. обзор Botting et al., 2013). Choia относят к монаксонидам (протомонаксонидам), сборной группе ранних представителей Demospongia с кремневым скелетом (Rigby, 1986). Находки Coronacollina подтвердили докембрийское происхождение губок и их способность к биоминерализации в позднем протерозое.

Скелетные остатки, которые с той или иной степенью достоверности относят к губкам, описаны из докембрия разных регионов мира (см. обзор Kouchinsky et al., 2012). Предполагается, что самые древние находки спикул *Demospongiae* известны из неопротерозоя Невады (абс. возраст 750 млн. л., Reitner, Wörheide, 2002); как губки, возможно, близкие к *Hexactinellida*, с редкими проблематичными спикулоподобными остатками, реконструированы формы из неопротерозоя Австралии, абс. возраст  $659.7 \pm 5.3$  млн. л. (Malooof et al., 2010); как спикулы описаны многочисленные проблематичные микрофоссилии из верхнепротерозойских отложений Китая, формации Doushantuo и Dengying (Tang et al., 1978; Ding et al., 1988; Steiner et al., 1993; Li et al., 1998); макс. абс. возраст 580 млн. л. (Condon et al., 2005). Одно- и многоосные спикулы *Hexactinellida* известны из фосфоритов верхней части цаганоломской свиты пограничных вендо-кембрийских отложений Монголии (Brasier et al., 1997); карбонаты нижней части свиты датированы  $632 \pm 14$  млн. лет (Овчинникова и др., 2012). В верхах разреза цаганоломской свиты, несколько выше кремнисто-фосфоритовых прослоев, определены остатки SSF зоны *Anabarites trisulcatus* немакит-далдынского горизонта (Ёндонжамц, Лхасурен, 1988; Khomentovsky, Gibsher, 1996); коррелируемые отложения Северо-Востока Сибирской платформы имеют возраст древнее  $543 \pm 1$  млн. лет (Bowring et al., 1993)). Находки представляют собой тонкие остроконечные микроостатки, соединенные в 4-5-6-многоосные агрегаты, реконструированы как связанные пучки спикул кремневого состава. Позже Дж. Антклиф, Р. Каллоу и М. Бразье (Antcliffe et al., 2011) провели ревизию докембрийских спикул и пришли к выводу об их недостоверности: так, формы из Монголии были реинтерпретированы как абиогенные структуры, кристаллы арсенопирита. Согласно Antcliffe et al., 2011, губки с минеральным скелетом появились лишь в начале кембрия, но это не подтверждается новыми данными палеонтологической летописи и молекулярной генетики.

**Скелет в виде трубок с членистым строением** (упругих и плотных) был развит у *Funisia dorothea* Droser, Gehling, 2008: эдиакарская биота, эдиакарий Южной Австралии (Юж. Эдиакара), кварциты Rawnsley (абс. возраст см. выше).

*Funisia* – крупные бентосные модульные организмы; их остатки представляют собой прямые или изогнутые округлые трубки, длиной до 30 и шириной до 1.2 см; трубки могут дихотомически ветвиться; состоят из серий вертикальных элементов, субпрямоугольных в плане; их размеры уменьшаются по направлению к вершинам; в основании располагаются кольцевые структуры (места прикрепления к грунту). *Funisia* образовывали крупные моновидовые поселения на песчаном грунте; их характерная особенность – членистое строение, и, соответственно, эпизодический рост. Droser, Gehling, 2008 исключили принадлежность этих форм к водорослям – из-за очень высокой плотности поселений, не благоприятной для фо-

тосинтеза, и предложили относить *Funisia* к базальным группам губок или кишечнополостных. Отсутствие на ископаемых признаков минерализации, их упругие деформации предполагают развитие органического скелета.

**Уровень организации *Coelenterata*(?)** (вендские формы, вероятно, достигшие этого уровня организации – морские организмы, характеризуются радиальной симметрией, в теле различается главная продольная ось и несколько плоскостей; известны унитарные и модулярные (возможно, колониальные формы); ограничения для отнесения докембрийских форм к типу *Coelenterata* – скудость данных о развитии кишечных полостей, септальных образований, ротовых отверстий и способах питания, трехлучевая симметрия некоторых форм).

***Упругий плотный скелет, тека* (?)**, *тонкостенный конус с грубыми поперечными утолщениями*, был развит у *Vendoconularia triradiata* Ivantsov et Fedonkin, 2002: беломорская биота; эдиакарий (венд) севера Русской платформы (Онежский п-ов, ср. течение р. Онеги); нижняя часть усть-пинежской свиты (схема А.Ф. Станковского и др., 1981) ( $550.2 \pm 4.6$  млн. лет, по данным Popov et al., 2005 для сопоставимых отложений разреза на р. Золотица)).

*Vendoconularia* – прикрепленные бентосные организмы; остатки их экзоскелета имеют форму конического шестигранника с закругленным нижним концом; на внешней поверхности развиты 6 пар рядов поперечных зазубренных гребней; соседние гребни расположены симметрично вдоль граней, со сдвигом в плоскости скользящего отражения (Ivantsov, Fedonkin, 2002).

*Обсуждение.* Несмотря на внешнее сходство с вендскими формами, следует заметить, что трехлучевая симметрия и симметрия скользящего отражения в расположении поперечных элементов скелета, в целом, не очень характерны для фанерозойских конулярий. Как известно, трехлучевая симметрия развита у многих вендских организмов, в частности у представителей класса *Trilobozoa*, возможно, достигших уровня организации кишечнополостных (напр., Федонкин, 1981), а симметрия скользящего отражения присуща, например, вендским *Proarticulata* и *Petalonamae* (Федонкин, 1985). Принимая во внимание особенности тафономии остатков (хотя первоначальное вещество на образце не сохранилось) Ivantsov, Fedonkin, 2002 реконструировали у вендоконулярий плотный внешний органический покров и сравнили его с экзоскелетом конулярий – многослойным пластичным интегументом фосфатного состава (Van Iten, 1991).

Известны позднедокембрийские конулярииды *Paraconularia* sp. (Бразилия, формация Tamengo), а также более ранние проблематичные формы из Южного Китая, биоты Ланьтань (см. обзор Van Iten et al., 2014). Скелет из апатита описан у протоконуляриид зоны *Anabarites trisulcatus*–*Protohertzina anabarica* Китая и др. местонахождений (см. обзор Kouchinsky et al., 2011). Примечательно, что, на сегодняшний день, именно образование фосфата кальция считается первым примером биологически контро-

лируемой минерализации у эукариот (717–812 млн. л, криогений Канады, Cohen et al., 2011).

**Упругий плотный скелет в виде трубок с кольчатыми утолщениями** был развит у *Corumbella weneri* Hahn G., Hahn R., Leonardos, Pflug, Walde, 1982: эдиакарий Юго-Западной Бразилии (шт. Мату-Гросу, Корумба); группа *Corumbá*, формация Tamengo; абс. возраст базальной части формации Tamengo  $543 \pm 3$  млн. лет (Babinski et al., 2008); обильный материал из этих отложений изучен Babcock et al., 2005. Впоследствии остатки *Corumbella* обнаружены в неопротерозое США, Калифорния – терригенных породах формации Wood Canyon (Hagadorn, Wagoner, 2000) и Парагвая – тромболитах группы Itarucumi (Warren et al., 2012); тромболитовые фации с *Corumbella* и *Cloudina* в Парагвае сопоставляют с позднепротерозойскими отложениями Намибии (моложе  $548.8 \pm 1$ , но древнее  $543.3 \pm 1$ , Grotzinger et al., 1995) и Омана ( $>542.0 \pm 0.3$ , Amthor et al., 2003).

*Corumbella*, согласно оригинальному описанию, напоминали перовидные организмы, с длинным полым стеблем, разделенным внутри 4-мя склеросептами, и верхней частью из бисериально расположенных вторичных полипов; предполагалось, что перидермальные трубки состояли из хитина; на основании этих признаков организмы были отнесены к кишечнополостным (класс Scyphozoa). После дополнительных сборов ископаемых и доизучения оригинального материала установлено, что *Corumbella* секретировали узкие продолговатые трубки с 4-хлучевой симметрией и размножались почкованием, что подтвердило возможность отнесения их к кишечнополостным (сцифозой, возможно, конуляриид) (Babcock et al., 2005). В результате недавних микроструктурных и геохимических исследований материала из Парагвая выяснилось, что покровы *Corumbella* состояли из полигональных органических пластинок с порами и папиллами, похожими на аналогичные структуры у конуляриид; точный состав скелета установить не удалось, и авторы сделали вывод об органическом происхождении покровов; среди превалирующих элементов были определены углерод, кальций, кремний, алюминий и кислород (Warren et al., 2012).

**Твердый минерализованный скелет, состоявший из серий воронок** известен у проблематичных организмов *Cloudina* Germs, 1972: намская биота, эдиакарий Намибии; рифовые фации формации Kuibis (подгруппа Schwarzrand); абс. возраст моложе  $548.8 \pm 1$ , но древнее  $543.3 \pm 1$  (Grotzinger et al., 1995). К настоящему времени география находок *Cloudina* значительно расширилась: описаны формы из верхнепротерозойских отложений США и Канады (Калифорния, Невада, Британская Колумбия), Мексики, России (Северо-Восток Сибирской платформы, Западный Саян, Горная Шория, Кузнецкий Алатау и др.), Испании, Омана, Китая, Бразилии, Уругвая и, предположительно, Антарктиды (см. обзор Grant, 1990; Zhuravlev et al., 2012).

Cloudina сохраняются в виде некрупных плавно изогнутых трубочек от долей до нескольких мм в диаметре, состоящих из последовательно, но незакономерно вставленных друг в друга тонкостенных усеченных воронок; воронки расположены эксцентрично; стенки воронок плотно соприкасаются друг с другом по бокам в дистальных частях и расходятся в стороны – в проксимальных; днища воронок не соприкасаются; толщина стенок колеблется от 8 до 50 мкм (Grant, 1990). Это одна из немногих докембрийских форм с минерализованным скелетом, систематическое положение неоднозначно (Cribricyathea, аннелиды, кишечнополостные и т. д.). Морфология трубок Cloudina, периодический рост, внутренняя аккреция скелета, седентарный образ жизни, предполагаемые питание посредством фильтрации и наличие мускулатуры, способность к образованию биогермов – все это свидетельствует об уровне организации не ниже кишечнополостных (Grant, 1990). Сходство с кембрийскими крибрициатами, с которыми сравнил клаудин Г. Гермс (Germs, 1972), кажется не столь очевидным, что было отмечено ранее (Hahn et al., 1982): представители Cribricyathea Vologdin, 1956 гораздо мельче, имеют поперечно-ленточные (одиночные или двойные) стенки, причем внутренние стенки бывают пористыми; при этом периптераты (поперечные выросты) на внешней стенке крибрициат отчасти напоминают внешние края воронок у клаудин (морфология крибрициат приведена по данным А.Г. Вологодина, 1966). Несколько находок трубок со следами простого продольного деления (Germs, 1972; Hua et al., 2005), вероятно, подтверждают родство клаудин с кишечнополостными, хотя Hua et al., 2005 скорее склоняются к мнению M. Glaessner (1976) о сходстве Cloudina с аннелидами; возможное родство с серпулидами обсуждается и по результатам исследования палеоэкологии и роста Cloudina (Cai et al., 2014). С другой стороны, сравнительные исследования морфологии, роста скелетных элементов и микроструктуры клаудин и некоторых аннелид не выявили гомологий у этих организмов, а, напротив, подтвердили близость Cloudina к кишечнополостным (Vinn, Zaton, 2012).

Предполагается, что скелетная ткань клаудин была слабо минерализованной, чаще всего, довольно хрупкой, местами пластичной – на ископаемых остатках встречаются участки со смятыми стенками (Conway Morris et al., 1990); скелет был карбонатным, по-видимому, первоначально состоял из высокомагнезимального кальцита, включенного в органический матрикс (Grant, 1990); отмечено, что при этом цемент осадка имел арагонитовый состав, что подразумевает развитие физиологических процессов регуляции минерализации (Grotzinger et al., 2000).

**Твердый скелет в виде модулей из минерализованных трубочек** был развит у крупного инкрустирующего организма *Namapoikia rietoogensis* Wood, Grotzinger, Dickson, 2002: намская биота, эдиакарий Намибии; пачка

Омкык северной области развития группы Nama; абс. возраст  $548.8 \pm 1$  млн. лет (Grotzinger et al., 1995).

Namapoikia – крупные, до 1 м в длину, пластовые модульные организмы, обраставшие рифогенные образования; скелет состоял из многочисленных трубочек, образующих лабиринтоподобную или полигональную структуру; вероятно, соответствовали уровню организации губок (хететид) или простых колониальных кишечнополостных; Namapoikia сравнивают с нижнекембрийскими цериоидными формами Yaworigora, Labyrinthus и Rosellatana; по характеру перекристаллизации микроструктуры предполагается, что скелетные элементы Namapoikia первоначально состояли из арагонита, хотя материал полностью изменен до кальцита (Wood et al., 2002).

**Группа Petalonamae** (по мнению Pflug, 1974, эти организмы сочетают признаки растений и животных).

**Упругий гибкий скелет неясного генезиса**, состоявший из **волоконистых элементов** был развит у перовидных Petalonamae Pflug, 1972 неясного систематического положения. Это самые многочисленные представители ископаемых сообществ позднего докембрия; распространены в авалонской, беломорской (эдиакарской), намской биотах (данные об абс. возрасте отложений приведены выше). Планы строения Petalonamae трудно сопоставлять с фанерозойскими архетипами, но, если придерживаться взглядов о животной природе этих организмов, уровень их организации, по-видимому, был не выше, чем у кишечнополостных (Федонкин, 1985). Чаще всего сохраняются прикрепительные диски Petalonamae (Gehling et al., 2000); «перья» с дисками, встречаются не часто, во множестве известны

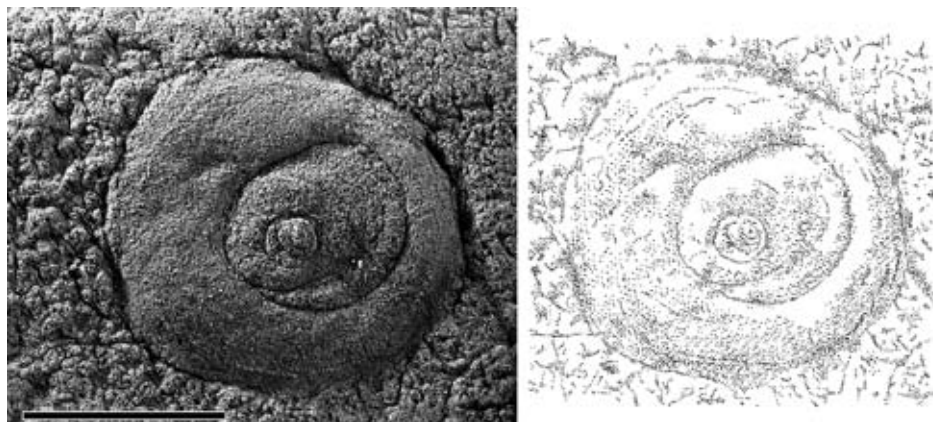


Рис. 3. Cyclomedusa sp., высокорельефный отпечаток прикрепительного диска перовидного организма с концентрическими мембрановидными структурами; подошва слоя: экз. ПИН, № 3993/6597: Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, усть-пинезская свита, зимнегорские слои. Масштабный отрезок 1 см.

лишь на острове Ньюфаундленд (напр., LaFlamme et al., 2004; Hofmann et al., 2008); подробно сохранившиеся отпечатки описаны также из эдиакария Великобритании, Чарнвуд (Ford, 1958; Wilby et al., 2011), Канады, территория Юкон, горы Вернеке (Narbonne, Hofmann, 1987) и Австралии, хр. Флиндерс (Glaessner, 1984; Jenkins, Gehling, 1978), венда России, Юго-Восточное Беломорье (Федонкин, 1985).

На остатках прикрепительных дисков сохраняются характерные концентрические и радиальные структуры, на которые Р. Спригг (Sprigg, 1947, 1949) обратил внимание еще при первоописании эдиакарских «медуз». Концентрические структуры – кольцевые мембраны, иногда зональные (рис. 3; табл. I, фиг. 5, 6), радиальные структуры – тонкие волокнистые тяжи в дисках, волокна проходят и сквозь стебли (рис. 4; табл. I, фиг. 3, 4). От положения структур и типа роста зависит форма прикрепительного органа: при развитии мембран образуется диск, а при разрастании радиальных элементов – система корневых выростов; морфотипы базальных дисков реконструированы на материале из венда Юго-Восточного Беломорья и Арктической Сибири (напр., Сережникова, 2013). У экземпляров уникальной сохранности из ергинских слоев мезенской свиты Зимнего берега Белого моря (находки А.Ю. Иванцова, ПИН РАН) можно наблюдать тонкое строение тяжей: они выглядят как многочисленные длинные ожелезненные волосовидные пучки, проходящие вдоль ископаемых (табл. I, фиг. 3–6). Судя по размерам дисков и сохранившихся фрагментов стеблей, длина волокон превышала 10 см. Микроструктура волокон представлена округлыми остатками микронной размерности, на отдельных участках развиты крупные, до 10 мкм, сфероидальные агрегаты (табл. I, фиг. 1, 2); в составе глобулей преобладают окислы железа (спектр 2), агрегаты (фрамбоиды) сложены пиритом (спектр 1) (табл. I).

Исследования проводились Л.В. Зайцевой, ПИН РАН на СЭМ Leiss EVO50 с микроанализатором Oxford INCA (Energy 350); для анализа был взят фрагмент стебля, отходящего от прикрепительного диска с корнеподобными выростами. По-видимому, на отпечатках могут сохраняться следы: (1) бактериальной деструкции исходного органического или органо-минерального вещества (первичное гетерогенное замещение фрамбоидальным пиритом ( $FeS_2$ ); фрамбоиды пирита часто приурочены к остаткам организмов; описаны, в частности, в микроструктуре органического вещества из слоев, содержащих вендские ископаемые (Dzik, 2003)); (2) вторич-

**Таблица 1.** Элементный состав фрагмента «стебля» *Niemalora* sp.

Спектр	В стат.	C	Mg	Al	Si	S	K	Ca	Fe	O	Итог
Спектр 1	Да	11.41	0.28	0.34	1.25	12.91		0.41	16.78	56.62	100.00
Спектр 2	Да	14.69	0.66	2.42	5.41		0.44	1.02	20.96	54.39	100.00

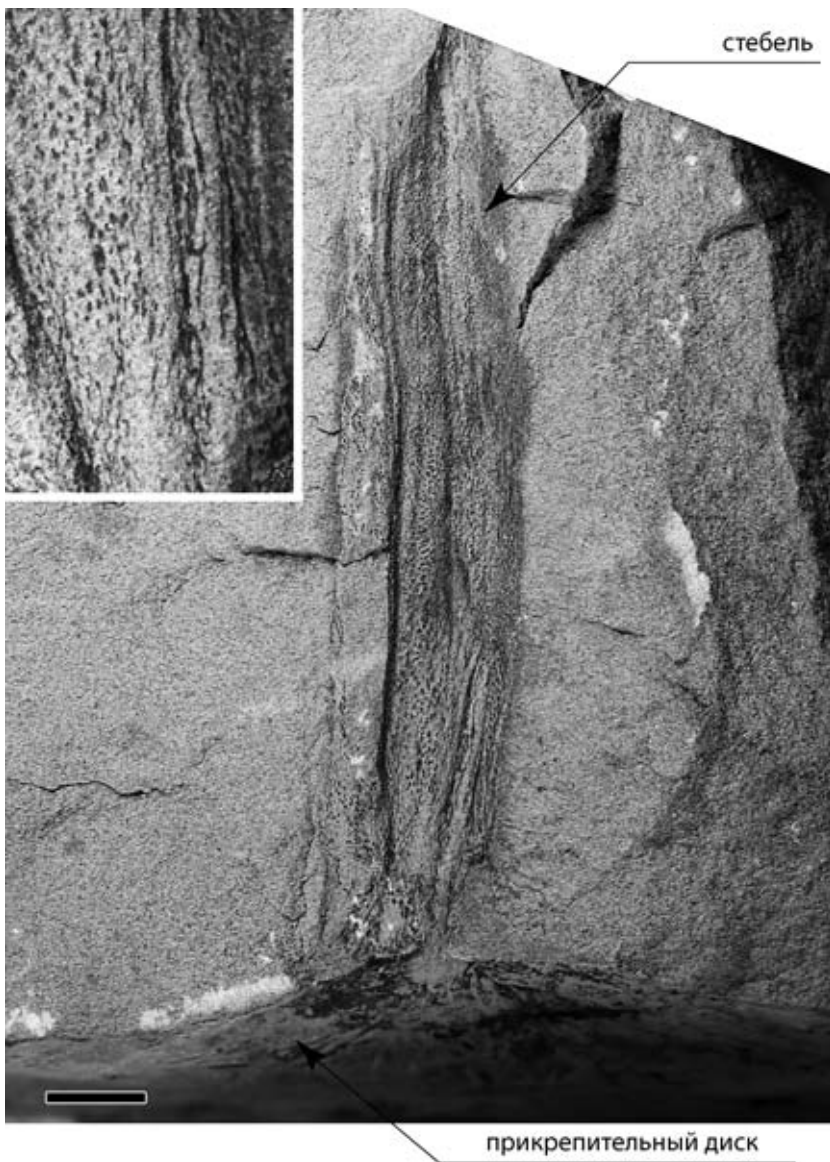


Рис. 4. *Niemaloga* sp., комплексный отпечаток прикрепительного диска со стеблем: экз. ПИН, № 3993/9627; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ёргинских слоев. Масштабный отрезок 1 см.

ных гипергенных изменений фоссилий (сходные агрегаты окислов железа обнаружены в микроструктуре спикул кембрийских губок из лагерштеттов Chengjiang, для которых реконструировано вторичное замещение кремнезема при позднем диагенезе скелетного вещества, устойчивого к разложению (Forchielli et al., 2012)). Т.о. можно предполагать, что волосовидные струк-



туры в прикрепительных дисках и стеблях перовидных Petalonamae могли быть довольно плотными, более устойчивыми к разложению, чем мягкие ткани, и, возможно, минерализованными *in vivo* (на прижизненную минерализацию могут указывать редкие находки корневых выростов *Niemalora* со следами «переломов», см. Сержникова, 2005). На основании наших данных пока трудно судить о природе волосовидных тяжей Petalonamae, это мог быть коллаген, спонгин, хитин и т. д. Следует учитывать, что в аноксичных условиях, которые реконструируются для обстановок позднего протерозоя (Walter et al., 2000; Schröder, Grotzinger, 2007), растворение минеральных компонентов происходит особенно быстро (Янин, 1983; ссылки в работе). У современных губок *Monorhaphis* встречаются очень длинные базальные спикулы, состоящие из силикатеина и кремнезема (Wang et al., 2007). Кроме того, недавно у пресноводных байкальских губок, в базальных дисках, был обнаружен хитин и установлено, что именно он способствует адгезии; хитин встречается и в филогенетически древних, и молодых группах, что предполагает его наличие и у предковых форм Metazoa (Ehrlich et al., 2013). Для реконструкции первоначального состава скелетных элементов перовидных Petalonamae потребуются дальнейшие исследования, но на основании предварительных данных можно говорить о развитии процессов склеротизации у этой доминирующей в позднем протерозое группы.

Кроме описанных опорных образований, для некоторых Petalonamae предполагается развитие **песчаных скелетов** и «якорей» (Seilacher, 1989; Vickers-Rich et al., 2013), а также плотных **органических оболочек** (Dzik, 1999 и др.).

Из-за неопределенности систематического положения или скудости данных, за рамками обсуждения остался целый ряд докембрийских проблематичных форм, которые в разное время относили к губкам или кишечнополостным: Trilobozoa, у которых А. Зейлахер с соавторами (Seilacher et al., 2003) реконструировали агглютинированный скелет, Ausiidae, скелетные формы – Namacalatus, тубулярные организмы, анабаритиды и др.; их изучение позволит уточнить особенности скелетогенеза в докембрии и пути развития низших Metazoa.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обзор палеонтологических данных показывает, что у проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия проходили процессы склеротизации, причем у ряда представителей эдиакарской «фауны» были развиты опорные образования, сходные со скелетами губок и кишечнополостных (рис. 5). Какие выводы могут следовать из представленных данных?

(1) Появляется возможность обсуждать планы строения и филогению проблематичных докембрийских организмов с несколько иных позиций: твердый скелет входит в архетип многих современных таксонов, а эдиакарская «фауна» чаще рассматривается как мягкотелая, что усложняет сопоставления.

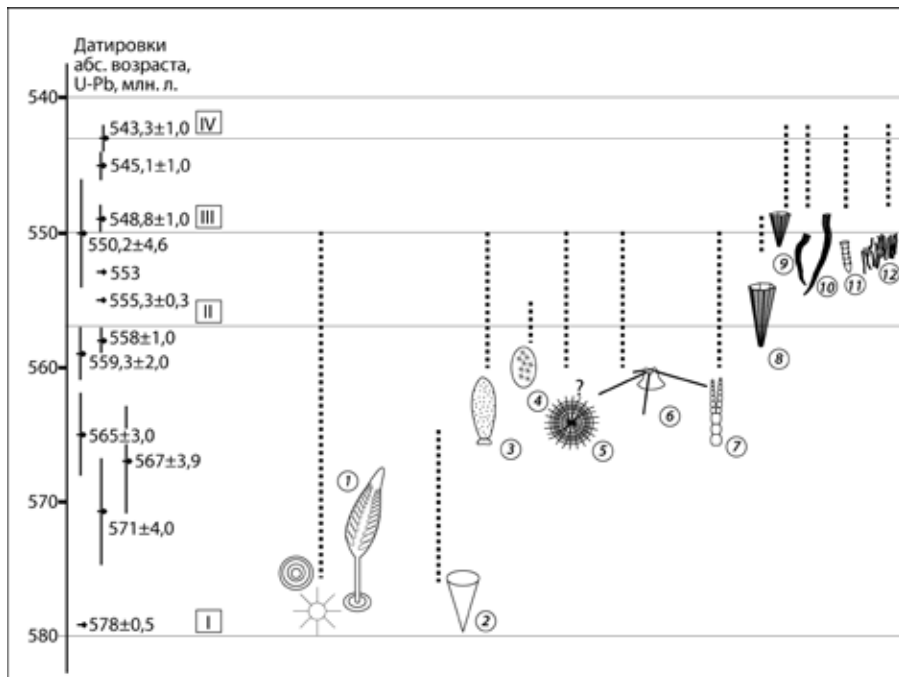


Рис. 5. Проблематичные низшие многоклеточные в последовательностях неопротерозоя (этапы и датировки абс. возраста по данным Д.В. Гражданкина, 2011: I – редкинский (580–557 млн. лет); II – беломорский (557–550 млн. лет); III – котлинский (550–543 млн. лет); IV – ровенский (543–540 млн. лет)). Цифры в кружках (в скобках приведены данные о скелетных элементах): 1 – перовидные *Petalonamae* (волоконистые тяжи); 2 – *Thectardis avalonensis* (жесткие монолитные кубки); 3 – *Vaveliksia vana* (агрегаты из агглютинированных минеральных частиц); 4 – *Fedomia mikhaili* (гибкие спикулоподобные 6–8-лучевые элементы); 5 – *Palaeophragmodictya reticulata* (гибкая диктиональная решетка); 6 – *Coronacollina acula* (длинные одноосные твердые спикулы); 7 – *Funisia dorothea* (серии плотных упругих трубок); 8 – *Vendocollaria triradiata*, 9 – *Paraconularia* sp., 10 – *Corumbella wernerii* (плотные оболочки, теки(?)); 11 – *Cloudina* (серии вертикальных минерализованных воронок); 12 – *Namapoikia rietoogensis* (модули из минерализованных трубочек).

(2) Целый ряд проблематичных макроорганизмов позднего докембрия можно относить к низшим многоклеточным (согласуется с выводами М. Глесснера (Glaessner, 1984), М.А. Федонкина (1985), Б.С. Соколова (1972, 2012) и др. и данными молекулярной генетики (напр., Erwin et al., 2011)).

(3) Диверсификацию проблематичных низших многоклеточных позднего докембрия можно сравнить с гораздо более масштабными кембрийскими событиями, когда наряду со стволовыми таксонами, существовали короткоживущие проблематичные группы (археоциаты, радиоциатиды, анабартиды и мн. др.), которые почти также трудно сравнивать с современными таксонами, как и эдиакарскую «фауну». Такой сценарий предполагается для периодов становления таксонов высокого ранга, когда план строения мог быть менее четким из-за проявления эффекта «архаического многообразия» (Мамкаев, 1968). Например, при обосновании *Archaeata* И.Т. Журав-

лева и Е.И. Мягкова отмечают, что этот ранг «резко отличается по своей характеристике от всех принятых в настоящее время царств органического мира» (Журавлева, Мягкова, 1981, с. 45). У многих представителей эдиакарской «фауны» также наблюдаются признаки надтипов, и даже надцарств: С.В. Рожнов (2010) обосновывает такую возможность, интерполируя на венд данные фанерозоя – об общей тенденции к уменьшению максимального ранга появляющихся таксонов с течением геологического времени. Следует отметить также, что своеобразии планов строения и образа жизни низших многоклеточных вендского периода могло быть связано с симбиотрофией: это положение подкрепляется результатами исследований современных организмов, живущих в симбиозе с хемотрофными бактериями (напр., Малахов, 1997), а также новыми свидетельствами развития аноксии в придонных слоях эдиакарских шельфов (Hall et al., 2013; Kaufman et al., 2013).

(4) Скелетогенез у низших многоклеточных происходил, по-видимому, не в ответ на изменение условий или проявление хищничества (согласуется с выводами Pflug, 1974; Knoll, 2003): по данным геномики и протеомики предполагаемые докембрийские предковые формы Metazoa уже должны были обладать соответствующим набором генов (Muller, 2007). Т. о., скелетогенез у вендских Metazoa, которых весьма условно относят к фанерозойским типам – это еще один из многих примеров параллелизмов и мозаичности в ископаемой летописи (см. Татаринов, 1972; Красилов, 1977; Пономаренко, 2004 и др.): в венде можно увидеть «предварение» (по Л.С. Бергу, 1922) последующей «истории становления скелетных фаун» (термин А.Ю. Розанова, 1996).

Искренняя признательность сотрудникам ПИН РАН акад. Б.С. Соколову, акад. М.А. Федонкину, А.Ю. Иванцову за предоставленный в распоряжение уникальный материал и консультации, А.Г. Пономаренко за обсуждение рукописи и полезные рекомендации, В.Н. Подковырову (ИГГД РАН) за комментарии по геохимическим анализам, А.В. Мазину, С.В. Багирову за фотосъемку образцов, Л.В. Зайцевой за проведение микроструктурных исследований на СЭМ Leiss EVO50 с микроанализатором Oxford INCA. Исследования проводятся при финансовой поддержке РФФИ, № 14-05-00870 и НШ-5512.2014.5.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Л.С.* 1977. Труды по теории эволюции, 1922–1930. Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей. Л.: Наука. 387 с.
- Бурзин М.Б.* 1966. Микробные бентосные сообщества позднего венда // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы / Ред. А.Ю. Розанов. М.: Наука, 1993. С. 282–293.
- Вологдин А.Г.* 1966. Крибрициаты кембрия СССР. М.: Наука. 62 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 109).

- Герасимов П.А.* 1960. Губки подмосковной юры и нижнего мела // Мат-лы по геологии и полезным ископаемым Центральных районов Европейской части СССР. Вып. 3. Палеонтология и региональная геология. М. С. 5–29.
- Герман Т.Н., Подковыров В.Н.* 2014. Образование необычной формы у рифейских *Eosolenides* // Палеонтол. журн. (в печати).
- Гражданкин Д.В.* 2003. Строение и условия осадконакопления вендского комплекса в Юго-восточном Беломорье // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 11. № 4. С. 3–23.
- Гражданкин Д.В.* 2011. Хроностратиграфия верхнего венда (на примере разрезов северо-восточной окраины Восточно-Европейской платформы и западного склона Среднего Урала). Дисс. на соиск. уч. ст. докт. геол.-мин. наук. Новосибирск. 362 с.
- Гражданкин Д.В., Марусин В.В., Меерт Дж.* и др. 2011. Котлинский горизонт на Южном Урале // Докл. АН. Т. 440. № 2. С. 201–206.
- Догель В.А.* 1975. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа. 560 с.
- Ересковский А.В.* 2005. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). СПб.: СПбГУ. 304 с.
- Ёндонжамц Ж., Лхасурен Б.* 1988. Стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия Дзабханской зоны // Поздний докембрий и ранний палеозой Сибири. Рифей и венд. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР. С. 150–162.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* 1981. Материалы к изучению Archaeata // Проблематики фанерозоя. М.: Наука. С. 41–74 (Тр. ИГиГ СО АН СССР СО АН СССР. Т. 481).
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* 1987. Низшие многоклеточные фанерозоя. М.: Наука. 224 с.
- Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е., Сережникова Е.А.* 2004. Некоторые проблематики из вендских отложений Юго-Восточного Беломорья // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–9.
- Красилов В.А.* 1977. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука. 254 с.
- Малахов В.В.* 1997. Вестиментиферы – автотрофные животные // Соросовский образовательный журнал. № 9. С. 18–26.
- Мамкаев Ю.В.* 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии. Т. 21. № 1. С. 48–56.
- Овчинникова Г.В., Кузнецов А.Б., Васильева И.М.* и др. 2012. U-Pb-возраст и Sr-изотопная характеристика надтиллитовых известняков неопротерозойской цаганоломской свиты, бассейн р. Дзабхан, Западная Монголия // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 20. № 6. С. 28–40.
- Палий В.М.* 1976. Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии // Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы / Ред. П.Л. Шульга. Киев: Наук. думка. С. 63–77.
- Пономаренко А.Г.* 2004. Артроподизация и ее экологические последствия // Эко-системные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М: ПИН РАН. С. 7–22.

- Рожнов С.В.* 2010. Из венда в кембрий: становление морфологической организации современных типов многоклеточных животных // *Онтогенез*. Т. 41. № 6. С. 425–437.
- Розанов А.Ю.* 1996. История становления скелетных фаун // *Соросовский образовательный журнал*. № 12. С. 62–68.
- Сережникова Е.А.* 2005. Новая интерпретация ископаемых отпечатков *Nemaloga* из вендских отложений Оленекского поднятия (Северо-восток Сибирской платформы) // *Бюлл. МОИП. Отд. Геол.* Т. 80. Вып. 3. С. 26–32.
- Сережникова Е.А.* 2007. *Palaeophragmodictya spinosa* sp. nov. – новый билатеральный седентарный организм из венда Юго-Восточного Беломорья // *Палеонтол. журн.* № 4. С. 16–24.
- Сережникова Е.А.* 2013. Базальные структуры вендских организмов: сохранность, строение, морфотипы, возможный морфогенез // *Палеонтол. журн.* № 3. С. 3–13.
- Соколов Б.С.* 1972. Докембрийская биосфера в свете палеонтологических данных // *Вестн. АН СССР*. № 8. С. 48–54.
- Соколов Б.С.* 2012. Палеонтология докембрия и акрохроны биосферной эволюции (к теории расширяющейся биосферы) // *Стратиграфия. Геол. корреляция*. Т. 20. № 2. С. 3–12.
- Соколов Б.С., Федонкин М.А.* 1988. Ранние этапы развития жизни на Земле // *Современная палеонтология*. Т. 2. М.: Недра. С.118–142.
- Станковский А.Ф., Веричев Е.М., Гриб В.П., Добейко И.П.* 1981. Венд юго-восточного Беломорья // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* № 2. С. 78–87.
- Татаринев Л.П.* 1972. Палеонтология и закономерности филогенеза низших наземных позвоночных // *Палеонтол. журн.* № 3. С. 121–134.
- Федонкин М.А.* 1981. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука. 100 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 342).
- Федонкин М.А.* 1983. Бесскелетная фауна Подольского Приднестровья // *Венд Украины*. Киев: Наук. думка. С. 128–139.
- Федонкин М.А.* 1985. Систематическое описание вендских Metazoa // *Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование*. Т. 1. Палеонтология. М.: Наука. С. 70–106.
- Янин Б.Т.* 1983. Основы тафономии. М.: Недра. 184 с.
- Amthor J.E., Grotzinger J.P., Schröder S.* et al. 2003. Extinction of Cloudina and Namacalathus at the Precambrian–Cambrian boundary in Oman // *Geology*. V. 31. P. 431–434.
- Antcliffe J.B., Callow R.H.T., Brasier M.D.* 2011. The origin of sponges: examination of Precambrian metazoan diversifications // *The Palaeontological Association. 55 Ann. Meeting, 17–20 December 2011, Plymouth univ. Programme and Abstract*. P. 15–16.
- Babcock L.E., Grunow A.M., Sadowski G.R., Leslie S.A.* 2005. Corumbella, an Ediacaran-grade organism from the Late Neoproterozoic of Brazil // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* V. 220. № 1–2. P. 7–18.
- Babinski M., Fanning C.M., Trindade R.I.F., Boggiani P.C.* 2008. U-Pb SHRIMP ages from the Neoproterozoic southern Paraguay Belt: constraining the depositional age

- and sediment provenance of glaciogenic deposits // 4 SHRIMPWorkshop. Abstr. Vol. Saint Petersburg. P. 19–21.
- Bassler R.S.* 1941. A supposed jellyfish from the pre-Cambrian of the Grand Canyon // Proc. U. S. Natl. Mus. V. 89 (3104). P. 519–522.
- Bengtson S., Hou X.* 2001. The integument of Cambrian chancelloriids // Acta Palaeontol. Pol. V. 46. № 1. P. 1–22.
- Benus A.P.* 1988. Sedimentological context of a deep-water Ediacaran fauna (Mistaken Point Formation, Avalon Zone, Eastern Newfoundland) // Trace Fossils, Small Shelly Fossils, and the Precambrian–Cambrian Boundary / Eds E. Landing, G. Narbonne, P. Myrow. Albany, N.Y.: Univ. State N.Y., State Educ. Dep. P. 8–9. (Bull. N.Y. State Mus. № 463).
- Bowring S.A., Grotzinger J.P., Isachsen C.E.* et al. 1993. Calibrating rates of Early Cambrian evolution // Science. V. 261. № 5126. P. 1293–1298.
- Botting J.P., Butterfield N.J.* 2005. Reconstructing early sponge relationships by using the Burgess Shale fossil *Eiffelia globosa*, Walcott // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. V. 102. № 5. P. 1554–1559.
- Botting J.P., Muir L.A., Lin J.-P.* 2013. Relationships of the Cambrian Protomonaxonida (Porifera) // Palaeontologia Electronica. V. 16. № 2. 9A. 23 p.
- Bowring S., Myrow P., Landing E.* et al. 2003. Geochronological constraints on terminal Neoproterozoic events and the rise of metazoans // Geophysical Res. Abstr. V. 5. P. 113–114.
- Brasier M.D., Green O., Shields G.* 1997. Ediacarian sponge spicule clusters from southwestern Mongolia and the origins of the Cambrian fauna // Geology. V. 25. № 4. P. 303–306.
- Bykova N.V.* 2011. Ediacaran soft-bodied organisms and macrophytes: two sides of one coin? // Neoproterozoic sedimentary basins: stratigraphy, geodynamics and petroleum potential. Proc. Int. Conference (Novosibirsk, 30 July – 02 August, 2011) / Eds D.V. Grazhdankin, V.V. Marusin. Novosibirsk : IPGG SB RAS. P. 14–15.
- Cai Y., Hua H., Schiffbauer J.D.* et al. 2014. Tube growth patterns and microbial mat-related lifestyles in the Ediacaran fossil Cloudina, Gaojiashan Lagerstätte, South China // Gondwana Res. V. 25. № 3. P. 1008–1018.
- Clapham M.E., Narbonne G.M., Gehling J.G.* 2003. Paleocology of the oldest known animal communities: Ediacaran assemblages at Mistaken Point, Newfoundland // Paleobiology. V. 29. № 4. P. 527–544.
- Clites E.C., Droser M.L., Gehling J.G.* 2012. The advent of hard-part structural support among the Ediacara biota: Ediacaran harbinger of a Cambrian mode of body construction // Geology. V. 40. № 4. P. 307–310.
- Cloud P.E.* 1960. Gas as a sedimentary and diagenetic agent // Am. J. Sci. V. 258-A. P. 35–45.
- Cohen Ph.A., Schopf J.W., Butterfield N.J.* et al. 2011. Phosphate biomineralization in mid-Neoproterozoic protists // Geology. V. 39. № 6. P. 539–542.
- Condon D., Zhu M., Bowring S.* et al. 2005. U–Pb ages from the Neoproterozoic Doushan-tuo Formation, China // Science. V. 308. № 5718. P. 95–98.
- Conway Morris S., Mattes B.W., Chen M.* 1990. The early skeletal organism Cloudina: new occurrences from Oman and possibly China // Am. J. Sci. V. 290-A. P. 245–260.

- Cunningham K.J., Rigby J.K., Wacker M.A., Curran H.A.* 2007. First documentation of tidal-channel sponge biostromes (upper Pleistocene, southeastern Florida) // *Geology*. V. 35. № 5. P. 475–478.
- Dehler C.M., Karlstrom K.E., Gehrels G.E.* et al. 2012. Stratigraphic revision, provenance, and new age constraints of the Nankoweap Formation and Chuar Group, Grand Canyon Supergroup, Grand Canyon, Arizona // *GSA. Abstracts with Programs*. V. 44. № 6. P. 82.
- Desqueyroux-Faúndez R., Valentine C.* 2002. Family Callyspongiidae de Laubenfels, 1936 // *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges* / Eds J.N.A. Hooper, R.W.M. Van Soest. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 835–851.
- Ding Q., Xing Y., Chen Y.* 1988. Metazoa and trace fossils // *Biostratigraphy of the Yangtze Gorge area, 1, Sinian* / Eds Z. Zhao, S. Zheng. Beijing: Geol. Publ. House. P. 115–122 (in Chinese).
- Droser M.L., Gehling J.G.* 2008. Synchronous aggregate growth in an abundant new Ediacaran tubular organism // *Science*. V. 319. № 5870. P. 1660–1662.
- Dzik J.* 1999. Organic membranous skeleton of the Precambrian metazoans from Namibia // *Geology*. V. 27. № 6. P. 519–522.
- Dzik J.* 2003. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities // *Integr. Comp. Biol.* V. 43. № 1. P. 114–126.
- Ehrlich H., Kaluzhnaya O.V., Brunner E.* et al. 2013. Identification and first insights into the structure and biosynthesis of chitin from the freshwater sponge *Spongilla lacustris* // *J. Struct. Biol.* V. 183. № 3. P. 474–483.
- Erwin D.H., Laflamme M., Tweedt S.M.* et al. 2011. The Cambrian Conundrum: Early Divergence and Later Ecological Success in the Early History of Animals // *Science*. V. 334. № 6059. P. 1091–1097.
- Fedonkin M.A., Gehling J.G., Grey K.* et al. 2007. The rise of animals: evolution and diversification of the kingdom Animalia. Baltimore: John Hopkins University Press. 326 p.
- Fedonkin M.A., Waggoner B.M.* 1997. The Vendian fossil *Kimberella*: The oldest mollusk // *Nature*. V. 388. № 6645. P. 868–871.
- Forchielli A., Steiner M., Hu S.X., Keupp H.* 2012. Taphonomy of Cambrian (Stage 3/4) sponges from Yunnan (South China) // *Bull. Geosci.* V. 87. № 1. P. 133–142.
- Ford T.D.* 1958. Precambrian fossils from Charnwood Forest // *Proc. Yorks. Geol. Soc.* V. 31. P. 211–217.
- Gehling J.G.* 1991. The case for Ediacaran roots to the metazoan tree // *Mem. geol. Soc. India*. V. 20. P. 181–224.
- Gehling J.G., Droser M.L., Jensen S.R., Runnegar B.N.* 2005. Ediacaran organisms: relating form and function // *Evolving Form and Function: Fossils and Development*. Proc. Symp. honoring Adolf Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80 birthday / Ed. D.E.G. Briggs. New Haven: Peabody mus. nat. hist., Yale univ. P. 43–67.
- Gehling J.G., Narbonne G.M., Anderson M.M.* 2000. The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica* // *Palaeontology*. V. 43. № 3. P. 427–456.

- Gehling J.G., Rigby J.K.* 1996. Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia // *J. Paleontol.* V. 70. № 2. P. 185–195.
- Germis G.J.B.* 1972. New shelly fossils from the Nama Group, South-West Africa // *Am. J. Sci.* V. 272. № 8. P. 752–761.
- Glaessner M.F.* 1962. Precambrian fossils // *Biol. Rev.* V. 37. P. 467–494.
- Glaessner M.F.* 1976. Early Phanerozoic annelid worms and their geological and biological significance // *J. Geol. Soc. (London, U. K.)*. V. 132. P. 259–275.
- Glaessner M.F.* The Dawn of Animal Life. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. 244 p.
- Grant S.W.F.* 1990. Shell structure and distribution of Cloudina, a potential index fossil for the terminal Proterozoic // *Am. J. Sci.* V. 290–A. P. 261–294.
- Grazhdankin D.V.* 2004. Patterns of distribution in the Ediacaran biotas: facies versus biogeography and evolution // *Paleobiology*. V. 30. № 2. P. 203–221.
- Grazhdankin D., Gerdes G.* 2007. Ediacaran microbial colonies // *Lethaia*. V. 40. P. 201–210.
- Grotzinger J.P., Bowring S.A., Saylor B.Z., Kaufman A.J.* 1995. Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution // *Science*. V. 270. № 5236. P. 598–604.
- Grotzinger J.P., Watters W.A., Knoll A.H.* 2000. Calcified metazoans in thrombolite–stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia // *Paleobiology*. V. 26. № 3. P. 334–359.
- Hagadorn J.W., Waggoner B.* 2000. Ediacaran fossils from the southwestern Great Basin, United States // *J. Paleontol.* V. 74. № 2. P. 349–359.
- Hahn G., Hahn R., Leonardos O.H.* et al. 1982. Körperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungpräkambrium Brasiliens // *Geol. Palaeontol.* V. 16. P. 1–18.
- Hall M., Kaufman A.J., Vickers-Rich P.* et al. 2013. Stratigraphy, palaeontology and geochemistry of the late Neoproterozoic Aar Member, southwest Namibia: Reflecting environmental controls on Ediacara fossil preservation during the terminal Proterozoic in African Gondwana // *Precambrian Res.* V. 238. P. 214–232.
- Hofmann H.J., O'Brien S.J., King A.F.* 2008. Ediacaran biota on Bonavista peninsula, Newfoundland, Canada // *J. Paleontol.* V. 82. № 1. P. 1–36.
- Hooper J.N.A., Van Soest R.W.M.* 2002. Order Poecilosclerida Topsent, 1928 // *Systema Porifera: A Guide to the Classification of the Sponges* / Eds J.N.A. Hooper, R.W.M. Van Soest. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 403–408.
- Hua H., Chen Z., Yuan X.* et al. 2005. Skeletogenesis and asexual reproduction in the earliest biomineralizing animal Cloudina // *Geology*. V. 33. № 4. P. 277–280.
- Ivantsov A.Yu.* 2012. Paleontological Data on the Possibility of Precambrian Existence of Mollusks // *Mollusks: Morphology, Behavior and Ecology* / Eds A. Fyodorov, H. Yakovlev. N.Y.: Nova Science Publishers. P. 153–179.
- Ivantsov A.Yu., Fedonkin M.A.* 2002. Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary // *Palaeontology*. V. 45. № 6. P. 1119–1129.
- Ivantsov A.Yu., Gritsenko V.P., Konstantinenko L.I.* 2014. Revision of the problematical Vendian macrofossils Beltanelliformis (=Beltanelloides, Nemiana) // *Paleontol. j.* (in press).



- Jenkins R.J.F.* 1984. Interpreting the oldest fossil cnidarian // *Palaeontographica Americana*. V. 54. P. 95–104.
- Jenkins R.J.F., Gehling J.G.* 1978. A review of the frond-like fossils of the Ediacaran assemblage // *Rec. S. Austral. Mus.* V. 17. P. 347–359.
- Kaufman A.J., Cui H., Peek S.* et al. 2013. The effect of seawater redox stratification on early metazoans from the terminal Ediacaran Khatyspyt Formation of Arctic Siberia // *Geol. Soc. Am. Abstracts with Programs*. V. 45. № 7. P. 186.
- Khomentovskiy V.V., Gibsher A.S.* 1996. The Neoproterozoic – Lower Cambrian in northern Gobi-Altay, western Mongolia: regional setting, lithostratigraphy and biostratigraphy // *Geol. Mag.* V. 133. № 4. P. 371–390.
- Knoll A.H.* 2003. Biomineralization and evolutionary history // *Rev. Mineral. Geochem.* V. 54. № 1. P. 329–356.
- Kouchinsky A., Bengtson S., Runnegar B.* et al. 2012. Chronology of early Cambrian biomineralization // *Geol. Mag.* V. 149. № 2. P. 221–251.
- LaFlamme M., Narbonne G.M., Anderson M.M.* 2004. Morphometric analysis of the Ediacaran frond *Charniodiscus* from the Mistaken Point Formation, Newfoundland // *J. Paleontol.* V. 78. № 5. P. 827–837.
- Leonov M.V.* 2007. Comparative taphonomy of Vendian genera *Beltanelloides* and *Nemiana*: taxonomy and lifestyle // *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota* / Eds P. Vickers-Rich, P. Komarower. L. P. 259–267 (*Geol. Soc. Spec. Publ.* V. 286).
- Li C.-W., Chen J.-Y., Hua T.-E.* 1998. Precambrian sponges with cellular structures // *Science*. V. 279. № 5352. P. 879–882.
- Lowenstam H. A., Margulis L.* 1980. Evolutionary prerequisites for early Phanerozoic calcareous skeletons // *BioSystems*. V. 12. № 1–2. P. 27–41.
- Maloof A.C., Rose C.V., Beach R.* et al. 2010. Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia // *Nat. Geosci.* V. 3. P. 653–659.
- Marin F., Smith M., Isa Y.* et al. 1996. Skeletal matrices, muci, and the origin of invertebrate calcification // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 93. № 4. P. 1554–1559.
- Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A.* et al. 2000. Age of Neoproterozoic bilaterian body and trace fossils, White Sea, Russia: implications for Metazoan evolution // *Science*. V. 288. № 5467. P. 841–845.
- McMenamin M.A.S.* 1998. *The Garden of Ediacara: Discovering the First Complex Life*. N.Y.: Columbia univ. press. 295 p.
- Mehl D.* 1996. Organization and microstructure of the cancelloriid skeleton: implications for the biomineralization of the Cancelloriidae // *Bull. Inst. Oceanogr.* V. 14. P. 377–385.
- Moldowan J.M., Dahl J., Jacobsen S.R.* et al. 1994. Molecular fossil evidence for Late Proterozoic – early Paleozoic environments // *Terra Nova*. V. 6. Abstr. Suppl. 3. P. 6.
- Müller W.E.G., Li J., Schröder H.C.* et al. 2007. The unique skeleton of siliceous sponges (Porifera; Hexactinellida and Demospongiae) that evolved first from the Urmetazoa during the Proterozoic: a review // *Biogeosciences*. V. 4. № 2. P. 219–232.

- Narbonne G.M.* 2005. The Ediacara Biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems // *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* V. 33. P. 421–442.
- Narbonne G.M., Hofmann H.J.* 1987. Ediacaran biota of the Wearnecke Mountains, Yukon, Canada // *Palaeontology*. V. 30. № 4. P. 647–676.
- Paim P.S.G., Leipnitz I., Zucatti da Rosa A.L., Stock da Rosa A.A.* 1997. Preliminary report on the occurrence of *Chancelloria* sp. in the Itajaí Basin, Southern Brazil // *Rev. Bras. Geocienc.* V. 27. № 3. P. 303–308.
- Peterson K.J., Waggoner B., Hagadorn J.W.* 2003. A Fungal Analog for Newfoundland Ediacaran Fossils? // *Integr. Comp. Biol.* V. 43. № 1. P. 127–136.
- Pflug H.D.* 1974. Vor- und Frühgeschichte der Metazoen // *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh.* V. 145. P. 328–374.
- Popov V.V., Khramov A.N., Bachtadse V.* 2005. Palaeomagnetism, magnetic stratigraphy, and petromagnetism of the Upper Vendian sedimentary rocks in the sections of the Zolotitsa River and in the Verkhotina Hole, Winter Coast of the White Sea, Russia // *Russian j. earth sci.* V. 7. P. 1–29.
- Preiss W.V.* 2000. The Adelaide Geosyncline of South Australia and its significance in Neoproterozoic continental reconstruction // *Precambrian Res.* V. 100. № 1–3. P. 21–63.
- Reitner J., Mehl D.* 1996. Monophyly of the Porifera // *Verh. Naturwiss. Ver. Hambg.* V. 36. P. 5–32.
- Reitner J., Wörheide G.* 2002. Non-Lithistid fossil Demospongiae – Origins of their palaeobiodiversity and highlights in history of preservation // *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges* / Eds J.N. Hooper, J.N. Van Soest. N.-Y.: Kluwer acad./plenum publ. P. 52–68.
- Retallack G.J.* 1994. Were the Ediacaran fossils lichens? // *Paleobiology*. V. 20. № 4. P. 523–544.
- Rigby J.K.* 1986. Sponges of the Burgess shale (Middle Cambrian), British Columbia // *Palaeontographica Canadiana*. № 2. 105 p.
- Rowland S.M.* 2001. Archaeocyaths – a history of phylogenetic interpretation // *J. Paleontol.* V. 75. P. 1065–1078.
- Rozhnov S.V.* 2009. Development of the Trophic Structure of Vendian and Early Paleozoic Marine Communities // *Paleontol. j.* V. 43. № 11. P. 1364–1377.
- Rützler K., Macintyre I.G.* 1978. Siliceous sponge spicules in coral reef sediments // *Mar. Biol.* V. 49. № 2. P. 147–159.
- Schröder S., Grotzinger J.P.* 2007. Evidence for anoxia at the Ediacaran–Cambrian boundary: the record of redox-sensitive trace elements and rare earth elements in Oman // *J. Geol. Soc. (London, U.K.)*. V. 164. P. 175–187.
- Seilacher A.* 1989. Vendozoa: organismic constructions in the Proterozoic biosphere // *Lethaia*. V. 22. № 3. P. 229–239.
- Seilacher A.* 1992. Vendobionta and Psammocorallia: lost construction of Precambrian evolution // *J. Geol. Soc. L.* V. 149. P. 607–613.
- Seilacher A., Grazhdankin D., Legouta A.* 2003. Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists // *Paleontol. res.* V. 7. № 1. P. 43–54.

- Serezhnikova E.A.* 2010. Colonization of Substrates: Vendian Sedentary Benthos // *Paleontol. j.* V. 44. № 12. P. 1560–1569.
- Serezhnikova E.A., Ivantsov A.Yu.* 2007. *Fedomia mikhaili* – A new spicule-bearing organism of sponge grade from the Vendian (Ediacaran) of the White Sea, Russia // *Paleoworld*. V. 16. № 4. P. 319–324.
- Sperling E.A., Peterson K.J., LaFlamme M.* 2011. Rangeomorphs, Thectardis (Porifera?) and dissolved organic carbon in the Ediacaran ocean // *Geobiology*. V. 9. № 1. P. 24–33.
- Sperling E.A., Robinson J., Pisani D., Peterson K.* 2010. Where's the glass? Biomarkers, molecular clocks, and microRNAs suggest a 200-Myr missing Precambrian fossil record of siliceous sponge spicules: Sponge biomarkers, molecular clocks and microRNAs // *Geobiology*. V. 8. № 1. P. 24–36.
- Sprigg R.C.* 1947. Early Cambrian ? jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia // *Trans. Roy. Soc. South Austr.* № 71. P. 221–224.
- Sprigg R.C.* 1949. Early Cambrian ? jellyfishes of Ediacara, South Australia, and Mount John, Kimberley District, Western Australia // *Trans. Roy. Soc. South Austr.* № 73. P. 72–79.
- Steiner M.* 1994. Die neoproterozoischen Megaalgen Sudchinas // *Berl. Geowiss. Abh. (E)*. V. 15. P. 1–146.
- Steiner M., Mehl D., Reitner J., Erdtman B.-D.* 1993. Oldest entirely preserved sponges and other fossils from the lowermost Cambrian and a new facies reconstruction for the Yangtze platform (China) // *Berl. Geowiss. Abh. (E)*. V. 9. P. 293–329.
- Steiner M., Reitner J.* 2001. Evidence of organic structures in Ediacara-type fossils and associated microbial mats // *Geology*. V. 29. № 12. P. 1119–1122.
- Tang T., Zhang J., Jiang X.* 1978. Discovery and significance of the Late Sinian fauna from Western Hunan and Hubei // *Acta Stratigraphica Sinica*. V. 2. № 1. P. 32–45 (in Chinese).
- Teragawa C.K.* 1986. Particle transport and incorporation during skeleton formation in a keratose sponge *Dysidea etheria*. *Biol. Bull. (Woods Hole, MA, U.S.)*. V. 170. P. 321–334.
- Termier H., Termier G.* 1966. Sur les modalités de l'apparition des premiers coelomates // *C.R. Seances Acad. Sci. Ser. D*. V. 262. P. 1684–1685.
- Van Iten H.* 1991. Evolutionary affinities of conulariids // *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa* / Eds A.M. Simonetta, S. Conway Morris. Cambridge: Cambridge univ. press. P. 145–155.
- Van Iten H., Marques A.C., de Moraes Leme J. et al.* 2014. Origin and early diversification of the phylum Cnidaria Verrill: major developments in the analysis of the taxon's Proterozoic–Cambrian history // *Palaeontology*. V. 57 (in press).
- Vickers-Rich P., Ivantsov A.Yu., Trusler P.W. et al.* 2013. Reconstructing *Rangea*: New Discoveries from the Ediacaran of Southern Namibia // *J. Paleontol.* V. 87. № 1. P. 1–15.
- Vinn O., Zaton M.* 2012. Inconsistencies in proposed annelid affinities of early biomineralized organism *Cloudina* (Ediacaran): structural and ontogenetic evidences // *Carnets de Géologie (Note-books on Geology)*. V. 3. P. 39–47 (CG2012\_A03).

- Walter M.R., Veevers J.J., Calver C.R.* et al. 2000. Dating the 840–544 Ma Neoproterozoic interval by isotopes of strontium, carbon, and sulfur in seawater, and some interpretative models // *Precambrian Res.* V. 100. № 1–3. P. 371–433.
- Wang X., Li J., Qiao L., Schröder H.C.* et al. 2007. The giant spicules of the deep sea hexactinellidan sponges of the genus *Monorhaphis* (Hexactinellida: Amphidiscosida: Monorhaphididae) // *Acta Zool. Sin.* V. 53. № 2. P. 557–569.
- Warren L.V., Pacheco M.L.A.F., Fairchild T.R.* et al. 2012. The dawn of animal skeletogenesis: Ultrastructural analysis of the Ediacaran metazoan *Corumbella wernerii* // *Geology.* V. 40. № 8. P. 691–694.
- Wilby P.R., Carney J.N., Howe M.P.A.* 2011. A rich Ediacaran assemblage from eastern Avalonia: Evidence of early widespread diversity in the deep ocean // *Geology.* V. 39. № 7. P. 655–658.
- Wood R.A., Grotzinger J.P., Dickson J.A.* 2002. Proterozoic modular biomineralized metazoan from the Nama Group, Namibia // *Science.* V. 296. № 5577. P. 2383–2386.
- Xiao S., Dong L.* 2006. On the morphological and ecological history of Proterozoic macroalgae // *Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology* / Eds S. Xiao, A.J. Kaufman. Dordrecht: Springer. P. 57–90.
- Xiao S., Laflamme M.* 2009. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota // *Trends in Ecology and Evolution.* V. 24. № 1. P. 31–40.
- Xiao S., Yuan X., Steiner M., Knoll A.* 2002. Macroscopic carbonaceous compressions in a Terminal Proterozoic shale: a systematic reassessment of the Miaohé biota, South China // *J. Paleont.* V. 76. № 2. P. 347–376.
- Yang X., Zhao Y., Wu W.* et al. 2014. *Phragmodictya jinshaensis* sp. nov., a hexactinellid dictyosponge from the Cambrian of Jinsha, south China // *GFF.* V. 136. № 1. P. 1–5.
- Zhuravlev A.Yu.* 1993. Were Ediacarian Vendobionta multicellulars? // *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh.* V. 190. P. 299–314.
- Zhuravlev A.Yu., Liñán E., Gámez Vintaned J.A.* et al. 2012. New finds of skeletal fossils in the terminal Neoproterozoic of the Siberian Platform and Spain // *Acta Palaeontol. Pol.* V. 57. № 1. P. 205–224.
- Zucatti da Rosa A.L.* 2005. Evidências de vida no Ediacarano inferior da bacia do Itajaí, SC. Rio Grande do Sul. 56 p. (Master Dissertation).

## Объяснение таблицы I

Фиг. 1–4. *Niemalora* sp.; экз. ПИН, № 3993/9627; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ергинских слоев (1–3 – структура «стебля»: 1, 2 – микроструктура под СЭМ Leiss EVO50 с микроанализатором Oxford INCA (Energy 350); на фиг. 1, 2 стрелками показаны фрамбоиды пирита, цифрами – точки анализов).

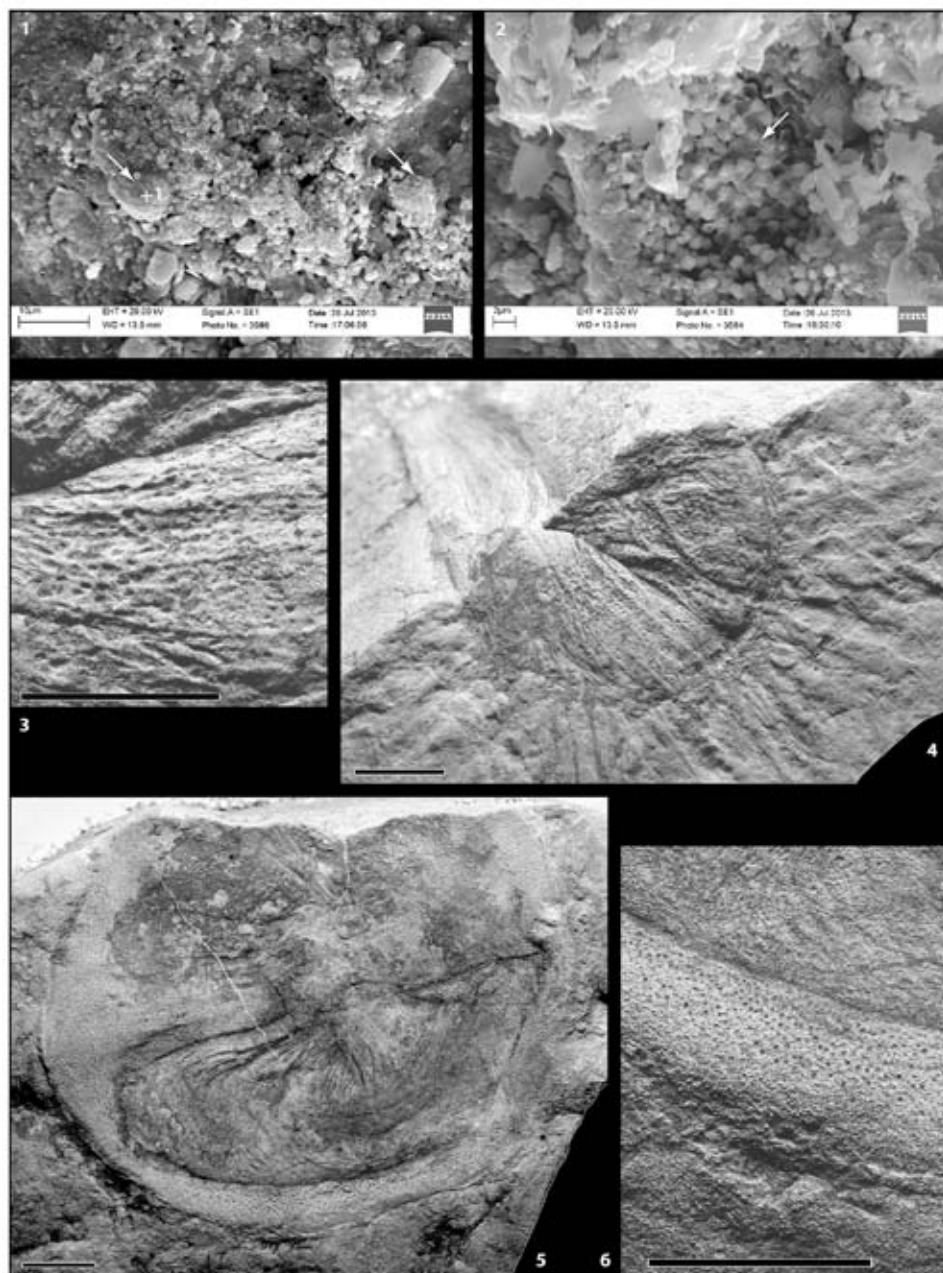
Фиг. 5, 6. *Protodipleurosoma* sp.; экз. ПИН, № 3993/6566; Архангельская обл., Зимний берег Белого моря; верхний венд, мезенская свита, нижняя часть ергинских слоев.

## SKELETAL STRUCTURES OF THE PROBLEMATIC LOWER METAZOA FROM THE VENDIAN (EDIACARAN)

**E.A. Serezhnikova**

The problematical Lower Metazoa from the Late Precambrian had some skeletal structures which are quite common for the skeletons of sponges and coelenterates: aggregates composed of agglutinated mineral particles; spicule-like elements; mineralized spicules; long fibrous bands; theca-like coverings; massive and modular organic and mineralized structures. Mineralized skeletal remains could not be preserved in clastic sediments because of anoxic conditions which were common in shelf settings of the Late Proterozoic. Data on rigid skeletons are included in the description of archetypes of many Phanerozoic sponges and coelenterates, so body plans and phylogeny of some members of the Ediacaran “fauna” could be considered in the context of the evolution of the Lower Metazoa.

*Key words:* Precambrian, Vendian, Ediacaran “fauna”, Lower Metazoa, skeletogenesis.



УДК 551.83+552.58

## **БИОИНДУЦИРОВАННАЯ КРУСТИФИКАЦИЯ КАК РЕАКЦИЯ ПОЗДНЕКАМЕННОУГОЛЬНО-РАННЕПЕРМСКИХ РИФОВЫХ ЭКОСИСТЕМ НА ИЗМЕНЕНИЯ БИОСФЕРЫ**

© 2014 А.И. Антошкина, Е.С. Пономаренко

*Институт геологии Коми НЦ УрО РАН  
antoshkina@geo.komisc.ru*

В структуре рифогенных образований типа скелетных холмов верхнего карбона-нижней перми севера Урала важную роль играли синседиментационные крустификационные цементы. В составе рифовых экосистем маленькие или тонкие организмы, покрытые биопленками, служили субстратом для твердых цементных корок. Возможно, такие свободноживущие сессильные организмы не могли формировать каркасные сооружения. Однако обширная и быстрая посмертная биологически индуцированная инкрустация мягких скелетов, расселявшихся на гетерогенном биокластовом материале, способствовала образованию высокорельефных твердых каркасов на морском дне в склоновых обстановках.

*Ключевые слова:* сессильные организмы, биоиндуцированный цемент, биоцементолиты, скелетные холмы, поздний карбон – ранняя пермь, север Урала, биосферные изменения

### **ВВЕДЕНИЕ**

В эволюции палеозойского рифообразования на севере Урала отмечаются довольно продолжительные интервалы распространения нетипичных биогенных карбонатов, знаменующих собой существенные перестройки биосферы. С биотическими и абиотическими событиями связано появление карбонатных образований, отражающих неблагоприятный для существования многих представителей морской биоты интервал в геологической истории, выделяясь расцветом микробиальных организмов и сво-

еобразных групп эукариот, участвующих в образовании биогенных карбонатов (Антошкина, 2008).

Наиболее выразительным примером формирования нетипичных биогенных образований являются своеобразные верхнекаменноугольно-нижнепермские биогенные каркасные известняки, широко распространенные в органогенных сооружениях севера Урала и других регионов мира (Flügel, Flügel-Kalher, 1992; Антошкина, 2003, 2009). Верхнекаменноугольно-нижнепермские органогенные сооружения типа скелетных холмов (по терминологии James, Bourque, 1992) развиты в разрезах западного склона Северного, Приполярного и Полярного Урала, на гр. Чернышева. Северный Урал характеризуется их наибольшим распространением и разнообразием (Антошкина, 2003). На реках Кожым, Щугер, Илыч, Унья, Подчерем, Косью в касимовских, гжелских, ассельских и сакмарских интервалах скелетных холмов отмечается широкое таксономическое и генетическое разнообразие биоцементолитов, макроскопически выделяющихся многочисленными и разнообразными по конфигурации крустификационными структурами.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для выяснения палеоэколого-геохимических особенностей формирования разных компонентов в биоцементолитах были изучены образцы биогермных и биокластовых разностей микробиально-палеоапличиновых биоцементолитов. Определения в карбонатах изотопного состава углерода и кислорода для выяснения особенностей морских обстановок во время формирования исходных осадков осуществлялись на масс-спектрометре Delta V Advantage. Значения  $\delta^{13}\text{C}$  даны в промилле относительно стандарта PDB,  $\delta^{18}\text{O}$  – стандарта SMOW, калиброванный по международному стандарту NBS 19 (TS-limestone). Ошибка определений  $^{13}\text{C}$  и  $^{18}\text{O}$  не превышает  $\pm 0.1\%$  ( $1\sigma$ ). Проведены исследования характеристики органического вещества (ОВ), спектральный количественный (Ba и Sr скелетов и цементов), химический 8-компонентный карбонатный анализы. Регистрация спектров комбинационного рассеяния света для установления структуры ОВ проводилась на рамановском спектрометре Horiba Jobin Yvon LabRam HR800. На аналитическом сканирующем электронном микроскопе JSM-6400 с рентгеноспектральным микрозондовым анализатором (энергодисперсионный и волновой спектрометры) изучались образцы до травления и после. Травление проводилось 2 % соляной кислотой в течение 1 секунды, а затем – интенсивное промывание дистиллированной водой. В первом случае мы получали информацию о присутствии разных минеральных фаз в известняках, а во втором – характер структурных взаимоотношений. В каждом из образцов с помощью тонких сверл были выделены пробы карбоната из тел палеоапличины, окружающей ее биопленки и последовательных стадий цемента. Для выявления типоморфных параметрических признаков, элек-



тронно-дырочных и примесных центров в телах палеоаплизин и карбонатов разных стадий цементов в биоцементолитах использовался метод электронного парамагнитного резонанса (ЭПР). Спектры ЭПР регистрировались на радиоспектрометре SE/X-2547 (RadioPAN, Польша) от порошковых препаратов карбоната при комнатной температуре. Были изучены исходные пробы и продукты их отжига при 350 и 600 °С, способствующего переходу ОВ в парамагнитное состояние. Для фазовой диагностики применялась ИК-спектроскопия (Фурье-спектрометр ИнфраЛюм ФТ-02). Диапазоны варьирования концентраций изоморфных примесей марганца в решетке карбоната определялись наряду с методом ЭПР и по данным рентгенолюминесценции. Анализы проводились в Институте геологии Коми НЦ УрО РАН.

### ЛИТОЛОГО-ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЕРХНЕКАМЕННОУГОЛЬНО-НИЖНЕПЕРМСКИХ СКЕЛЕТНЫХ ХОЛМОВ

В мелководном североуральском позднекаменноугольно-раннепермском морском бассейне существовало обилие разнообразных бентосных сообществ: скелетных метазой, водорослевых и микробиальных ассоциаций, что свидетельствует о высоком питательном балансе морских вод (мезотрофные условия), обусловленных континентальным выветриванием. Преобладание биокластовой седиментации в бассейне определялось хорошей освещенностью неглубоких морских вод, обилием скелетных организмов и подвижной гидродинамикой в пределах обширной карбонатной рампы с отсутствием на ее окраине крупных физических барьеров, затруднявших водообмен (Антошкина, 2003). Органогенные постройки типа скелетных холмов (мощностью 100–360 м) формировались преимущественно ниже базиса действия штормовых волн на склонах поднятий окраины карбонатной платформы, деформированной начавшимися в Палеоуральском океане орогенными процессами.

Как показали исследования рифогенных толщ из разрезов Приполярного и Северного Урала, в скелетных холмах отсутствуют обломочные шлейфы, типичные массивные каркасные организмы и климаксные стадии экологической сукцессии (ЭС), характерные для классических рифов. В детально изученных нижнепермских скелетных холмах западного склона Северного Урала установлено чередование аутогенных пионерных стадий ЭС (стабилизация и колонизация) и выделенной аллогенной стадии деструкции (Пономаренко, 2010).

На стадии стабилизации происходило накопление биокластовых песков или карбонатных илов с поселением преимущественно пластинчатых (палеоаплизини, филлоидные водоросли) или ветвистых (мшанки) организмов и образование твердого субстрата (фундамента постройки). Стадия колонизации характеризуется оккупацией субстрата фенестровыми мшан-

ками, при активном участии тубифитесов, или зелеными филлоидными водорослями. Выделенная стадия деструкции не относится к типовым стадиям экологической сукцессии, но является частым элементом верхнепалеозойских органогенных построек в исследуемом регионе. Она характеризует период, когда постройка выводилась в зону с активной гидродинамикой, т. е. в период регрессии морского бассейна. На стадии деструкции основными видами-доминантами и эдификаторами, несомненно, являлись палеоаплизины, с которыми ассоциируются обильные фузулиноиды, криноидеи, брахиоподы, тубифитесы, цианобактерии *Girvanella*, зеленые дазикладиевые водоросли и др.

Основу позднепалеозойских биогенных структур составляли такие sessильные организмы, как фенестровые мшанки, зеленые филлоидные водоросли, гидроиды и разнообразные проблематичные организмы. Самостоятельно эти организмы, возможно, не сформировали бы крупные каркасы, но обширная и быстрая цементация тонких скелетов способствовала широкому распространению своеобразных биогенных карбонатов – биоцементолитов и образованию высокорельефных биоцементных каркасов на морском дне.

Что же такое биоцементолиты, биоиндуцированный цемент и биоцементный каркас? Биоцементолиты – это биогермные или биокластовые разности массивных известняков, включающих разрозненные органические остатки и биоиндуцированный цемент, как крустификационный, так и кристаллический (рис. 1). Среди изученных биоцементолитов в разрезах верхнекаменноугольно-нижнепермских скелетных холмов установлены микробиально-мшанковые, микробиально-палеоаплизинные, микробиально-филлоидно-водорослевые и микробиально-мшанково-тубифитесовые разности. Существенно реже они отмечаются и в иловых холмах (Пономаренко, 2011).

Генезис биоцементолитов: структура, сформированная свободноживущими организмами (цианобактериями, кальцимикробами, водорослями, серо- и сульфат-редуцирующими бактериями) и мелкими инкрустирующими бентосными беспозвоночными, которые связывали и строили карбонатный ил из наддонных вод, что проявлялось в образовании мелких микритовых и микробиальных пелоидов. Аккреция пелоидов приводила к образованию пелоидного автомикрита среди крупных участков, сформированных биологически индуцированным крустификационным и блоковым цементами – (Flügel, 2004).

**Биологически индуцированный цемент** – это обызвествление или кальцификация микробных тканей. Основными биологическими процессами являются: а) удаление продуктов метаболизма  $\text{CO}_2$  (производство аммиака); б) снабжение Са-связывающих молекул и органического матрикса, являющихся центрами кристаллизации; в) образование синседиментационных неферментных карбонатов. Основная роль, которую биоиндуцированный цемент играет в образовании органогенных сооружений (риффы,

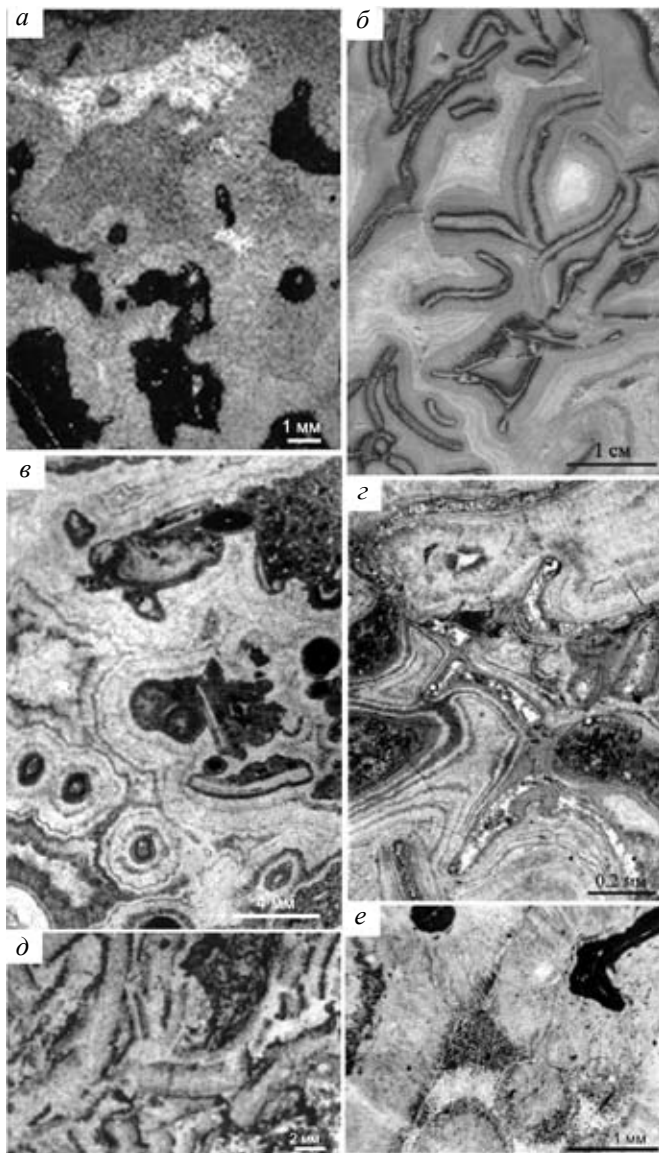


Рис. 1. Типы гжельско-ассельских биоцементолитов и морских синседиментационных цементов в них: *a* – микробиаально-мшанково-тубифитесовый биогермный биоцементолит, р. Подчерем, гжельский ярус, шлиф 49/422-Ел; *б* – филлоидно-водорослевый биокластовый биоцементолит, р. Унья, ассельский ярус, пришлифовка, обр. ПУ-28/17-09; *в* – мшанково-тубифитесовый биогермный биоцементолит, р. Кожым, ассельский ярус, шлиф ПМ-268-94; *г* – крустификационный отчетливо изопахитовый кальцитовый фибровый цемент вокруг фрагментов филлоидных водорослей с участками пелоидного и блокового цемента, ассельский ярус, р. Унья, шлиф ПУ-28/8-09; *д* – филлоидно-водорослевый биокластовый биоцементолит, р. Заостренная, гжельский ярус, шлиф 3-7/499-Ел; *е* – радиально-лучистый сферообразный крустификационный цемент вокруг *Tubiphytes* с мшанками внутри, пелоидный и блоковый цемент между сфероидами, р. Кожым, гжельский ярус, шлиф ПМ-224-94.

холмы), это создание и укрепление биогенных каркасов гораздо прочнее, чем ферментные скелетные каркасы из свободноживущих организмов, за счет крустификации последних, т. е. жесткой консервации.

**Биоцементный каркас** представляет собой каркасные структуры, образованные мелкими или тонкими скелетными, или нескелетными, организмами, покрытыми микробиальными пленками/корками, служившими конструкторами «подмостков/лесов» и обеспечивающими благоприятные субстраты для цементирования и образования на них твердых крустификационных цементных корок. Среди таких конструкторов кальцимикробы, зеленые водоросли, мелкие фораминиферы, тубифитесы, фенестровые мшанки, палеооплизины и хаetidные губки являлись важными составляющими в каменноугольных и пермских сообществах.

### ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЦЕМЕНТОЛИТОВ

Изучение биоцементных микробиально-палеооплизиновых структур с помощью метода ЭПР показало, что вокруг тела палеооплизин сначала формировалась биопленка, образующая микронной толщины корочка темного цвета. Затем вокруг организмов последовательно образовывались синседиментационные крустификационные цементы из кальцита разных генераций – от радиально-лучистой до блоковой (рис. 1,2, е). Цемент ранних стадий является биологически индуцированным карбонатом, мономинеральным беспримесным продуктом жизнедеятельности кальцимикробов, аккрецированных на биопленке палеооплизины. ОВ здесь является остатками микробов и не несет структурообразующей минерал роли (Лютоеv и др., 2010). В карбонате биогермного и биокластового биоцементолитов распределение концентраций  $PO_4^{0-}$ ,  $SO_4^{2-}+SO_3^{2-}$ ,  $CO_2$ ,  $C^*$ ,  $Mn^{2+}$  парамагнитных центров по кальциту разных стадий в целом аналогично. К цементу поздней генерации резко возрастает концентрация примесных ионов  $Mn^{2+}$  и плавно спадают концентрации органических радикалов и сульфат-замещений карбонатных групп. Фосфатные замещения исчезают уже в цементе первой генерации. Сложнее изменяется концентрации  $CO_2$ -центров (рис. 2,а–в). В биокластовом биоцементолите зафиксировано ее монотонное снижение, а в биогермном – она принимает максимальные значения в ранних генерациях цемента, возвращаясь к своему исходному значению при переходе к последней генерации. Все эти изменения концентрации парамагнитных центров хорошо отражают последовательность формирования биоцементолитов. В ИК-спектрах этих проб зарегистрированы четкие полосы свечения ионов  $Mn^{2+}$  в решетке кальцита из палеооплизин и разных генераций цемента. В кальците от тела палеооплизин к окружающей его микробиальной пленке содержание  $Mn^{2+}$  падает, а затем к цементу последней генерации происходит возрастание интенсивности свечения, а, следовательно, и концентрации примесного марганца. Особенно резко это

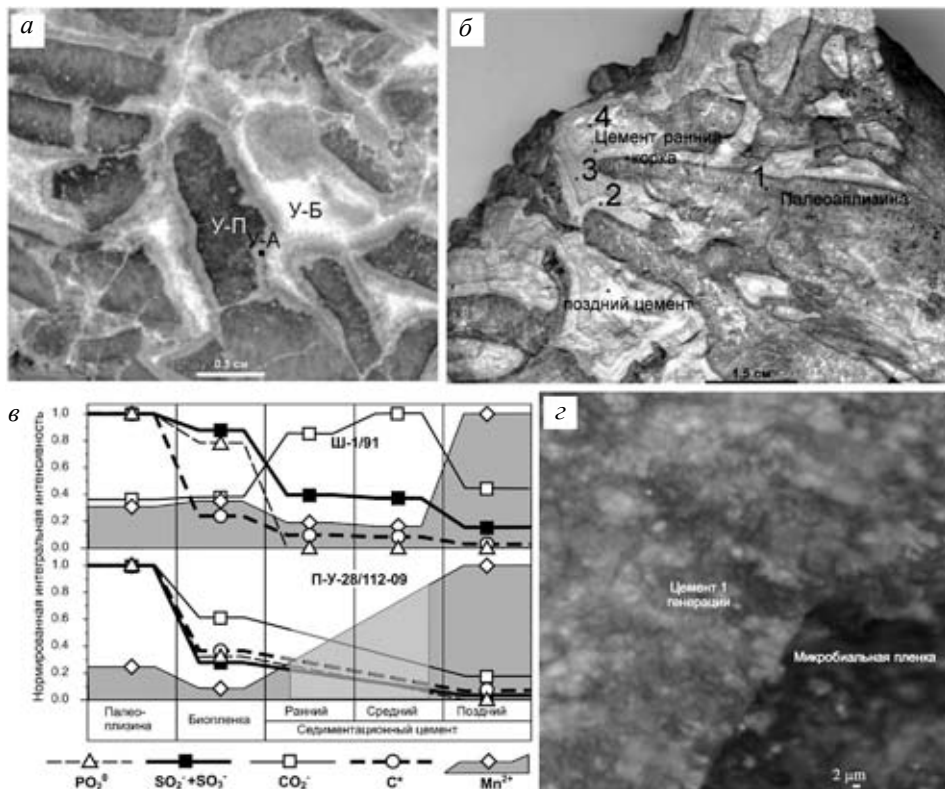


Рис. 2. Спектроскопические характеристики биоиндуцированных цемента ассельских биоцементолитов: *а* – микробально-палеоаплизинный биогермный биоцементолит, ассельский ярус, массив Шахтау, обр. Ш-1/91; *б* – микробально-палеоаплизинный биокластовый биоцементолит, р. Утлан, Северный Урал, обр. П-У-28/112-09; *в* – вариации концентраций парамагнитных центров в карбонате биоцементолитов; *г* – рамановская микрофотография распределения ОВ в районе контакта микробальной пленки и биоиндуцированного синседиментационного цемента ранней генерации, микробально-палеоаплизинный биогермный биоцементолит, обр. Ш-1/91.

проявлено в биокластовом биоцементолите как индикаторе наиболее мелководных образований, в которых проявляется усиление роли континентального сноса при формировании цемента. В поздних генерациях цемента, наряду с небольшим привнесом терригенных ионов железа и марганца, обнаруживается частичное наследование примесных составов катионной и анионной подрешеток карбонатов. Это свидетельствует о том, что генерации цемента являются результатом биоиндуцированной кристаллизации кальцита *in situ* микробального компонента палеоаплизин.

Методом рамановской спектроскопии было исследовано ОВ в шлифах из биогермного и биокластового биоцементолитов в области микробальной пленки вокруг тела палеоаплизин и цементов ранней генерации. Ана-

лиз спектров комбинационного рассеивания света ОВ из микробиальной структуры показал положение D-полосы, которая согласно общепринятой интерпретации рамановской спектроскопии, отвечает за величину кристаллитов, варьирует в диапазоне 1328–1336 см<sup>-1</sup>. Более выраженные линии ОВ свидетельствуют о некоторой карбонатизации первичной органики. В биоиндуцированном кальците цемента первой генерации ОВ характеризуется только спектром люминисценции, что говорит о слабой его полиморфизации (рис. 2,з).

Электронно-микроскопические исследования палеоаплизиновых биоцементолитов из разных местонахождений (от Приполярного Урала до Башкирского антиклинория) показало, что в области микробиальных пленок присутствуют единичные наноразмерные зерна органоминерального Ag и медистого Au. В составе кальцитов разных генераций встречаются микронной размерности зерна оксидов железа (иногда с присутствием Ni фазы), пирит, шарики гематита, окислы Ti (вероятнее всего рутил, часто в сопровождении образований Zn фазы), своеобразные формы хлорида Ca, единичные зерна церуссита, сфалерита (с присутствием кадмиевой фазы). В разных образцах в том или ином количестве встречается доломит, как в самом теле палеоплизин, так и в цементе. В доломите и в кальците крустификационного цемента довольно часто отмечаются зерна барита и целестина, размером до пяти микрон. Также можно видеть включения карбоната и барита, сульфидов Fe, Ni, Cu в выделениях кварца. Вокруг барита, как правило, развит низкомагнезиальный кальцит. Все примесные минеральные фазы включены в карбонатную матрицу без нарушения ее сплошности, что свидетельствует об их образовании одновременно с карбонатом в процессе жизнедеятельности микроорганизмов. Присутствие в крустификационном кальците биофильных микроэлементов Pb, Ni, Zn и Ba, которые входят в состав минеральной компоненты сапропелей, говорит о цианобактериальной природе микробиальной пленки. Ba относится к элементам, указывающим на высокую биопродуктивность, а Ni, Cu, Zn – к элементам, которые попадают в осадок главным образом с органическим веществом.

Кроме того, было выявлено, что при напылении образцов из имеющих газовой-жидких включений произошел выброс воды, в составе которой были хлориды K-NaCl состава. Наличие Cl может свидетельствовать о его консервации в форме жидких включений первичной морской воды и как считает (Weber, 1964), жидкие включения порового флюида могут сохраниться без особого изменения его состава. Как показали исследования Н. Ота (Юдович и др., 1980) на примере раковин бивалвий, содержание Na в их раковинах закономерно снижается при удревнении возраста, что связывается с процессом диагенетического разложения ОВ. Сохранение Na в газовой-жидких включениях в кальците цемента указывает на слабое преобразование первичного материала.

Наряду с исследованием цементов методами химического и количественного спектрального анализов изучались и другие компоненты биоцементолитов (зеленые филоидные водоросли, мшанки, палеоаплизины). Приведенный химический анализ основных компонентов из ассельских биоцементолитов разреза Писаный Камень на Северном Урале показал вариации их состава на разных стадиях экологической сукцессии (таблица 1).

Обобщенные данные по первичной минералогии скелетов (Flügel, 2004) свидетельствуют о том, что и гидроиды (*Palaeoaplysina*), и зеленые водоросли, представленные здесь *Anchicodium*, реже *Eugenophyllum* (Пономаренко, Иванова, 2010), имели арагонитовые скелеты. Как выявлено (Senowbari-Daryan, Flügel, 1993), тубифитесы, являвшиеся часто распространенными компонентами биоцементолитов, секретировали высоко-Mg кальцит, подобно современным арагонитовым красным кораллиновым водорослям, возможно и соленопорам. Различия в магнезиальности кальцитовых скелетов палеоаплизин и зеленых водорослей попытаемся объяснить «физиологическим фактором» по (Weber, 1973), который связывал его со скоростью роста. Суть состоит в том, что чем быстрее происходит кальцификация, тем ближе отношение Mg/Ca к отношению, существующему в морской воде, и организм не успевает отбросить ненужный ему Mg из скелета. Кроме того, чем выше филетический уровень организма, тем меньше он допускает Mg в скелет. Таким образом, можно предположить, что палеоаплизины, являясь колониальными метазойными организмами и содержащими меньше всего количество MgO, могли жить относительно долго. Зеленые водоросли из-за короткой продолжительности жизни активно захватывали Mg из окружающей воды при кальцификации таллома, что могло вызвать локальное недонасыщение окружающих вод ионами Mg<sup>2+</sup>, с чем, по-видимому, связывается пониженное содержание MgO в цементе. Также интересно повышенное содержание нерастворимого остатка в талломах водорослей (1.87 %), но его состав пока не изучен.

**Таблица 1.** Химический состав основных компонентов биоцементолитов

Стадия ЭС	Основные компоненты	CaO	MgO	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	Н.О.
деструкция	палеоаплизины	53.91	0.61	0.005	0.16
	биоцемент	50.42	3.59	0.005	0.2
колонизация	водоросли	52.13	3.29	0.033	1.87
	биоцемент	54.06	0.68	0.005	0.28
	мшанки	53.69	1.54	0.005	0.48
стабилизация	биоцемент	52.83	1.86	0.008	0.6
	матрикс	53.46	1.3	0.014	1.05

В талломах зеленых водорослей отмечается и относительно повышенное содержание фосфора (табл. 1). Выделяются два основных механизма образования сингенетичного фосфата: (а) непосредственное осаждение фосфата из морской воды и (б) метасоматическая фосфатизация карбонатного осадка (Юдович, 2006). Если в первом случае садка фосфата была возможна только в диагенезе из поровых вод, откуда могла достигаться необходимая концентрация фосфора (на один-два порядка выше, чем в средней морской воде). Для метасоматической фосфатизации карбоната достаточно более низкой концентрации фосфатов. Экспериментальным путем было подтверждено, что осаждение фосфатов может происходить в среде, обогащенной органическим веществом, которое находится на стадии активного разложения под воздействием микроорганизмов (Батурин, 1978). Относительно повышенное содержание фосфора в талломах зеленых водорослей могло быть вызвано возрастанием щелочности в результате разложения ОВ водорослей редуцентами, которыми, по всей видимости, являлись микробиальные организмы микробиальных пленок, покрывающих не только пластины палеоаплизин, но и талломы филлоидных водорослей. Присутствие биопленок фактически на всех органических компонентах биоцементолитов, в свою очередь, свидетельствует о слабой активности окружающих вод, что подтверждает идею о формировании скелетных холмов в склоновых обстановках.

Распределение содержания Ba и Sr в тех же биоцементолитах на разных стадиях формирования каркаса скелетных холмов приведены в таблице 2. Палеоаплизин в отложениях стадии деструкции являются биокластовым материалом, крустифицированным биоиндуцированным цементом. Среди них по насыщенности ОВ выделяются светлые и темные по цвету обломки их скелетов.

**Таблица 2.** Распределение Ba и Sr в основных компонентах биоцементолитов

Стадии ЭС	Компоненты породы	Ba (г/г)	погр. (%)	Sr (г/г)	погр. (%)
Деструкция	<i>Palaeoaplysina</i> (темный)	22	30	4300	14.2
	Цемент 1 генерации	17	30	480	27.7
	Цемент последней генерации	17	30	370	27.7
	<i>Palaeoaplysina</i> (темный)	17	30	3700	14.2
	<i>Palaeoaplysina</i> (светлый)	36	30	880	22.2
	Биоцемент	15	30	430	27.7
Колонизация	Водоросли	48	30	1600	18.2
	Биоцемент	15	30	580	22.2



При анализе имеющихся данных по геохимии стронция было установлено, что максимальные его содержания имеются в современных рифах, а в ископаемых содержание Sr в 3–6 раз ниже кларкового для карбонатов (Юдович и др., 1980). Там же было отмечено повышенное содержание Sr в нижнепермских палеоаплизиновых известняках. Этот факт говорит о том, что такое содержание является характерным признаком морских вод того времени. Наиболее высокие содержания Sr отмечаются в темных скелетах палеоаплизин, содержащих ОВ, а меньше в кальцитизированных талломах зеленых водорослей и светлых палеоаплизинах. Количество Sr, близкое к кларковому, отмечается как в биологически индуцированных цементных корках, так и в блоковом кальцитовом цементе. Известно, что главным источником Sr в современных рифах является арагонит в скелетах животных и водорослей, однако на его распределение в карбонатных породах влияет характер диагенеза. При протекании диагенеза «в открытой системе», примером которому могут служить высокопористые рифовые сооружения, в породах из-за замещения метастабильного арагонита кальцитом, остается минимальное количество первоначального Sr. При заторможенном диагенезе могут возникать реликтовые положительные аномалии по Sr, которые интерпретируются как «эффект закрытой системы». Сущность этого явления состоит в том, что уже при раннедиагенетическом преобразовании карбонатного осадка поровый флюид оказывается запечатанным. В результате, независимо от того, сохранились ли метастабильные фазы в условиях закрытой системы или постепенно заместились кальцитом, Sr в поровом флюиде уже не мог покинуть пределы пласта и накапливался либо в виде стронциевого кальцита, либо как собственные минералы Sr. Подтверждением существования закрытой системы диагенеза в нашем случае является наличие микробильной оторочки на органических остатках и присутствие микрозерен барита и целестина в биоцементолитах. Поэтому, образование биопленок на поверхности сессильных организмов, по которым развивалась крустификационная цементация, определяли не только своеобразный диагенез «закрытой системы» во время раннедиагенетической литификации, но и своеобразную архитектуру каркасов скелетных холмов.

Результаты изотопного анализа ассельских микробильно-палеоаплизиновых биогермных и биокластовых биоцементолитов и позднегжельско-раннепермских раковин брахиопод показывают, что изотопный состав углерода характеризуется более высокими величинами  $\delta^{13}\text{C}$  (3.5–5.5 ‰ – в биогермных и 6.9–7.3 ‰ – в биокластовых биоцементолитах, и 5.1–7.3 ‰ – в раковинах брахиопод) по сравнению с обычными морскими карбонатами (–2... 2 ‰). При этом изотопный состав кислорода имеет несколько пониженные величины  $\delta^{18}\text{O}$  (соответственно 25.1–30.0 ‰ и 28–30 ‰). Эти данные говорят о том, что исследованные образцы не попали в область значений изотопного состава, свойственным карбонатам нормально-осадочного происхождения,

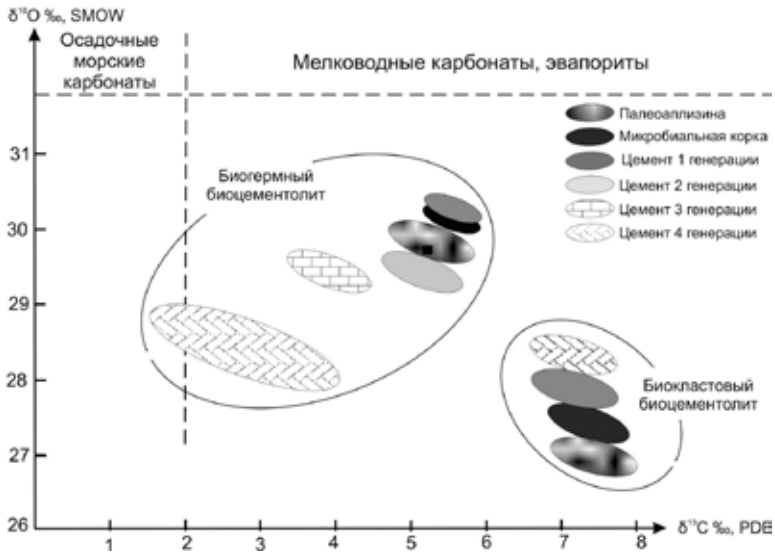


Рис. 3. Распределение величин изотопного состава углерода и кислорода в микробно-палеоаплизиновых биоцементолитах: биогермном (обр. Ш-1/91) и биокластовом (обр. П-У-28/112-09).

что свидетельствует о специфических условиях образования пород скелетных холмов (рис. 3). Колебания изотопной кривой углерода в нижнепермских биогермных биоцементолитах составляют 2 ‰, в биокластовых биоцементолитах – 0.4 ‰, а в раковинах брахиопод – 2.2 ‰. Мы видим близкие величины колебания в биогермных биоцементолитах и раковинах брахиопод, тогда как в биокластовых, т. е. перемещенных органических остатках, близкие величины в теле палеоплизин и цемента. Отклонения величин изотопного состава углерода и кислорода в пределах 1–2 ‰ могут быть следствием изменения изотопного состава углерода  $CO_2$  атмосферы в течение того времени. Утяжеление изотопного состава кислорода может быть обусловлено как ингрессией трансгрессивных морских вод, так и аридизацией климата. Повышение изотопного состава углерода от 3.5 ‰ к 5.5 ‰ отчетливо прослеживается от цемента поздней генерации (блоковый кальцит) к цементу ранних (радиально-лучистый кальцит) в биогермных биоцементолитах, тогда как в палеоплизинах его изменения незначительны 5.0 ‰ ... 5.2 ‰.

### УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ БИОИНДУЦИРОВАННЫХ ЦЕМЕНТОВ

Биологически индуцируемая минерализация проявляется в том, что биомолекулы выделяются в окружающую среду в процессе нормального или патологического метаболизма. Многочисленными экспериментальными исследованиями установлено, что именно ранняя минерализация позволяет остановить процесс разложения органики, и движущей силой такой минерализации являются бактерии (Ископаемые бактерии, 2011). Со-

гласно экспериментам, бактерии вызывают осаждение арагонита и кальцита, показывая четкие морфологии, которые отражают бактериальное участие. Так как большинство бактерий за исключением цианобактерий независимы от света, бактериально контролируемое осаждение карбоната не ограничено мелководными обстановками и происходят также в глубоководных сублиторальных местах, различных криптовых средах обитания и в глубоких частях бассейнов.

Распространение таких обильных биологически индуцированных цементов в позднем палеозое было связано в большей степени с изменениями физико-химических параметров биосферы того времени. Изучение изотопного состава по арагониту аммоноидей Среднего Урала показало, что температура вод в мелководных морских бассейнах составляла 13.7–18.9 °С (гжель), достигая в сакмарское время 17.4–23.7 °С (Захаров и др., 2001), что характеризует прохладные воды умеренной зоны. Минеральный состав скелетных представителей биоцементолитов – мшанок, зеленых водорослей, фораминифер, гидрозой, тубифитесов, кальциспонгий – имеет в основном арагонитовый, кальцит-арагонитовый и высокомагнезиально-кальцитовый состав, что свидетельствует о насыщенности океанских вод арагонитом (Stanley, Hardie, 1998; Flügel, 2004). Известно, что обилие скелетных каркасов соответствует распространению олиготрофных вод. Повышение питательных веществ вызывает эвтрофику и аноксию в мелководных условиях, что и обеспечило мезотрофные условия в каменноугольных и пермских морях (Martin, 1995, 1996). В мелководных бассейнах наблюдалось обилие разнообразных бентосных сообществ крупных скелетных метазой и водорослевых ассоциаций, что свидетельствует о высоком питательном балансе морских вод. Этим возможно и объясняется широкое распространение радиально-лучистых крустификационных корок в биоцементолитах позднего палеозоя (рис. 4). Биоцементолиты с микрокристаллическим цементом, образовавшимся в результате метаболической продукции микробов и водорослей, колонизировавших скелетный дебрис и не образывавших крустификационные цементы, также являются важными компонентами верхнепалеозойских органогенных сооружений (рис. 1).

Позднее были даны четкие обоснования вековых вариаций в фанерозое несkeletalной карбонатной минералогии, основанные на строении ооидов и карбонатного цемента (Sandberg, 1983, 1985). После многочисленных дискуссий большинство исследователей согласились с существованием, так называемых кальцитовых и арагонитовых морей. Кальцитовые моря определяются по преобладанию кальцитовой минералогии в течение парниковых периодов, а арагонитовые – по преобладанию арагонитовой и высокомагнезиальной минералогии в течение ледниковых периодов.

Большинство работ, посвященных исследованию кальцитовых и арагонитовых морей в фанерозое, были сфокусированы, главным образом, на мо-

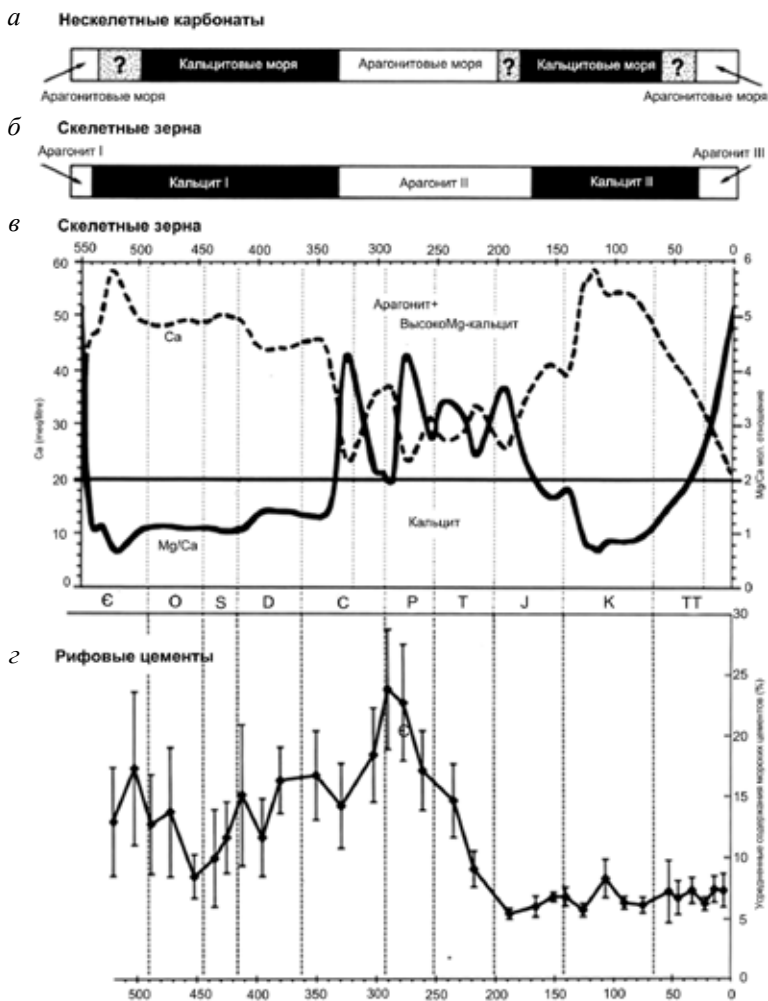


Рис. 4. Соотношение между вариациями карбонатной минералогии морских групп, минералогией морских эвапоритов и нескелетных карбонатов, соотношением  $Mg/Ca$  и абсолютной концентрацией  $Ca$  в морской воде, с частотой рифовых каркасов во времени: *а* – вековые изменения минералогического состава нескелетных карбонатов, *б*, *в* – скелетных зерен, *г* – количество рифовых цементов, изменяющихся во времени; интервалы, характеризующиеся обильными рифовыми цементами, соответствуют приблизительно фазам биоцементных рифов (по: Flugel, 2004).

левом соотношении  $Mg/Ca$  в морской воде как на первично стимулирующем факторе. В работе (Vots et al., 2011) показано, что повышение содержания растворенного  $SO_4$  понижает соотношение  $Mg/Ca$ , при котором кальцит дестабилизируется и арагонит становится доминантным полиморфом  $CaCO_3$ . Большинство организмов использовали для себя преимущественно ту минералогическую форму, которая была характерна для вод того времени. Со-

впадающие с изменениями в  $\text{CaCO}_3$  минералогии эвапориты, которые осаждались из морской воды в течение тех же самых периодов, колебались между  $\text{KCl}$  (кальцитовые моря) и  $\text{MgSO}_4$  (арагонитовые моря) типами, включающими соответственно высокие концентрации растворенных  $\text{CaCl}_2$  и  $\text{MgSO}_4$ . Исследования галлийных флюидных включений, показавших совместное изменение  $\text{SO}_4$  и  $\text{Mg/Ca}$  с изменением  $\text{CaCO}_3$  минералогии, позволили авторам утверждать, что помимо соотношения  $\text{Mg/Ca}$  в качестве главного влияния на осаждение разных модификаций  $\text{CaCO}_3$  имели ионы  $\text{SO}_4$ .

Установлено, что срединно-океанические хребты работают как гигантский породный флюид системы ионного обмена для  $\text{Ca}^{2+}$  (флюидный) и  $\text{Mg}^{2+}$  (породный) и контролируют мольное соотношение  $\text{Mg/Ca}$  в морской воде открытых океанов (Stanley, Hardie, 1999) – рис. 5,б. При низкой скорости спрединга, соответствующей низкому гидротермальному потоку рассола, если это соотношение  $\sim 2$  для теплых поверхностных морских вод, тогда вместо низко-Mg кальцита, как это отмечается в современных океанах, осаждался арагонит  $\pm$  высоко-Mg кальцит. Напротив, высокие скорости спрединга (=высокому гидротермальному потоку рассолов) отражают низкое мольное соотношение в морской воде. Если это соотношение опускается ниже  $\sim 2$ , тогда низко-Mg кальцит будет осаждаться вместо арагонита  $\pm$  высоко-Mg кальцита, как это было характерно, например, для мелового периода (Ries et al., 2009). Л. Харди (Hardie, 1996) использовал кривые уровня моря первого порядка как отражающие продукцию океанической коры в течение фанерозоя и модель Спенсера-Харди (Spencer, Hardie, 1990) для прогнозирования минералогии несkeletalных морских карбонатных ооидов и цементов как функций вековых изменений соотношения  $\text{Mg/Ca}$  в морской воде. В результате он получил полное соответствие с периодами смены арагонитовых и кальцитовых морей.

Глобальное распространение биоцементолитов в рифогенных образованиях в позднем карбоне и ранней перми, несомненно, контролировалось изменениями физико-химических параметров. Минеральный состав скелетных представителей – мшанок, зеленых водорослей, фораминифер, гидрозой, кальциспонгий – имеет в основном арагонитовый, кальцит-арагонитовый и высокомагнезиально-кальцитовый состав, что свидетельствует о насыщенности океанских вод арагонитом. Начиная с раннего карбона, соотношение  $\text{Mg/Ca}$  в морской воде сместилось в арагонитовый режим, стали преобладать новые рифостроящие сообщества из водорослей (дазикадиевые, филлоидные), гидроидов и губок (хаetidные, кальциспонгии, сфинктозойные) (Stanley, 2006). Этим, возможно, и объясняется широкое распространение радиально-лучистых крустификационных корок – индикаторов биоцементолитов. Для арагонитовых морей этого этапа характерно резкое понижение роли кораллов в рифообразовании, так как они имели кальцитовый скелет (Kiesseling et al., 2008).

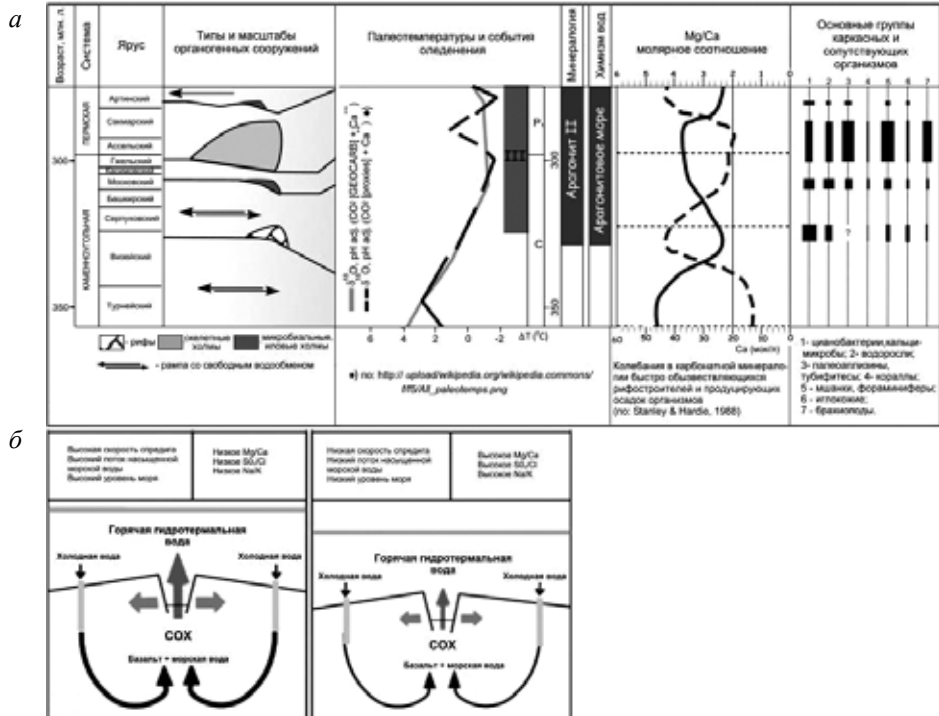


Рис. 5. *а* – взаимосвязь каменноугольно-раннепермского рифообразования с глобальными гео-биосферными событиями; *б* – характеристика влияния скорости спрединга в срединно-океанических хребтах – COX – на глобальный уровень моря, привнос гидротермальных вод и химический состав морской воды (по: Stanley et al., 1999), слева – при высоких, справа – при низких скоростях спрединга; широкие стрелки (не в масштабе) – вертикальные (интенсивность поступления притоков гидротермальных флюидов COX), горизонтальные (сопоставляются с скоростями спрединга).

Эвстатическое понижение уровня моря, связанное с оледенением на Гондване, а также с проявлением мощной пермской фазы герцинского тектогенеза, привело к возникновению обширных областей эрозии. Это, в свою очередь, повлекло за собой изменение палеоландшафтных обстановок, палеоэкологических условий, повышение континентального сноса и, соответственно, увеличение трофических уровней, усиление биохимической деятельности микробных сообществ и формирование своеобразных биоидуцированных цементов, широко представленных в скелетных холмах исследуемого региона (рис. 5,а).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В разрезах севера Урала и Предуральяского краевого прогиба в верхне-каменноугольно-нижнепермских органогенных сооружениях, представляющих собой скелетные холмы, широко распространены биоцементолиты,

для которых наиболее характерной особенностью является развитие крустификационного биологически индуцированного кальцита.

По данным изучения ископаемых и современных рифов максимально содержания (до 30 %) такие цементы достигают только в позднекаменноугольно-раннепермский интервал (Kießling, 2002).

Для того времени был характерен холодный климат (фаменско-позднетриасовый период фанерозойского “icehouse”). Глобальное понижение уровня моря, связанное с оледенением на Гондване, а также с проявлением судетской и астурийской фазами герцинского тектогенеза, привело к возникновению обширных областей эрозии. Это в свою очередь повлекло за собой изменение палеоландшафтных обстановок, палеоэкологических условий, повышение континентального сноса и, соответственно, увеличение трофических уровней, усиление биохимической деятельности микробиальных сообществ и создание эвтрофных и аноксических условий в мелководных морях.

На широкое распространение разнообразных крустификационных цементов биоцементолитов в скелетных холмах в позднем карбоне и ранней перми влияло сочетание холодного климата, глобального понижения уровня моря, повышения континентального сноса и соответственно увеличения питательных веществ, а также арагонитового состава океанских вод в условиях низких скоростей спрединга.

Работа проводилась в рамках программы Президиума РАН 28/2, по проекту № 12-П-5-1006.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антошкина А.И.* 2003. Рифообразование в палеозое: север Урала и сопредельные области. Екатеринбург: УрО РАН. 303 с.
- Антошкина А.И.* 2008. Эволюция рифообразования и биогенных каркасов в палеозое северо-востока Европейской платформы // *Вестн. ИГ Коми НЦ УрО РАН.* № 5. С. 10–13.
- Антошкина А.И.* 2009. Биоцементолиты – важный компонент органогенных построек позднего карбона-ранней перми (на примере севера Урала) // *Мат-лы 2 всерос. конф. «Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ», 27–30 сентября 2009 г. Казань: КГУ.* С. 42–43.
- Батурин Г. Н.* 1978. Фосфориты на дне океанов. М.: Наука. 232 с.
- Захаров Ю.Д., Борискина Н.Г., Попов А.М.* 2001. Реконструкция условий морской среды позднего палеозоя и мезозоя по изотопным данным (на примере севера Евразии). Владивосток: Дальнаука. 112 с.
- Лютюев В.П., Антошкина А.И., Пономаренко Е.С.* 2010. Парамагнитные маркеры стадийности отложения карбонатов палеоаплизиновых биоцементолитов // *Мат-лы всерос. литол. совещ. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН.* С. 205–207.

- Пономаренко Е.С.* 2011. Литолого-палеоэкологическая характеристика нижнепермской органогенной постройки роза Кырта Испередский, Северный Урал // Литосфера. № 3. С. 50–63.
- Пономаренко Е.С., Иванова Р.М.* 2010. Генезис «червячковых известняков» в нижнепермской органогенной постройке Писаный Камень на р. Унья (Северный Урал) // Мат-лы всерос. литол. совещ. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. С. 142–144.
- Равикович А.И.* 1956. К характеристике биогермных фаций верхнего палеозоя бассейна Печоры (р. Унья) // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 31(2). С. 37–59.
- Чувашиов Б.И., Мизенс Г.А., Черных В.В.* 1999. Верхний палеозой бассейна р. Щугор // Мат-лы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 2. Екатеринбург: УрО РАН. С. 39–80.
- Юдович Я.Э.* 2006. Семь генотипов фосфатогенеза // Вестн. Ин-та геологии Коми НЦ УрО РАН. № 6 (13). С. 2–6.
- Юдович Я.Э., Майдль Т.В., Иванова Т.И.* 1980. Геохимия стронция в карбонатных отложениях (в связи с проблемой геохимической диагностики рифов). Л.: Наука. 152 с.
- Bots P., Benning L.G., Rickaby R.E.M., Shaw S.* 2011. The role of SO<sub>4</sub> in the switch from calcite to aragonite seas // *Geology*. V. 39. № 4. P. 331–334.
- Chuvashov B.I.* 1983. Permian reefs of the Urals // *Facies*. V. 8. P. 191–212.
- Flügel E.* 2004. *Microfacies of carbonate rocks: analysis, interpretation and application*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 976 p.
- Flügel E., Flügel-Kalher E.* 1992. Phanerozoic reef evolution: basic question and data base // *Facies*. V. 26. P. 167v278.
- Hardie L.A.* 1996. Secular variation in seawater chemistry: An explanation for the coupled secular variation in the mineralogies of marine limestones and potash evaporites over the past 600 m.y. // *Geology*. V. 24. P. 279–283.
- James N.P., Bourque P.A.* 1992. Reefs and Mounds / Eds R.G. Walker, N.P. James. *Facies models –response to sea-level change*. Geol. ass. Canada. P. 323–347.
- Kiessling W.* 2002. Secular variations in the Phanerozoic reef systems / Eds W. Kiessling, E. Flügel, J. Golonka. *Phanerozoic reef patterns*. SEPM, spec. publ. V. 72. P. 625–690.
- Martin R.E.* 1995. Cyclical and secular variation in microfossil biomineralization: Clues to the biogeochemical evolution of Phanerozoic oceans // *Global and planetary change*. V. 11. P. 1–23.
- Martin R.E.* 1996. Secular increase in nutrient levels through the Phanerozoic: implications for productivity, biomass, and diversity of the marine biosphere // *Palaios*. V. 11. P. 209–219.
- Riding R.* 2002. Structure and composition of organic reef and carbonate mud mounds: concepts and categories // *Earth-science rev.* V. 58. P. 163–231.
- Sandberg P.A.* 1983. An oscillating trend in Phanerozoic nonskeletal carbonate mineralogy // *Nature*. V. 305. P. 19–22.
- Sandberg P.A.* 1985. Nonskeletal aragonite and pCO<sub>2</sub> in the Phanerozoic and Proterozoic / Eds E.T. Sundquist, W.S. Broecker. *The carbon cycle and atmospheric CO<sub>2</sub>: Natural variations Archean to present* // *Amer. geophys. union*. 32. P. 585–594.



- Senowbari-Daryan B., Flügel E.* 1993. *Tubiphytes* Maslov, an enigmatic fossil: classification, fossil record and significance through time. Pt I: discussion of Late Paleozoic material / Eds F. Barattolo et. al. Boll. soc. paleont. Ital., spec. vol. 1. Mucchi, Modena. P. 353–382.
- Spencer R.J., Hardie L.A.* 1990. Control of seawater composition by mixing of river waters and midocean ridge hydrothermal brines / Eds R.J. Spencer, I.-M. Chou. Fluid-mineral interactions: A tribute to H.P. Eugster. geoch. soc., spec. publ. V. 19. P. 409–419.
- Stanley S.M.* 2006. Influence of seawater chemistry on biomineralization throughout Phanerozoic time: paleontological and experimental evidence // *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.* V. 232. P. 214–236.
- Stanley S.M., Hardie L.A.* 1998. Secular oscillations in the carbonate mineralogy of reef-building and sediment-producing organisms driven by tectonically forced shifts in seawater chemistry // *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.* V. 144. P. 3–19.
- Ries J.B.* 2009. Effects of secular variation in seawater Mg/Ca ratio (calcite–aragonite seas) on CaCO<sub>3</sub> sediment production by the calcareous algae *Halimeda*, *Penicillus* and *Udotea* – evidence from recent experiments and the geological record // *Terra Nova.* V. 21. P. 323–339.
- Ries J.B., Stanley S.M., Hardie L.A.* 2006. Scleractinian corals produce calcite, and grow more slowly, in artificial Cretaceous seawater // *Geology.* V. 34. № 7. P. 525–528.
- Weber J.N.* 1964. Chloride ion concentration in Liquid inclusions of carbonate rocks as a possible environment indicator // *J. sediment. petrol.* V. 34. № 3. P. 677–679.
- Weber J.N.* Temperature dependence of magnesium in Echinoid and Asteroid skeletal calcite: a reinterpretation of its significance // *J. geol.* 1973. V. 81. № 5. P. 543–556.

## **BIOINDUCED CRUSTIFICATION AS A REACTION OF THE LATE CARBONIFEROUS – EARLY PERMIAN REEF ECOSYSTEMS ON BIOSPHERE CHANGES**

**A.I. Antoshkina, E.S. Ponomarenko**

Syn-sedimentary incrustate cements played an important role in the Upper Carboniferous-Lower Permian reef-like formations structure of skeletal mounds in the northern part of the Urals. Small or thin organisms covered with biofilms served as a substratum for firm cement crusts construction in the reef ecosystems structure. Probably such sessile organisms couldn't form any frame constructions. However extensive and fast post-humous biologically induced incrustate cements of soft skeletons settled on heterogeneous bioclastic material promoted of high topography firm frameworks on a sea-bottom in slope conditions.

*Keywords:* sessile organisms, biologically induced cement, biocementstones, skeletal mounds, Late Carboniferous – Early Permian, northern part of the Urals, biospheric changes.

УДК 552.5

## **СПЕЦИФИЧНЫЕ МИКРОАГРЕГАТЫ И ПРОБЛЕМАТИЧНЫЕ МИКРОФОССИЛИИ – СПУТНИКИ БИОХЕМОГЕННЫХ ПОРОД**

© 2014 Л.В. Леонова<sup>1</sup>, Т.В. Литвинова<sup>2</sup>, С.П. Главатских<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Институт геологии и геохимии УрО РАН, Екатеринбург  
lleonova@yandex.ru; stepan\_glav@uralweb.ru*

<sup>2</sup>*Геологический институт РАН, litvinova-geo@rambler.ru*

В микробиальных экосистемах в результате высокой скорости фоссилизации образуются псевдоморфозы по оболочкам как целостных, так и разрушенных клеток. Последние могут приниматься исследователями за хемотропные образования коллоидных соединений, в частности, водного диоксида кремния. В данной работе акцентируется внимание на микрообразованиях, принадлежность которых к минерализованным биопленкам или фрагментам ископаемых бактериальных чехлов доказана в процессе изучения методами электронной микроскопии, энерго-дисперсионной спектроскопии. Обращается внимание на некоторые минеральные микроагрегаты специфического облика, встречающиеся в исследуемых авторами образцах, строматолитах и обособлениях, биоминеральное происхождение которых удалось установить.

*Ключевые слова:* микрофоссилии ископаемых прокариот, минерализованные биопленки и фрагменты оболочек, нетипичные микрокристаллы биоминералов.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Изучение некоторых осадочных и гидротермально-осадочных пород с использованием метода электронной микроскопии выявило стабильное присутствие в них сингенетических микроагрегатов неясного генезиса, отличающихся по морфологии от своих хемотропных аналогов. Обычно эти частицы сопутствуют литологическим объектам, происхождение которых тесно связано с жизнедеятельностью микроорганизмов, в частности,

бактериальным литифицированным постройкам (Леонова и др., 2011а) или строматолитам (Литвинова, 2009), причем в последних они встречаются гораздо чаще, чем микрофоссилии прокариот. Находки минерализованных остатков ископаемых бактерий хорошей степени сохранности имеют существенную научную значимость. С их помощью можно оценить роль биогенного фактора в формировании породы и даже некоторых рудных и нерудных полезных ископаемых и уточнить скорость литификации осадка. Сопоставление их с современными аналогами позволяет изучать не только процессы становления микромира, но и внести существенный вклад в теорию эволюции биосферы в целом (Заварзин, 2003; Проблемы..., 1993), так как характер седиментации в палеобассейнах во многом зависел от количества в нем микроорганизмов и их жизнедеятельности (Розанов, 2003).

Наряду с бесспорными биогенными микрочастицами, в осадочных отложениях в этих же условиях могут fossilizироваться и сохраняться фрагменты частично разрушенных оболочек или пленок колоний. Встречая подобные образования в процессе изучения осадочных пород, многие исследователи оставляют их без внимания как неинформативные или принимают за специфичные хемогенные минеральные агрегаты. Таким образом, роль микробиоты как активного создателя пород оказывается заниженной. Поэтому в данной работе мы акцентируем внимание на некоторых минеральных агрегатах необычного облика, биоминеральное происхождение которых нам удалось установить, а также на микрофоссилиях – фрагментах ископаемых бактериально-водорослевых образований.

## ИСХОДНЫЕ ДАННЫЕ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объекты изучения включают пластовые, желваковые и столбчатые неветвящиеся строматолиты из карбонатных толщ нижнего рифея и лепешковидные, сплюснуто-шарообразные и шаровидные обособления верхнепермского ( $P_2kz_2$ ) и среднедевонского ( $D_2ef-gv$ ) возрастов. Строматолиты различных таксонов отобраны в нижнерифейских отложениях котуйканской свиты Северного Прианабарья, в районе безымянного притока р. Фомич, где прослеживается трехкилометровый карбонатный риф мощностью около 250 м (Литвинова, 2009). Коллекции лепешковидных и шарообразных обособлений выявлены в обнажениях верхнепермских гипс-доломитовых пород правого берега реки Волги (Республика Татарстан, от п. Красновидово до п. Сюкеевский Взвоз), где они представлены доломитом, кремнисто-доломитовым и кремнистым материалом (Леонова и др., 2011а). Морфологически идентичные обособления были найдены также в среднедевонских ( $D_2ef$ ) яшмовых отложениях Южного Урала (п.п. Файзулино, Кусимовский Рудник), они состоят преимущественно из вернадита, литиофорита и кварца. В перекрывающих яшмовые толщи среднедевонских пес-

чаникоподобных породах с кварцевым цементом собраны образцы обособлений (п.п. Файзулино, Хасаново, Аскарково), также сложенные кварцем, вернадитом и литиофоритом (Леонова и др., 2011б).

Независимые исследования объектов проводились с помощью сканирующего электронного микроскопа TesScan MV 2300, оснащенного энерго-дисперсионным спектрометром (ЭДС) Inca 200, напыление осуществлялось золотом (ГИН РАН, Москва), а также с использованием сканирующего электронного микроскопа JSM-6390LV, JEOL, ЭДС – IncaEnergy 450 с углеродным напылением проб (ИГГ УрО РАН, Екатеринбург). Для детального изучения морфологии микроагрегатов и проведения микроаналитических измерений использовались свежие сколы образцов, ориентированные спилы, специально подготовленные для работы с помощью сканирующего микроскопа полированные и прозрачные шлифы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.

### ВЫВОДЫ

В биогенных породах разного возраста и неодинакового минерального состава достаточно часто встречаются покровные формы со сморщенной поверхностью (табл. I, фиг. 1, 2). Такие объекты нередко относят к хемогенным образованиям водного диоксида кремния, предполагая, что их структура возникла в результате обезвоживания агрегатов в процессе литификации осадка. Однако благодаря использованию метода электронной микроскопии удалось решить вопрос в пользу биогенного происхождения таких микрообъектов. На микрофотографии пробы из вернадит-литофорит-кварцевого обособления (Южный Урал, п. Кусимовский Рудник) представлена разрушенная оболочка одной из клеток цепочки ископаемых цианобактерий (табл. I, фиг. 3, 4), сохранившаяся благодаря быстрому замещению гликокаликса диоксидом кремния (таблица 1).

Следует отметить, что слоистость строматолитов, фиксируемая как в разрезе, так и с помощью электронного микроскопа, обусловлена чередованием однообразного пелитоморфного минерального слоя с органогенным, сложенным повторяющимися агрегатами схожего облик (Литвинова, 20090). Анализ элементарного состава позволяет разделить морфологически сходные, но различные по генезису объекты, а также уточнить состав вмещающей их породы и выявить акцессорные минералы. Так, широко распространенные в биогенных породах различного возраста частицы с морщинистой (шагреновой) или гладкой поверхностью (табл. I, фиг. 5, 6, 7) приурочены в строматолитах к органогенному слою, что говорит в пользу их биогенного происхождения. С помощью метода энерго-дисперсионной спектроскопии при напылении проб золотом был установлен их химический состав. Эти образования характеризуются повышенным содержанием углерода, обязательным присутствием кремнезема, а также Na, K, Cl – обычных спутников

**Таблица 1.** Полуколичественный анализ элементного состава (ЭДС-Inca Energy 450) в точках опробования микрофоссилии цианобактерии.

Элементы весовой % К	Результаты точечного элементного анализа				
	Спектр 1	Спектр 2	Спектр 3	Спектр 4	Спектр 5
O	61.13	59.24	63.29	61.70	51.20
Mg	0.56	0.73	0.65	0.54	0.74
Al	11.46	8.89	7.87	8.38	14.17
Si	19.90	23.12	22.66	20.32	22.93
K	1.25	2.00	1.11	0.97	1.96
Ti	0.18				
Mn	0.70	1.33	0.37	0.56	1.87
Fe	4.83	3.19	2.37	5.12	5.66
P		0.33	0.23	0.58	0.32
S		0.60	0.88	1.13	0.61
Ca		0.57	0.57	0.70	0.53
Итого 100.00					

биоса, что существенно отличает эти частицы по составу от вмещающей их чисто карбонатной породы. Некоторыми исследователями образования подобной морфологии трактуются как минерализованная биопленка, представляющая собой в прошлом колониальное сообщество (Астафьева и др., 2011), способное объединять различные бактерии и водоросли. Действительно, эти образования покрыты упорядоченными определенным образом наночастицами, характеризующимися высоким содержанием редкоземельных элементов (Литвинова, 2009). Их присутствие может свидетельствовать о жизнедеятельности в колонии элементоспецифичных бактерий: известно, что редкоземельные и некоторые другие элементы могут избирательно замещать биос (Аверина, Ермолаев, 1979). Кроме того, бактерии и при жизни могут извлекать из воды те или иные элементы, что уже давно известно ученым, и даже активно используется как при очистке водоемов, например, от фосфора (Мино, 2000), так и для обогащения (Kagavaiko, 1985) и добычи ряда элементов (Ag, Si и др.) методом выщелачивания (Иванов, Степанов, 1960).

О том, что ископаемые биолиты сохранили следы жизнедеятельности микробиальных сообществ, свидетельствуют микрофотографии наших образцов, где покровы приурочены к минерализованным остаткам ископаемых прокариот, установленных в пробах из обособлений вернадит-липтофорит-кварцевого (табл. I, фиг. 8) (Южный Урал, Кусимовский Рудник) и доломит-кремневого составов (табл. I, фиг. 9) (Республика Татарстан, правый берег реки Волги, п. Яшельча).

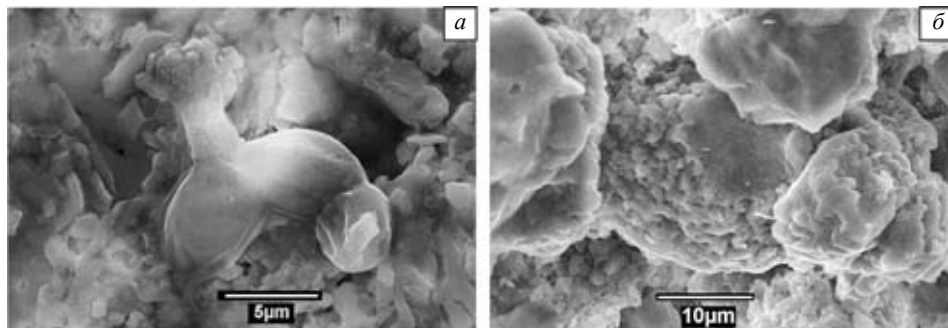


Рис. 1. Микрофотографии специфичных кристаллов кальцита, образовавшихся при разрыве клетки цианобактерии: *a* – современное отложение карбонатов в чаше источника лечебных минеральных вод Ротонда санатория Нижне-Ивкино (Куменский р-н, п. Нижне-Ивкино); *б* – доломит-кремневые образования, правый берег реки Волги, Республика Татарстан, п.п. Яшельча, Красновидово; верхняя пермь, казанский ярус.

Следует отметить, что такие специфичные, состоящие из сложно нарастающих округлых лепестков агрегаты доломита широко распространены в обособлениях из верхнепермских гипс-доломитовых отложений правого берега реки Волги, тогда как во вмещающих породах зерна доломита имеют ромбоэдрический габитус. Подтверждением их биогенной природы могут служить аналогичные по морфологии микрокристаллы карбоната, образующиеся и в настоящее время. Так, около одного из источников лечебных минеральных вод санатория Нижне-Ивкино (Куменский р-н, п. Нижне-Ивкино) нами была обнаружена и изучена корочка кальцита (1–2 мм) с захороненными минерализованными остатками цианобактерий и их построек. На одной из микрофотографий (рис. 1,*a*) представлено, как внутриклеточное вещество, прорвав оболочку клетки, катализирует процесс осаждения кальцита в виде розетки.

Еще одно наблюдение: как в современных, так и в ископаемых карбонатных образованиях, связанных с жизнедеятельностью микробиальных сообществ, совместно с описанными выше агрегатами биокарбонатов встречаются микрочастицы шарообразной или близкой к ней формы. Часто грани таких образований имеют специфично расщепленную поверхность, на первый взгляд напоминающую кристаллы второй генерации. Однако с помощью электронного микроскопа при увеличениях  $\times 2000$  и более можно наблюдать непрерывность роста этих моночастиц (рис. 1,*б*).

С целью выявления в породе реликтов ископаемого органического вещества, ранее были изучены методом электронного парамагнитного резонанса (ЭПР) пробы доломитовых и кремнисто-карбонатных обособлений из верхнепермских ( $P_2kz_2$ ) отложений (Леонова и др., 2011а). Результаты показали, что в минеральных матрицах исследуемых образцов заключе-

ны остатки ископаемых органических веществ (ОВ) низкой степени метаморфизма. По ЭПР - характеристикам сигналов углеродных радикалов ( $g=2.0027$ ,  $\Delta H \approx 0.9-1.3$  Гс) их можно отнести к остаткам ОВ белкового типа, то есть к макро- и микробиоте, включающей и бактерий (Муравьев, 2007).

В заключение следует отметить, что применение электронного микроскопа оснащенного ЭДС-спектрометром, совместно с другими физическими методами позволяет существенно расширить возможности исследования биогенных и абиогенных агрегатов в осадочных породах, происхождение которых обусловлено сложными биохимическими процессами. Роль бактериальных сообществ в формировании осадочных пород в настоящее время еще не оценена в полной мере, а природа многих микроагрегатов не изучена вовсе или трактуется как хемогенная. Вопрос их происхождения может быть решен лишь при проведении дополнительных исследований по установлению природы микроагрегатов нетипичного для карбонатов габитуса, значительная часть из которых может оказаться тесно связанной с жизнедеятельностью бактериально-водорослевой колонии. Исследовательскими и экспериментальными работами продемонстрировано (Бактериальная палеонтология, 2002; Muller, 1984), что в процессе фоссилизации органики в ископаемом состоянии могут сохраняться мельчайшие фрагменты первоначального строения организма, детализация состава и строения которых возможна лишь при работе с помощью электронного микроскопа.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверина А.С., Ермолаев Н.П.* 1979. Органическое вещество как промежуточная ступень в процессах концентрирования рудных элементов метаморфических пород // Геология рудных месторождений. № 3. С. 68–75.
- Астафьева М.М., Герасименко Л.М., Гептнер А.Р.* и др. 2011. Ископаемые бактерии и другие микроорганизмы в земных породах и астроматериалах. М.: ПИН РАН. 171 с.
- Бактериальная палеонтология. 2002. М.: ПИН РАН. 180 с.
- Заварзин Г.А.* 2003. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Иванов В.И., Степанов Б.А.* 1960. Применение микробиологических методов в обогащении и гидрометаллургии. М. 29 с.
- Леонова Л.В., Главатских С.П., Галеев А.А., Королёв Э.А.* 2011а. Участие микробных организмов в образовании доломитовых обособлений из верхнепермских отложений среднего Поволжья // Минералогические перспективы. Мат-лы междунар. минералог. сем. Сыктывкар. С. 86–88.
- Леонова Л.В., Главатских С.П., Королёв Э.А., Галахова О.Л.* 2011б. Роль бактериальных сообществ в формировании марганцеворудных обособлений и про-

слоек в девонских силицитовых отложениях южного Урала // Ленинградская школа литологии. Мат-лы Всеросс. литол. совещ., посв. 100-летию Л.Б. Рухина. Т. 2. СПГУ. С.-Петербург. С. 220–222.

*Литвинова Т.В.* 2009. Новые данные по строению и составу строматолитовых построек (С. Прианабарье) // Литология и полезн. ископаемые. № 4. С. 428–437.

*Мино Т.* 2000. Селекция полифосфат-аккумулирующих бактерий для усовершенствованного биологического удаления фосфата в активизированных илах при технологических процессах очистки сточных вод // Биохимия. Т. 65. Вып. 3. С. 405–413.

*Муравьев Ф.А.* 2007. Литолого-минералогическая характеристика пермских маркирующих карбонатных горизонтов Республики Татарстан // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. к.г.-м.н. Казань: КГУ. 24 с.

Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. 1993 / Отв. ред. А.Ю. Розанов. 320 с.

*Розанов А.Ю.* 2003. Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы // Палеонтологический журнал. № 6. С. 41–49.

Biogeotechnology of metals. 1985 / Eds G.I. Karavaiko, S.N. Groudev. Proc. intern. seminar and intern. training course. Moscow. 417 p.

*Muller K.P.* 1984. Further observation on the phosphatisation of fossils // Symp. 5 Intern. field workshop and seminar of phosphorite. V. 1. Beijing. Geol. publ. house. P. 219–220.



## Объяснение таблицы I

Микрофотографии биогенных частиц и агрегатов, установленных в исследуемых образцах.

Фиг. 1. Покровные образования со сморщенной поверхностью, обнаруженные в сплюснуто-шарообразных обособлениях доломит-кремневого состава из осадочных доломитов; правый берег реки Волги, Республика Татарстан, п. Яшельча; верхняя пермь, казанский ярус.

Фиг. 2. Аналогичные частицы, присутствующие в кварц-вернадит-литофоритовых образованиях из силицитов; Южный Урал, Абзелиловский р-н, п. Аскароро; верхний девон, гжельский ярус.

Фиг. 3. Микрофоссилии цианобактерий, обнаруженные в сплюснуто-шаровидном обособлении вернадит-литофорит-кварцевого состава; Южный Урал, Абзелиловский р-н, п. Кусимовский Рудник; средний девон, эйфельский ярус (цифрами отмечены точки элементного анализа ЭДС, представленного в таблице 1).

Фиг. 4. Разрушенная оболочка одной из клеток, сохранившаяся благодаря быстрому замещению гликокаликса диоксидом кремния.

Фиг. 5. Покровные образования с гладкой или морщинистой (шагреновой) поверхностью в обособлениях кварц-вернадит-литофоритового состава; Южный Урал, Баймакский р-н, п. Хасаново; средний девон.

Фиг. 6, 7. Идентичные по морфологии и составу частицы в строматолитах; Северное Прианбарье, р-н безымянного притока р. Фомич.

Фиг. 8. Покровные образования, приуроченные к микрофоссилиям ископаемых прокариот в обособлениях кварц-вернадит-литофоритового состава; Южный Урал, Абзелиловский р-н, п. Аскароро; верхний девон, гжельский ярус.

Фиг. 9. Специфичные агрегаты доломита, приуроченные к микрофоссилиям прокариот в пробах из доломит-кремневого образования; Республика Татарстан, правый берег реки Волги, п.п. Яшельча, Красновидово; верхняя пермь, казанский ярус.

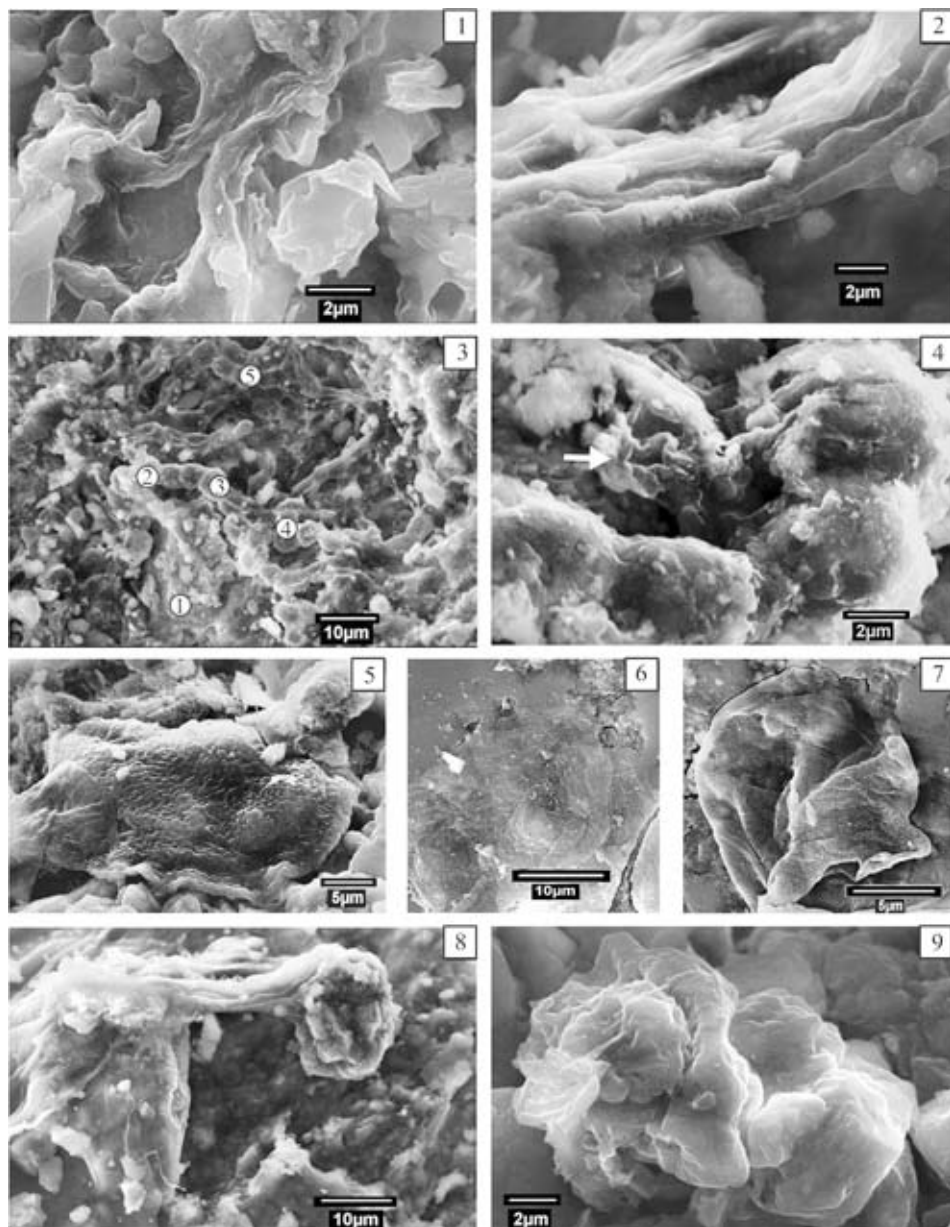
## SPECIFIC MICROAGGREGATES AND PROBLEMATIC MICROFOSSILS AS SATELLITES OF BIOGENIC ROCKS

L.V. Leonova, T.V. Litvinova, S.P. Glavatskikh

High rate of fossilization, stimulated development of pseudomorphs in microbiogenic systems along the shells of whole and broken cells. Researchers might take the latter for cheno-genetic formations of colloid compounds, aqueous silicon dioxide in particular. This paper focuses attention on micro-formations, which belong to mineralized biofilms or to fragments of fossil bacterial covers that was proved by using the methods of electron microscopy and energy-dispersive spectroscopy. Attention is drawn to some mineral aggregates of specific appearance, found in the samples studied by the authors, in stromatolites and segregations, the biomineral origin of which was established.

*Key words:* microfossils of fossil prokaryotes, mineralized biofilms and fragments of covers, uncommon microcrystals of biominerals.

Таблица I



УДК 561 (232)

## **ОСОБЕННОСТИ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ИЗВЕСТКОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ПРИ ПЕРЕХОДЕ К ФАНЕРОЗОЙСКОЙ БИОСФЕРЕ**

© 2014 В.А. Лучинина, А.А. Терлеев

*Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН*  
*LuchininaVA@ipgg.sbras.ru*

В статье рассматриваются особенности минерализации венд-раннепалеозойских водорослей, сохранившихся в нескольких вариациях: кремненными, органостенными, обызвествленными, иногда частично фосфатизированными. На этом фоне преобладали обызвествленные формы отделов Chlorophyta и Rhodophyta. Известковые водоросли дважды подвергались минерализации, если первичная структура была прижизненной, то второе карбонатное покрытие образовывалось благодаря осаждению кальция на отмершие талломы с помощью бактериально-цианобактериальных ассоциаций, выполняющих роль катализаторов. В случае нахождения мест fossilization водорослей вблизи рудных месторождений, их пористая карбонатная оболочка могла изменить цвет в зависимости от химических элементов, преобладающих в растворе.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Статья написана с целью, во-первых, отразить особенность минерализации известковых водорослей – основных продуцентов карбоната кальция, преобладавших в осадочных фациях на рубеже венда-кембрия. Во-вторых, оценить очевидные диагенетические изменения fossilized биогенного материала с помощью знаний о первичной природе обызвествленных водорослей.

Начиная с позднего рифея и на протяжении венда – кембрия лишь очень немногие водоросли разработали процесс прижизненного обызвествления и это были представители отделов Chlorophyta и Rhodophyta. При этом карбонат, производимый Chlorophyta откладывался на поверхности слоевищ,

в то время как у Rhodophyta кальцификация происходила на уровне клеточных мембран (Taylor et al., 2009; Cuif et al., 2011).-

Изначально и до настоящего времени, если допустить, что современные и ископаемые формы строили скелет по одному принципу, то у Chlorophyta таллом, практически, всегда был арагонитовым, в то время как большинство форм Rhodophyta образовывали кальцит (исключение – современный род *Peysnella*, использующий арагонит). Но подтвердить это предположение на кембрийском материале пока невозможно из-за значительных диагенетических изменений первичного карбоната, уничтоживших почти все морфологические элементы водорослей, что отразилось на многочисленных разногласиях среди специалистов по поводу установления природы известковых водорослей (Riding, 1990; 2001; Pratt, 1984, 1995; Pratt et al., 2001).

Мы придерживаемся той систематики бентосной венд-кембрийской известковой альгофлоры, которая была принята и обоснована нами в серии ранее опубликованных работ (Терлеев, Лучинина, 2000; Лучинина, 2009).

### ОСОБЕННОСТИ МИНЕРАЛИЗАЦИИ ДРЕВНИХ ИЗВЕСТКОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Некоторые особенности минерализации известковых водорослей рассматривались нами на примерах наиболее типичных представителей венд-кембрийских родов, таких как *Proaulopora*, *Epiphyton*, *Renalcis*, а также ордовикской сифонеи с редко встречающейся уникальной сохранностью сифонов внутри таллома.

#### **Отдел Chlorophyta. Зеленые водоросли**

Одним из древнейших представителей зеленых известковых водорослей, несмотря на малое количество доказательств, большинством исследователей признавался род *Proaulopora*, впервые описанный в рукописном отчете А.Г. Вологдиным в 1934 г. из нижнего кембрия Западного Саяна. Впоследствии материал был опубликован в 1962 г. (Вологдин, 1962). Но ранее П.С. Краснопеева (1937), прочитавшая отчет Вологодина и обнаружившая род *Proaulopora* в нижнем кембрии Хакасии, признала приоритет Вологодина и описала род под его авторством с типовым видом *P. rarissima* Vologdin, 1937.

Что касается установления систематического положения рода, то Вологдин поместил его с некоторым сомнением в семейство Dasycladaceae (?). Не менее именитый палеоальголог В.П. Маслов, не вдаваясь в объяснения, описал этот же род из нижнего кембрия р. Лены, но под новым названием *Palaeonites* (Маслов, 1956), указав, что он похож на сифонеи, но также поставил знак вопроса. В последующих работах систематика рода продолжала оставаться дискуссионной (Кордэ, 1957, 1973; Лучинина, 1971 и др.) и до настоящего времени не найдены достоверные доказательства принадлежности рода к сифоновым водорослям несмотря на то, что фрагменты кембрийских *Proaulopora* сохранялись лучше по сравнению с остатками

других известковых водорослей – таллом был четко очерчен, хорошо выражены контуры двуслойной оболочки с тончайшими элементами «воротничков» или «члеников», но при этом исчезала система внутренних сифонов (табл. I, фиг. 7–11, 13), основного диагностического признака сифоновых водорослей, что и повлияло на дискусионность в понимании природы рода.

Похожими формами, судя по фотографиям, можно было бы считать представителей рода *Aeolisaccus* Elliot из верхнего мела острова Андрос, относимые к цианобактериям (Barattolo, 1990), а также род *Decastronema*, выделенный С. Голубичем с соавторами (Golubic, Radojicic, Lee Seong-Joo, 2006) из мела Сербии и Черногории и сопоставленный ими с современными представителями рода *Scytonema* (цианобактерии) из межприливных участков острова Андрос.

Подобные противоречия, возможно, объясняются морфологическим параллелизмом в развитии различных таксономических групп. Нередко отдельные типы структур вегетативного тела водорослей бывают схожи у представителей нескольких отделов.

Что касается стратиграфического диапазона местонахождений рода *Proaulopora*, то он зафиксирован от верхнего рифея до ордовика включительно, при этом, помимо известковых талломов, были обнаружены органостенные, а также минерализованные формы в кремнях (Пятилетов и др., 1981). Добавился также частично фосфатизированный материал, выделенный в результате растворения в уксусной кислоте (табл. I, фиг. 13).

Примером уникальной минерализации зеленых водорослей является ордовикская обызвествленная сифония (табл. I, фиг. 12) с редкой сохранностью внутри таллома сифона первого порядка, от которого отходят более мелкие сифоны второго порядка, что обычно исчезает в процессе фоссилизации. Подобная сохранность объясняется частичным окремнением морфологических элементов. Образец был отобран О.Д. Суетенко, в юго-западной части Монголии в баянлэгской структурной зоне, расположенной севернее Джинсэтинского хребта в Гобийском Алтае. Монголии. Верхний ордовик установлен на основании комплексов строматопорат, мшанок и ругоз (Ulitina et al., 1976).

### **Отдел Rhodophyta. Красные водоросли**

Классическим примером венд-кембрийских красных известковых водорослей являются представители родов *Epiphyton* и *Renalcis*, без которых не формировалась ни одна органогенная постройка того времени. Систематика этих водорослей не менее противоречива, чем у зеленых. Наши представления о ней изложены в серии публикаций (Терлеев, Лучинина, 2000; Терлеев, Лучинина, 2006; Luchinina, Terleev, 2003, 2008; Лучинина, 2009, 2013).

В отличие от современных известковых талломов Chlorophyceae, с трубчатыми неклеточными сифонами и структурами, обызвествленными в области внешних плазмемных мембран, талломы класса Rhodophyceae сложены клетками. Обызвествление происходило на внешней плазмемной мембране между двумя соседними клетками. Впоследствии, клетки погиба-

ли и больше не выполняли вспомогательную роль для жизни поверхностного слоя. Те же процессы прослеживались и у древних представителей рода *Epiphyton*, у которых в большинстве случаев сохранялся лишь многоосевой кустистый таллом и из-за недостатков других морфологических признаков природа самого распространенного кембрийского рода оставалась невыясненной, пока не были обнаружены экземпляры с уникальной сохранностью клеток, спорангиев, а также плазмодесм и нематетий, позволившие нам уверенно рассматривать род в составе отдела Rhodophyta. Плохая сохранность элементов морфологии у *Epiphyton* объяснялась тем, что его представители подвергались обызвествлению дважды: сначала выделение карбоната кальция самой водорослью происходило прижизненно внутриклеточно, как это случается у современных красных водорослей, например, у *Corallina*, а после отмирания организма поверхность талломов заселялась бактериально-цианобактериальными ассоциациями, активно осаждавшими карбонат кальция, образуя, таким образом, известковый чехол, полностью скрывающий и уничтожавший первичную структуру при жизни обызвествлявшейся водоросли (Лучинина, Тихомирова, 1988).

Не менее красноречивые примеры изменчивости известковых водорослей в процессе минерализации можно привести из биогермов нижнего кембрия Южного Тянь-Шаня, в северных предгорьях Туркестанского хребта где в мощной осадочно-эффузивной толще встречены многочисленные представители *Renalcis* и *Epiphyton*, отличающиеся по своему облику от типичных представителей этих родов (табл. I, фиг. 1–3; табл. II, фиг. 1–5) (Журавлева, Репина, Яскович и др., 1970).

В добавлении к этому, пористый вторичный чехол как у *Epiphyton*, так и у *Renalcis* нередко пропитывался растворами, содержащими различные микроэлементы, из-за чего талломы одних и тех же водорослей обретали разную окраску (табл. II, фиг. 6). Так, например, первичная карбонатная оболочка водорослей, обитавших вблизи рудообразующих систем Кызыл-Ташского колчеданного месторождения, подвергалась активному воздействию гидротермальных растворов и меняла цвет из-за включения, например, железа (Терлеев и др., 2013). Подобное явление отмечено и в монографии Э.Л. Школьника с соавторами (Школьник, Жегалло, Батурин и др., 2012) на примере рода *Epiphyton* с черной известковой оболочкой, изменившей цвет под влиянием марганцевых растворов в Усинском рудном месторождении (Кемеровская область) в рудовмещающих породах нижнего кембрия.

И, наконец, небольшое замечание касается так называемой «водоросли» *Nuia* на примере экземпляра из нижнего кембрия Дальнего Востока (Беляева и др., 1975) (табл. I, фиг. 4). В последнее время подобное образование палеоальгологи не идентифицируют с водорослями, а считают объектом, возникшим в результате специфической фоссилизации различных органических фрагментов, в том числе и водорослевых.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В начале фанерозоя среди массы водорослей лишь немногие формы работали известковую биоминерализацию и это были только представители отделов *Chlorophyta* и *Rhodophyta*. Они минерализовались по-разному: кальцификация представителей семейства *Chlorophyceae* происходила, главным образом, на поверхности слоевищ и между сифонами, уменьшаясь от периферии к центру, в то время как формы семейства *Rhodophyceae* обызвествлялись внутриклеточно на уровне клеточных мембран. Органо-минеральные взаимодействия в процессе осаждения кальцита в стенках красных водорослей в основном аналогичны процессам, наблюдаемым у кораллов и моллюсков.

Биоминерализация известковых водорослей на изученном рубеже происходила дважды в связи с тем, что бактерии и цианобактерии использовали их отмершие талломы в качестве готового питательного субстрата и, в результате метаболической деятельности активизировали процессы осаждения карбоната кальция, образуя второй известковый чехол вокруг прижизненно-обызвествленного таллома. В случае обитания водорослей вблизи тектонически активных структур, а также рудообразующих месторождений бактерии и цианобактерии осаждали из гидротермальных перенасыщенных растворов железо, марганец, фосфор и другие элементы.

Помимо карбонатной минерализации, в кембрийском периоде наблюдалась и кремнистая альгофлора, но ее количество несравненно меньше по сравнению с рифейской. Описаны случаи разной минерализации представителей одного рода, например, *Proaulopora*, сохранившаяся с обызвествленными, кремнистыми и органостенными талломами.

Возможно, детализация особенностей минерализации венд-кембрийских известковых водорослей частично будет способствовать устранению некоторых неопределенностей в их систематике, если принять во внимание то, что аналогичный процесс у современных красных представителей почти исключительно кальцитовый, а у зеленых – арагонитовый.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 13-05-01107 и 13-05-00334), программы Проблемы происхождения жизни и становления биосферы (проект 28.1) и проекта НИР 23.4 (Стратиграфия фанерозоя арктических территорий и акваторий России как основа для проектирования и проведения геологоразведочных работ в Северном Ледовитом Океане).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вологдин А.Г. 1962. Древнейшие водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР. 655 с.
- Беляева Г.В., Лучинина В.А., Назаров Б.Б. и др. 1975. Кембрийская фауна и флора хребта Джагды (Дальний Восток). М.: Наука. 207 с.
- Журавлёва И.Т., Ретина Л.Н., Яскович Б.В. и др. 1970. К познанию раннего кембрия Южного Тянь-Шаня. Ташкент: ФАН. 52 с.

- Краснопеева П.С. 1937. Водоросли и археоциаты древнейших толщ Потехинского планшета Хакассии // Мат-лы по геологии Красноярского края. Томск: Изд-во Зап.-Сиб. геол. треста. С. 1–51.
- Кордэ К.Б. 1957. Новые представители сифонниковых водорослей // Мат-лы к Основам палеонтологии. Вып. 1. М. С. 67–74.
- Кордэ К.Б. 1973. Водоросли кембрия. М.: Наука. 349 с.
- Лучинина В.А. 1971. К систематике рода *Proaulopora* Vologdin // Водоросли палеозоя и мезозоя Сибири. М.: Наука. С. 5–8.
- Лучинина В.А. 2009. *Renalcis* и *Epiphyton* – различные формы единого жизненного цикла известковых водорослей // Палеонтол. журн. № 4. С. 101–105.
- Лучинина В.А. 2011. Палеоальгология при переходе от циано-бактериальной (строматолитовой) к водорослевой экосистеме на примере кембрийских отложений Сибирской платформы / Ред.: С.В. Рожнов, Г.А. Заварзин. Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы. М.: ПИН РАН. С. 26–37.
- Лучинина В.А. 2013. Кембрийская альгофлора – ассоциация различных групп микроорганизмов // Палеонтол. журн. Т. 47. № 9. С. 1–8.
- Лучинина В.А., Тихомирова Н.С. 1988. О новой форме сохранности раннекембрийских водорослей и их ультраструктуре / Ред.: В.Н. Дубатовол, Т.А. Москаленко. Новосибирск: Наука. С. 12–14.
- Маслов В.П. 1956. Ископаемые известковые водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР. 301 с.
- Пятилетов В.Г., Лучинина В.А., Шенфиль В.Ю., Якишин М.С. 1981. Новые данные о древних водорослях Сибири // Докл. АН СССР. Т. 261. № 4. С. 982–983.
- Терлеев А.А., Лучинина В.А. 2000. Новые факты по установлению природы рода *Epiphyton* Bornemann, 1886 // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 2–3. С. 173–177.
- Терлеев А.А., Лучинина В.А. 2006. Новые морфологические элементы у рода *Epiphyton* Bornemann, 1886 // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: КМК. Р. 147–151.
- Терлеев А.А., Токарев Д.А., Лучинина В.А. и др. 2013. Цианобактерии, водоросли в базальтах и железисто-кремнистых отложениях тумат-тайгинской свиты нижнего кембрия Кузыл-Таштыгского рудного месторождения (Восточная Тува) // Водоросли в эволюции биосферы. Мат-лы 1 палеоальгологической конф. М.: ПИН РАН. С. 141–143.
- Школьник Э.Л., Жегалло Е.А., Батурич Г.Н. и др. 2012. Исследование марганцевой, железомарганцевой минерализации разных природных обстановок методами сканирующей электронной микроскопии. М.: Эслан. 472 с.
- Barattolo F. 1990. Mesozoic and Cenozoic marine benthic calcareous algae with particular regard to Mesozoic dasycladaleans // Calcareous algae and Stromatolites. Springer-Verlag. P. 504–540.
- Cuif J.-P., Dauphin Y., Sorauf J.E. 2011. Biominerals and fossils through time. Univ. press. Cambridge. 480 p.
- Golubic S., Radojic R., Lee Seong-Joo. 2006. *Decastronema kotori* gen.nov.: comb. nov., a mat-forming cyanobacterium on Cretaceous carbonate platforms and its modern counterparts // Carners de Geologie/Notebooks on Geology. Art. 2006/02. P. 1–17.
- Luchinina V.A., Terleev A.A. 2003. Peculiarities in the development of Early Cambrian calcareous algae on the Siberian platform // Acta micropalaeontol. Sin. V. 20. № 1. P. 31–38.



- Luchinina V.A., Terleev A.A.* 2008. The morphology of the genus *Epiphyton* Bornemann // *Geologia Croatica*. V. 61. № 2–3. P. 105–111.
- Pratt B.R.* 1984. *Epiphyton* and *Renalcis* – diagenetic microfossils from calcification of coccoid blue-green algae // *J. sediment. petrol.* V. 54. № 3. P. 0948–0971.
- Pratt B.R.* 1995. The origin biota and evolution of deep-water mounds // *Carbonate mud mounds; their origin and evolution* // Intern. Assoc. of Sedimentologists, Spec. publ. V. 23. Blackwell Sci., Oxford. P. 49–123.
- Pratt B.R., Spincer B.R., Wood R.A., Zhuravlev A.Yu.* 2001. Ecology and evolution of Cambrian Reefs // *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia univ. press. N-Y. P. 254–274.
- Riding R.* 1990. Calcified Cyanobacteria / Ed. R. Riding. *Calcareous Algae and Stromatolites*. Springer-Verlag. P. 55–87.
- Riding R.* 2001. Calcified Algae and Bacteria / Eds A.Yu. Zhuravlev, R. Riding. *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia univ. press. N-Y. P. 445–473.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* 2009. *Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Acad. press is an imprint of Elsevier. 1253 p.
- Ulitina L.M., Bolshakova L.N., Kopaevich G.V.* 1976. Peculiarities of distribution Stromatoporates, Corals and Bryozoa in the Paleozoic section of Djinsetin mountain ridge (Goby Altay) / *Palaeontology and stratigraphy of Mongolia*. Transactions. V. 3. Moscow, Nauka. P. 327–340.

### Объяснение фототаблицы 1

Фиг. 1. *Renalcis gelatinosus* Korde, 1961, × 100; черная контрастная обочка оконтуривает светлую центральную часть колонии, обычно окрашенную в серый цвет; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрия.

Фиг. 2. *Renalcis* sp., × 50; слившиеся колонии имеют псевдоветвистую форму; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрия.

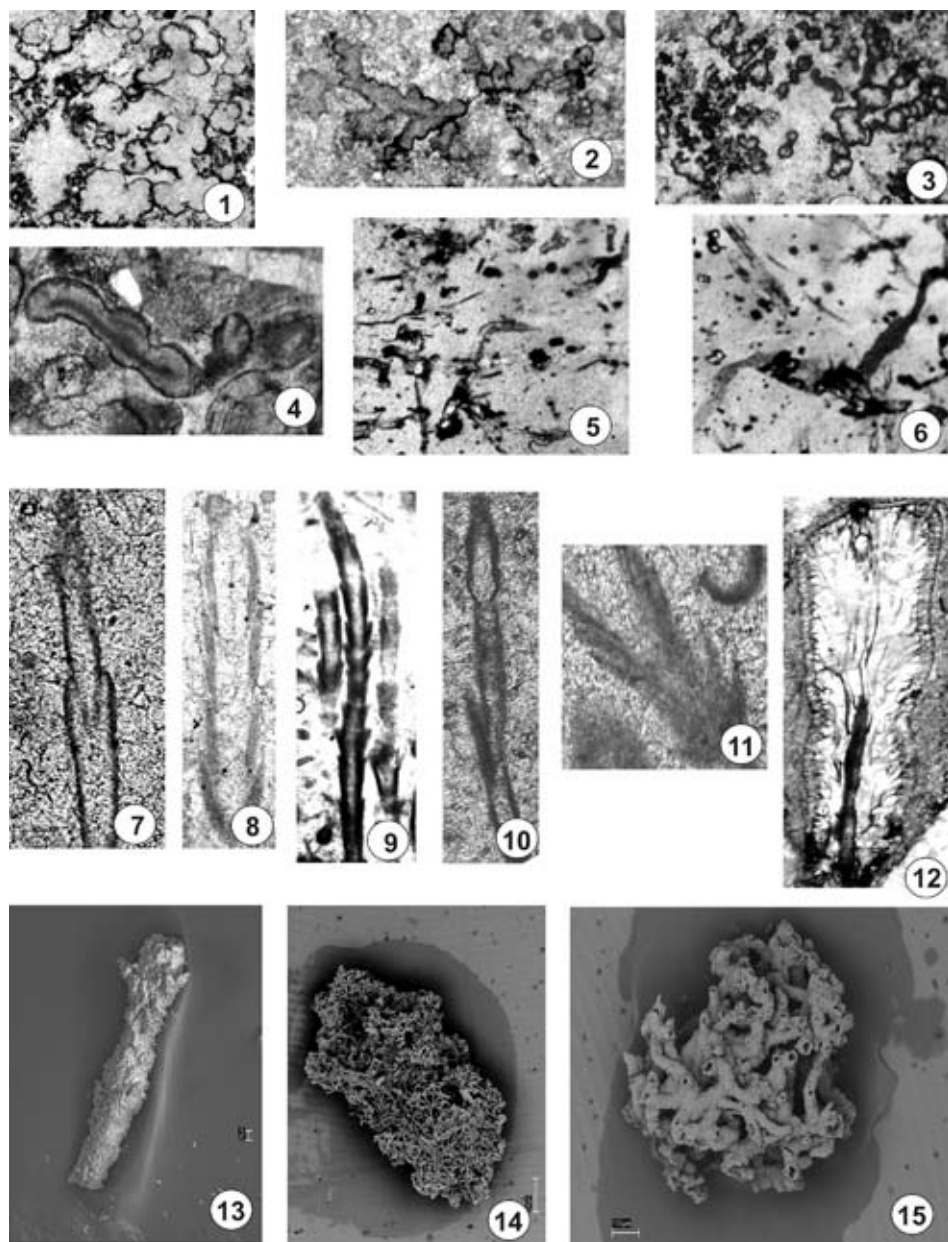
Фиг. 3. *Renalcis pectunculus* Korde, 1961, × 50; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрий.

Фиг. 4. *Nuia* Maslov, 1954, раскристаллизация осадка вокруг фрагмента известковой водоросли *Girvanella* sp., × 60; Дальний Восток, хребет Джагды; нижний кембрий, шевлинская зона.

Фиг. 5, 6. Окремненные нитчатые водоросли, × 60; Центральный Казахстан, Тектурмасский антиклинорий; средний ордовик.

Фиг. 7–11. *Proaulopora rarissima* Vologdin 1937, фиг. 7, 8 – × 100, фиг. 9, 10 – × 50, фиг. 11 – × 200; Восточный Саян, бассейны рр. Колба и Жержул; нижний кембрий.

Фиг. 12. Сифонозная водоросль, × 20; окремненный центральный сифон и отходящие от него сифоны более мелких порядков; Монголия, Гобийский Алтай; средний ордовик, баянлэгская структурная зона.



Фиг. 13–15. Частично фосфатизированные фрагменты известковых водорослей после растворения: фиг. 13 – *Proaulopora* sp.,  $\times 100$ ; фиг. 14 – *Girvanella* (?) sp.,  $\times 40$ ; фиг. 15 – *Girvanella* sp.,  $\times 60$ ; Сибирская платформа, Туруханский р-н; нижний кембрий.

## Объяснение фототаблицы II

Фиг. 1–5. *Epiphyton fruticosum* Vologdin, 1932, × 30; колонии, объединяющие мелкие кустистые талломы; по краям колонии контрастно окрашены темным веществом, в то время как веточки талломов имеют не характерный для водоросли светлый цвет в результате выщелачивания первичной серой окраски карбонатного чехла; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрия.

Фиг. 6. *Epiphyton scapulum* Korde, 1961, × 30; таллом пигментирован углисто-графитистым веществом, обусловившим темную окраску; Южный Тянь-Шань, Туркестанский хребет, р. Арглы; верхняя часть нижнего кембрия.

Фиг. 7–8. *Epiphyton* sp., частично фосфатизированный и выделенный растворением в уксусной кислоте, × 200; темные отверстия – полости, в которых располагались «веточки» кустистого таллома, окруженные бактериально-цианобактериальной карбонатной массой; фиг. 8 – в продольном срезе зафиксирована толщина вторичного известкового покрытия, осажденного бактериально-цианобактериальными ассоциациями; Алтае-Саянская область, Кузнецкий Алатау, р. Кия.

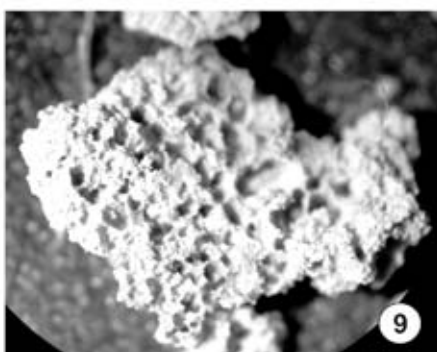
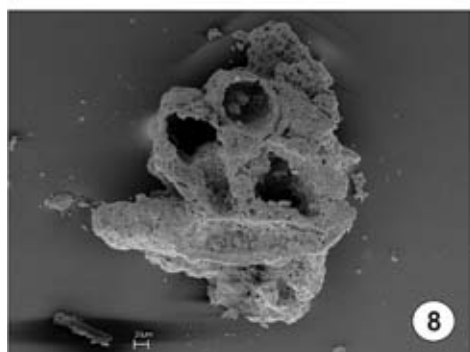
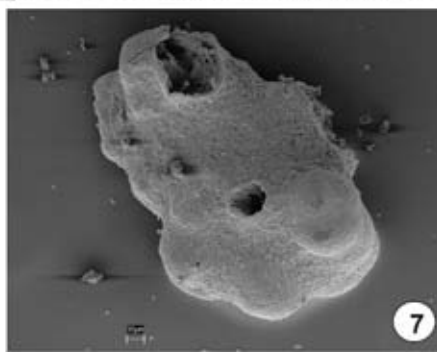
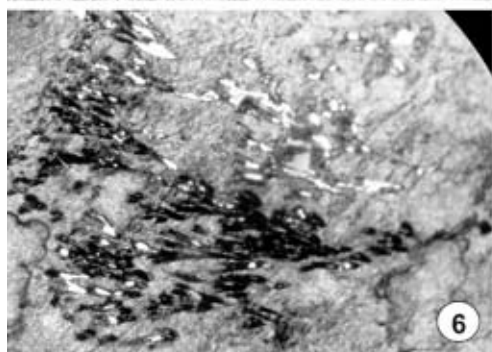
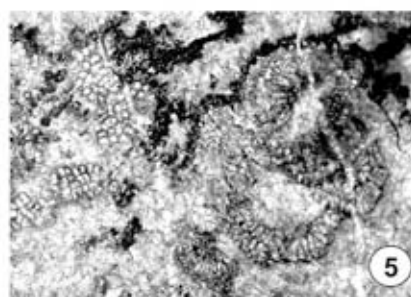
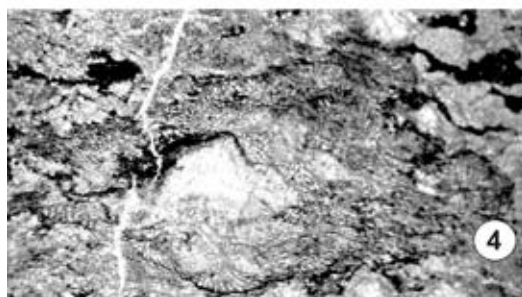
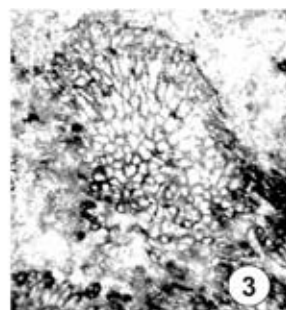
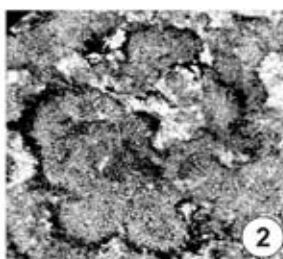
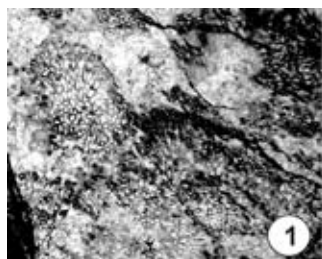
Фиг. 9. *Epiphyton* sp., × 20; туфовая, частично пиритизированная карбонатная масса вокруг известковых талломов *Epiphyton*, от которых остались лишь темные полости после растворения первичных известковых образований; Сибирская платформа, Туруханский р-н; нижний кембрий.

## FEATURES MINERALIZATION OF CALCAREOUS ALGAE IN TRANSITION TO PHANEROZOIC BIOSPHERE

V.A. Luchinina, A.A. Terleev

In the article discusses the features of mineralization Vendian - Early Paleozoic algae preserved in different variations :silicified , with organic walls , calcified , sometimes partially phosphatized. Among them were dominated calcareous forms of Divisions Chlorophyta and Rhodophyta. Calcareous algae exposed mineralization twice and if the primary structure was lifetime , the second carbonate cover was formed due to the deposition of calcium on the dead thallus with using bacterial-cyanobacterial associations, acting as catalyts. In the case of finding the locations fossilization of algae near ore bodies, their porous carbonate cover was able to change color depending on the chemical elements prevailing in solution.

Таблица II



УДК 563.14:577.118

## **БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ**

© 2014 М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*  
*afanasieva@paleo.ru, amon@paleo.ru*

Анализируются вопросы биоминерализации скелетов радиолярий. Процесс формирования любого скелета контролируется посредством заранее образованной органической матрицы, являющейся «слепок» будущей раковины и обеспечивающей ее развитие как единого образования за счет взаимодействия органического и минерального компонентов скелета. Теоретическое и экспериментальное исследование органической и минеральной составляющих скелетов современных и ископаемых радиолярий и фораминифер позволило построить гипотетическую модель биоминерализации, которая начинается с появления в органической матрице будущего скелета первичных кристаллических единиц, группирующихся во все более крупные, иерархически соподчиненные, элементы скелета E, D, C, B, A, каждый из которых окружен органическими ламеллами. Предложена последовательная схема взаимодействия минерального и биогенного факторов, проявляющихся на пяти структурных уровнях: молекулярном, нано-, ультра-, микро- и макроуровнях.

*Ключевые слова:* Radiolaria, Foraminifera, биоминерализация, органическая матрица, единицы ультраструктуры A, B, C, D, E, структурные уровни.

Матрицируемая биоминерализация появилась впервые у древних прокариот еще в криптозое. Ее широкое распространение, выразившееся в образовании скелетов одноклеточных и многоклеточных организмов (эукариот), явилось в конце докембрия кульминационным моментом в развитии органического мира (Соколов, 1976; Розанов, 1989). В атдабанском веке раннего кембрия появляются первые радиолярии с кремневым скелетом.

Радиолярии очень малы. Размеры их живой клетки изменяются от нескольких десятков микрон до 1–3 мм, составляя, как правило, 100–800 мкм. Внутри цитоплазматического тела радиолярий находится минеральный скелет.

Живые организмы и минералы являются наиболее сложными и структурно-совершенными иерархическими системами материального мира. При этом первые представлены относительно независимыми живыми формами, морфология и функционирование которых определяются, в большей степени, внутренними факторами, чем внешними. Поэтому в сложной системе геологических и палеонтологических исследований изучение биоминеральных взаимодействий имеет фундаментальное значение. Одним из наиболее актуальных направлений биоминералогических исследований является изучение биогенного минералообразования в живых и вымерших организмах (Юшкин, 1996).

### ПОЯВЛЕНИЕ КРЕМНЕВОГО СКЕЛЕТА

Химический анализ опаловых скелетов радиолярий из подтипа Polycystina показал наличие 98 % аморфного  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$  (Hurd, Takahashi, 1981; Петрушевская, 1981; Takahashi, Nonjo, 1981) с незначительной примесью от 1 до 4 % Mg, Ca, Al, Na (Anderson, 1983)<sup>1</sup>. Спектральный анализ скелетов Phaeodaria выявил преобладание  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ , затем Al и до 1 % Mg, Ca и Cu (Решетняк, 1966; Takahashi, Anderson, 2002).

Скелеты ближайших родственников радиолярий из типа Acantharia построены из целестина ( $\text{SrSO}_4$ ). При этом очень примечателен факт, что у всех представителей типа Radiolaria скелет закладывается **вне** центральной капсулы, окружая ее, и, наоборот, у Acantharia первые зачатки скелета в виде группы сходящихся к центру коротких иголочек появляются **внутри** центральной капсулы.

Между тем Й.П. Мюллер (Müller, 1858) еще в 1858 г. описал у колониальных радиолярий из подтипа Collodaria (род *Collosphaera*) наличие в центральной капсуле кремневого скелета большого количества кристаллов продолговатой формы размером до 50 мкм. При зарождении кристаллов (рис. 1) сначала возникают удлиненные прилегающие к ядру гранулы (Hertwig, 1876, 1879; Brandt, 1881). Первичные гранулы медленно вырастают в мелкие кристаллы, которые затем переходят в гаметы (рис. 1,а). Крупные кристаллы после выхода гамет остаются внутри центральной капсулы и кремневого скелета (рис. 1,б-з). Эти кристаллы обнаруживали большое сходство с кристаллами целестина, что подтверждалось как значениями межплоскостных углов ( $103\text{--}105^\circ$  у биокристаллов и  $104^\circ 50'$  у целестина), так и химическими реакциями.

---

<sup>1</sup> В этой связи вызывает недоумение утверждение P. De Wever с соавторами о том, что “The skeleton of polycystine radiolarians is made of pure silica ( $\text{SiO}_2, n\text{H}_2\text{O}$ )” (De Wever et al., 2001, p. 10).

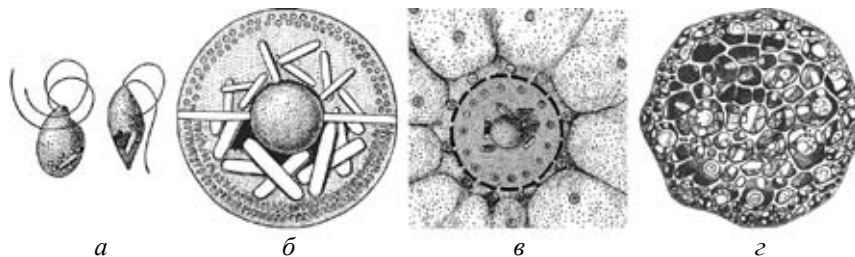


Рис. 1. Кристаллы целестина ( $\text{SrSO}_4$ ) в клетке Collodaria: а – гаметы (Brandt, 1885); б, в – центральная капсула (Стрелков, Решетняк, 1971); z – скелет *Collosphaera huxleyi* (Müller) (Догель, 1950).

Э. Геккель (Haeckel, 1862) тоже обратил внимание на кристаллы в количестве от 5 до 30 внутри центральной капсулы *Collosphaera*. По его мнению, форма их была удивительно похожа на кристаллы сернокислого стронция ( $\text{SrSO}_4$ ) с характерными межплоскостными углами  $103\text{--}105^\circ$ .

В.А. Догель (1950) придавал большое значение кристаллам целестина в филогении Radiolaria. Наличие у колониальных радиолярий в центральной капсуле крупных кристаллов целестина (рис. 1, б-з) рассматривалось Догелем как важное доказательство примитивности колониальных форм, от предков которых произошли все остальные таксоны Radiolaria.

Но этим фактам долгое время не придавали значения, пока Догель (1950) в 1950 г. не высказал впервые предположение о едином общем корне для всех представителей типов Radiolaria и Acantharia в виде форм, близких к коллодариям. Далее, по его мнению, происходила дифференцировка протистов по двум направлениям: «одни группы утратили способность синтезировать  $\text{SrSO}_4$  и стали чисто кремневыми, другие, то есть Acantharia, наоборот, утратили способность к синтезированию опала и стали в отношении образования скелета целестиновыми формами» (Догель, 1950, с. 563).

Анализ эволюции скелетов радиолярий и акантарий и дальнейшее развитие идей Догеля позволяют предложить несколько иную и крайне важную в филогенетическом отношении картину зарождения и эволюции кремневого скелета радиолярий (Афанасьева, Вишневская, 1992; Афанасьева, 2000; Афанасьева, Амон, 2006).

В истории эволюционного становления древние предки радиолярий и акантарий изначально стали образовывать свои раковины из целестина: возможно, сульфатные воды палеоморей были более благоприятны для синтеза  $\text{SrSO}_4$ . Запись об этих событиях сохранилась в генах у Acantharia и реализовалась в форме целестинового скелета, который они, видимо, смогли пронести через весь фанерозой. По мнению К.А. Микрюкова (2000), основой для образования скелетов древних протистов могли быть продукты метаболизма – кристаллы какой-либо из минеральных солей, ионами которой были богаты палеозойские моря. Подобные кристаллы отлагаются

у многих современных морских простейших. Они могли бы отлагаться и у сидячего предка радиолярий. Возможно, этой солью был сернокислый стронций – целестин. Споры радиолярий и в настоящее время имеют большой кристалл сернокислого стронция (Hollande, Martoja, 1974), что увеличивает их сходство с *Acantharia*. Кристаллы целестина также обнаружены и в цитоплазме жгутиковых *Radiolaria* (Микрюков, 2000).

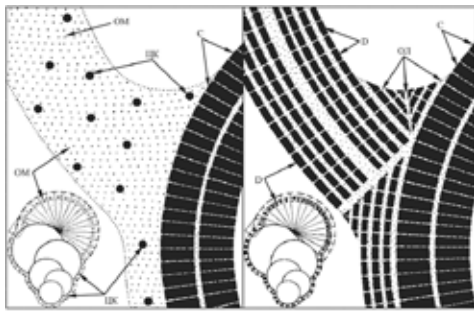
Далее развитие радиолярий, вероятно, пошло по пути отказа от сернокислого стронция ( $\text{SrSO}_4$ ) и начала синтеза опала ( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ) – твердого геля кремнекислоты. Следы этого столь необычного перехода к принципиально иной химической основе скелета (соль → гель кислоты) можно и сейчас наблюдать в раковинах радиолярий *Collodaria* (под *Collosphaera*). Они обладают способностью откладывать в своем скелете как опал, так и целестин. Причем у *Collosphaera* кристаллы целестинового типа формируются внутри центральной капсулы (рис. 1, б, в), т. е. там, где у *Acantharia* образуется пучок из скелетных игл. Возможно, *Radiolaria* утратили способность синтезировать  $\text{SrSO}_4$  и стали чисто опаловыми.

Общим гипотетическим предком всех радиолярий могли быть организмы с целестиновым скелетом, напоминающим скелет акантарий. Присутствие кристаллов целестина в клетках отдельных представителей радиолярий подтипа *Collodaria* свидетельствует в пользу предположения о первичности целестинового скелета у древних представителей *Radiolaria* и его последующей замене опаловым (Микрюков, 2000).

## БИОМИНЕРАЛИЗАЦИЯ

Основные закономерности матрицируемой биоминерализации заключаются в том, что процесс формирования любого скелета контролируется посредством заранее образованной органической матрицы, являющейся «слепком» будущей раковины и обеспечивающей ее развитие как единого твердого образования за счет взаимодействия органического и минерального компонентов скелета. Хотя, конечно, не следует забывать, что у разных организмов существуют частные различия как в составе органических матриц, так и в процессах их минерализации. Кроме того, в настоящее время является общепризнанным положение о существовании иерархически соподчиненных структурных единиц в скелетах всех представителей органического мира, включая позвоночных животных (Барсков, 1975, 1982, 1984; Lowenstam, 1981; Голубев, 1981, 1987; Афанасьева, 1982, 1990, 2000; Лоуэнстам, 1984; Мутвей, 1984; Afanasieva, 1990, 2006; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006; Голубев, Голубев, 2009). Например, минерализация известковых скелетов *Coccolithophorales*, *Foraminifera*, *Radiolaria*, *Spongia* и *Mollusca* начинается с появления в органической матрице будущей раковины мелких первичных кристаллитов, группирующихся во все более крупные кристаллические единицы.





а

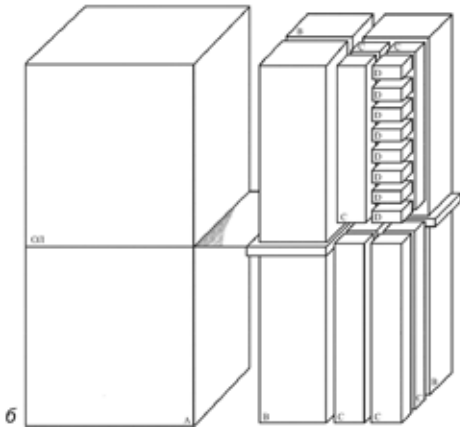


Рис. 2. Гипотетическая модель биоминерализации раковин фораминифер (Афанасьева, 1982): *а* – начальные стадии формирования стенки раковины; *б* – схема иерархического соподчинения кристаллических единиц А, В, С, D в стенке раковин; OM – органическая матрица; ОЛ – органические ламеллы; ЦК – центры кристаллизации.

Минерализация известковых раковин Foraminifera начинается с появления в органической матрице будущей раковины отдельных центров кристаллизации – мелких первичных кристаллитов, наблюдаемых в скрещенных николях оптического микроскопа в виде ярких точек (рис. 2, *а*) (Bellemo, 1974; Angell, 1979). Постепенно первичные кристаллиты группируются во все более крупные кристаллические единицы **D**, **C**, **B**, **A** (рис. 2; табл. I, фиг. 1–9) (Афанасьева, 1982; Afanasieva, 2006; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Наименьшие из них ромбические единицы **D** группируются вместе, образуя колонку кристаллической единицы **C**. Из единиц **C** формируются кристаллические единицы **B**, объединяющиеся, в свою очередь, в единицы **A**. Единицы **A** и **B** выделяются в пределах предложенного ранее единого элемента ультраструктуры стенки «кристаллическая единица» (Hansen, 1970; Bellemo, 1974).

Интересное иерархическое соподчинение структурных блоков показано на примере шестилучевых стеклянных губок *Euplectella* sp. (рис. 3, *а–д*). В скелете губок различается до семи уровней структурной иерархии от нанометрового диапазона до макроскопических масштабов. Консолидированные нано-сферы опала (рис. 3, *а*) расположены в четко выявленных травлением концентрических слоях (рис. 3, *а, б*), которые объединены органической матрицей в слоистые спикулы (рис. 3, *в, г*). Последующая сборка этих спикул в пучки скелета осуществляется на основе кремневого цемента и приводит к образованию макроскопической решетки (рис. 3, *д*). Далее пучки собираются в иерархически более сложные конструкции макроскелета целого организма губки (Aizenberg et al., 2005).

Данные о формировании скелета современных губок блестяще подтвердили наше предположение о центростремительном нарастании спикул

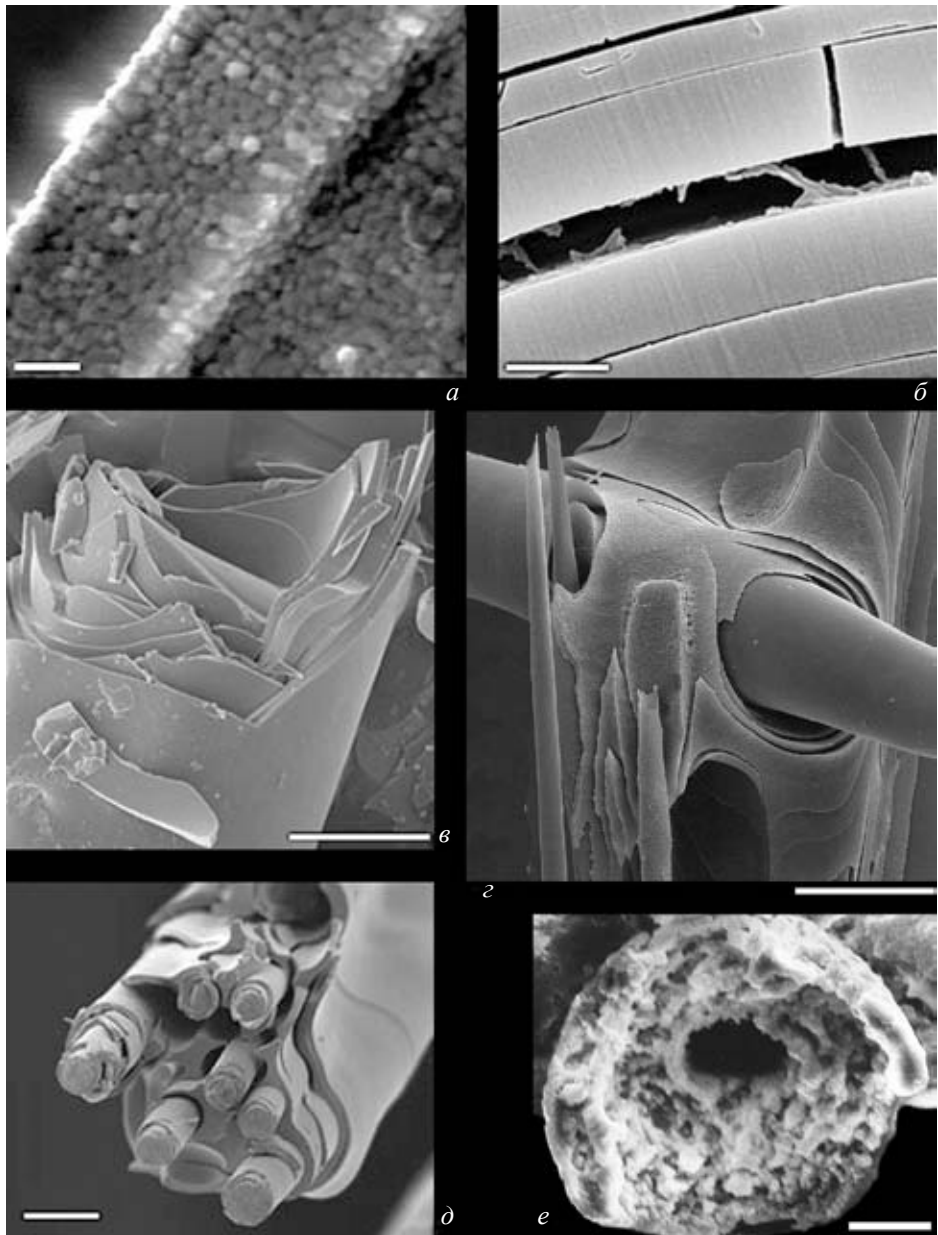


Рис. 3. Биоминерализация скелета губок. *a-d* – скелет современной губки *Euplectella* sp., травление 10 мин в HF или в 2.5 % NaOCl (Aizenberg et al., 2005): *a* – наночастицы опала на поверхности поперечного скола спикулы (штрих = 500 нм); *b-g* – слои, выявленные травлением на поперечном сколе спикулы: *b* – (штрих = 1 мкм), *в* – (штрих = 10 мкм), *г* – поперечный скол спикулы губки *Triaxonida?* sp. 403, экз. ПИН, № 5311/12513, фрагмент (штрих = 15 мкм); верхний девон, среднефранкий подъярус, доманиковая свита; Тимано-Печорский бассейн, р. Доманик, карьер 2, обр. 5 (Афанасьева, 2000, 2007; Afanasieva et al., 2005).

(рис. 3,е), установленное на ископаемом материале (Афанасьева, 2000, 2007; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Каждый элемент скелета от элементарного кристаллита до слоев стенки раковины и всего скелета оказывается окруженным остаточной, неминерализованной органической матрицей. И чем крупнее структурный элемент скелета, тем толще и сложнее устроены обволакивающие его органические ламеллы, вплоть до очень сложных «чехлов» призм у моллюсков (Барсков, 1975, 1982, 1984; Голубев, 1981, 1987; Голубев, Голубев, 2009). Получается нечто аналогичное «кладке кирпичей», скрепленных цементом. Причем эта структура такова, что практическая прочность скелета во многом определяется энергией связи органического и минерального компонентов.

Подобное соотношение органической и минеральной составляющих скелета, вероятно, является именно тем «своеобразным инструментом борьбы за существование, страховкой против окаменения» (Белов, 1976, с. 287), необходимость существования которого у организмов предвидел известный кристаллограф Н.В. Белов. Он не занимался вопросами биоминерализации, но подчеркивал, что у организмов должен существовать механизм, обеспечивающий в нужный момент остановку процесса минерализации. Остаточная органическая матрица, относительное содержание которой в скелетах живых организмов обычно достигает 20–30 %, препятствует контакту и слиянию соседних минеральных единиц (Голубев, 1981). Эта остаточная, неминерализованная матрица, по-видимому, представляет собой «консервирующее» вещество, способствующее сохранению в латентном состоянии первичной структуры скелета в течение длительного геологического времени.

Кристаллографические исследования Р.В. Галиулина (1994, 1996) показали, что если внутренняя геометрия зародыша кристалла совпадает с геометрией пространства, в котором он растет, то структура некоторое время продолжает расти. Однако пространство, в частности, пространство органической матрицы скелетов, неоднородно, и для того, чтобы присоединить очередной атом, кристалл должен сначала подготовить для него место. В связи с этим в процессе роста кристалл меняет кривизну пространства (Кузьменков, 1977; Галиулин, 1994). Для роста кристалла достаточно, чтобы его структура была комбинаторно правильной. И «если бы эта комбинаторная правильность могла сохраниться, то ничто бы не помешало собрать всю Вселенную в один кристалл. Однако комбинаторная правильность неустойчива, она всегда скатывается к метрической правильности, которая уже несовместима с меняющейся кривизной пространства. В противоположность кристаллам живые организмы не столь детерминированы. Эта недетерминированность проявляется в виде мутаций, которые снимают напряжения, возникающие между растущей структурой и пространством. Но главное, чем жизнь отличается от кристалла – это непредсказуемость и обязательное присутствие элементов нерациональности» (Галиулин, 1996, с. 103–104).

## Структурные уровни организации скелета

Конечная форма и структурированность скелета являются результирующим итогом взаимодействия двух основных факторов: абиогенного и биогенного. Первичный гидратированный  $\text{SiO}_2$  поступает в клетку-организм радиолярий из морской воды. При этом в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Это пластичный и гибкий строительный материал, в изобилии предоставляемый гидро- и литосферой.

Глобулярный опал органической матрицы скелетов радиолярий можно рассматривать как генерацию  $\text{SiO}_2$ , сформировавшуюся в результате перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному. Процесс роста скелета в клетке радиолярий контролируется цитобиохимическими реакциями, управляемыми аппаратом Гольджи. Взаимодействие живых и минеральных систем не позволяет  $\text{SiO}_2$  в полной мере кристаллизоваться так, как это присуще ему в мире минералов.

Взаимодействие минерального и биогенного факторов проявляется на пяти уровнях: молекулярном, нано-, ультра-, микро- и макроуровнях (Афанасьева, Амон, 2006). Этот условный ряд построен в порядке возрастания размера частиц и структур скелета и, одновременно, в порядке возрастания эффекта биогенного фактора.

**Молекулярный уровень** почти целиком и полностью определяется характеристиками атомов Si и O и энергетических свойств связи Si–O. Благодаря кристаллохимическим свойствам  $\text{SiO}_2$  минеральное вещество всегда пространственно структурировано и ориентировано на молекулярном уровне в виде цепей, лент и слоев (рис. 4).

**Наноуровень** обуславливает возникновение первичных частиц – мицелл золя полимеризованной кремнекислоты. Важной особенностью этого уровня является то, что мицеллы способны к самопроизвольному росту и наращиванию молекулярного веса, а также к образованию сетчатых структур. На наноуровне сохраняется способность образования плоских и объемных форм  $\text{SiO}_2$ -золя.

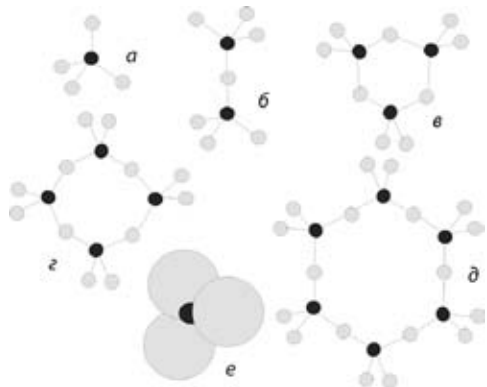


Рис. 4. Основной кремнекислородный тетраэдр  $[\text{SiO}_4]$  и сложные конечные группы из тетраэдров (Куколев, 1966): а –  $(\text{SiO}_4)^{4-}$ ; ортогруппа; б –  $(\text{Si}_2\text{O}_7)^{6-}$ ; диортогруппа; в –  $(\text{Si}_3\text{O}_9)^{6-}$ ; г –  $(\text{Si}_4\text{O}_{12})^{8-}$ ; д –  $(\text{Si}_6\text{O}_{12})^{12-}$ ; е – плотно упакованные тетраэдрические группы  $\text{O}^{2-}$  вокруг  $\text{Si}^{4+}$  в плотнейшей кубической упаковке; черным выделен атом кремния.

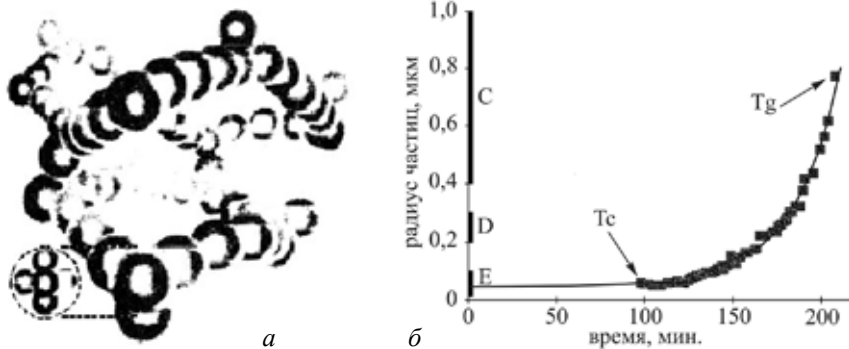


Рис. 5. Особенности процесса гелеобразования: *a* – электронная фотография цепочек, образующих структуру геля (Фрике, 1988); *б* – зависимость среднего радиуса частиц геля от времени (Попов, Тихонов, 1996):  $T_g$  – точка гелеобразования,  $T_c$  – критическая точка выхода реакции; C, D, E – размеры кристаллических единиц ультраструктуры кремневого скелета радиолярий (Афанасьева, 2000).

Роль биогенного фактора на наноуровне невелика и сводится, главным образом, к генетически predetermined «выбору строительного материала». Этот материал потенциально «разрешает» формировать конечные скелетные конструкции любой формы.

**Ультрауровень** отражает начало формирования скелета радиолярий по заданной генетической программе. Оно отмечается с того момента, когда первичные глобулы геля (рис. 5) полимеризованной кремнекислоты размером 3–6 нм приобретают возможность образования сорбционного монослоя и попадают под контроль цитобиохимической среды. Первые шаги биоминерализации скелета радиолярий связаны с зарождением на гексагональных пластинах органической матрицы будущей раковины первичных глобул аморфного опала **E** (рис. 5; 6, *a*). Глобулы **E** постепенно группируются во все более крупные, иерархически соподчиненные, элементы ультраструктуры скелета **D**, **C**, **B**, **A**, каждый из которых оказывается окруженным органическими ламеллами (рис. 6, *б*). Важно подчеркнуть матричную природу формирования скелета, поскольку процесс биоминерализации контролируется органической матрицей, что свойственно всем скелетным организмам (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

**Микроуровень** определяет формирование составляющих морфологических элементов структуры скелета, имеющих таксономическое значение. При этом структура первичного опала, возможно, лежит в основе формирования первичной четырехлучевой спиккулы радиолярий, т.е. наноуровень проявляется на микроуровне.

**Макроуровень** характеризует собственно весь скелет радиолярий. Именно этот уровень дает основания для построения классификационной схемы радиолярий на уровне высоких таксонов.

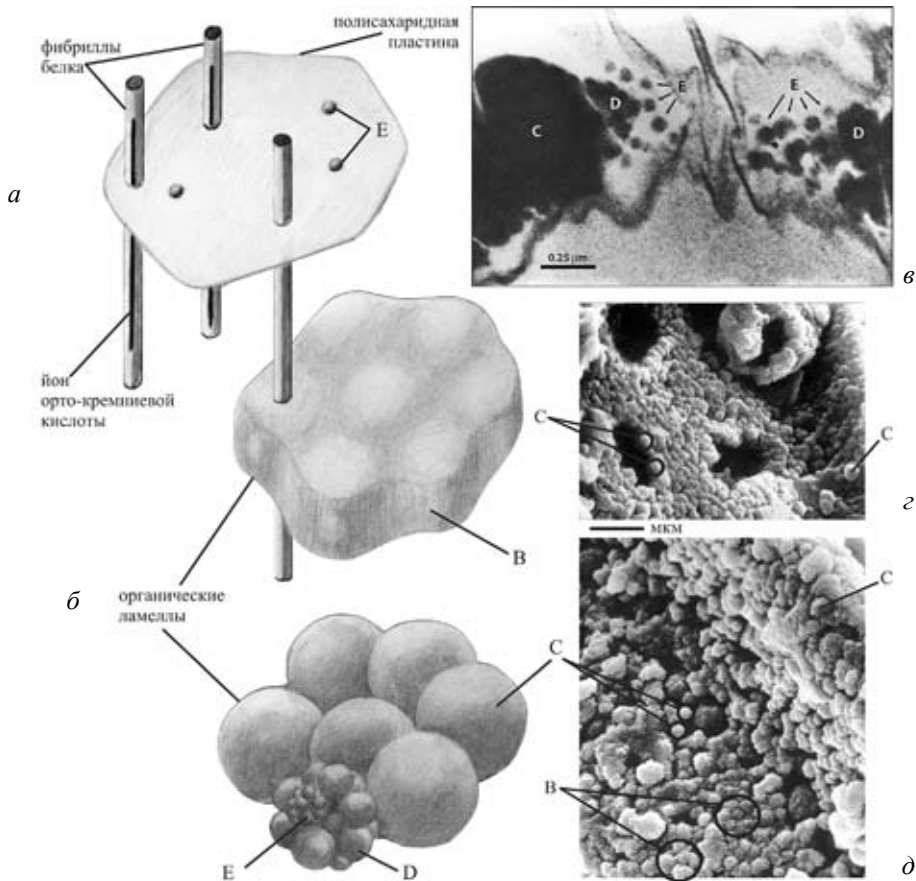


Рис. 6. Гипотетическая модель биоминерализации скелета радиолярий: а – начальная стадия биоминерализации скелетов (Голубев, 1987); б – иерархическое соподчинение ультраструктурных элементов В, С, D, Е (Афанасьева, 1990; Afanasieva, 1990); в – первичные глобулы опала на ультратонком срезе живых радиолярий в трансмиссионном электронном микроскопе (Anderson, 1981, fig. 13–14); г, д – агрегация глобул С в ультраструктурные единицы В на примере радиолярии *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston); обр. 5/41, экз. ПИН, № 5481/02504: г – штрих = 6 мкм, д – штрих = 2 мкм; Южный Урал, р. Урал, с. Донское; нижняя пермь, артинский ярус.

Ультра-, микро- и макроуровни характеризуются полным цитобиохимическим контролем организма. На этих уровнях кристаллохимическая сущность опала уступает место сущности другого рода, которую условно можно назвать «биологической». Начиная с ультрауровня опал, как исходный строительный материал, но уже в качестве биокристалла, превращается в элемент конструкции скелета, которая формируется организмом в соответствии с его собственными целями и задачами.

## Биоминерализация скелетов радиолярий

Физиологические и морфологические особенности скелетов радиолярий долгое время были областью гипотез и догадок в биологической литературе, хотя еще в 1887 г. Э. Геккель высказал общие соображения о способе построения скелетов радиолярий<sup>2</sup>: «Можно допустить, что скелеты образуются, главным образом, химической метаморфозой (минерализация, окремнение и пр.) псевдоподий и протоплазматической сети, особенно оправданной в случае астроидного скелета *Acantharia*, спонгоидного скелета *Spumellaria*, плектоидного скелета *Nassellaria*, канноидного скелета *Phaeodaria* и некоторых других типов. Однако при тщательном исследовании кажется более вероятным возникновение скелета не благодаря прямой химической метаморфозе протоплазмы, а секреции из нее, поскольку по мере того как растворенный скелетный материал (кварц, акантин) переходит из жидкого состояния в твердое, то он появляется не как внедренный в протоплазму, а как отложенный из нее. Тем не менее, следует помнить, что нельзя провести жесткую границу между этими двумя процессами» (Haeckel, 1887, p. 124).

Но это предложение не дискутировалось, поскольку экспериментальные исследования не проводились. И только спустя почти полвека П. Энрикес (Enriques, 1931) вновь сделал предположение, что окремнение скелета контролируется биологическими факторами.

Первые достоверные сведения о биоминерализации скелетов радиолярий были получены в 1971 г., когда Жан и Моника Кашон (Cachon, Cachon, 1971) обнаружили в эктоплазме живых радиолярий мелкие вакуоли со слоистыми мембранами, содержащими в межслойном пространстве кремнезем. При этом считалось, что сначала на мембранах появляются отдельные глобулы кремнезема размером 0.01–0.05 мкм, которые затем «сливаются» друг с другом, образуя скелет радиолярий.

Через 10 лет О.Р. Андерсон (Anderson, 1981, 1983) показал, что формирование скелетов современных полицистин начинается с образования органической матрицы будущего скелета (рис. 6, в). Она представляет собой органическую модель раковины, обуславливающую ее конечное строение и скульптуру.

---

<sup>2</sup>“It may indeed be assumed that these skeletons arise directly by a chemical metamorphosis (silicification, acanthinosis, etc.) of the pseudopodia and protoplasmic network; and this view seems especially justified in the case of the Astro-troid skeleton of the *Acantharia*, the Spongoid skeleton of the *Spumellaria*, the Plectoid skeleton of the *Nassellaria*, the Cannoid skeleton of the *Phaeodaria*, and several other types. On closer investigation, however, it appears yet more probable that the skeleton does not arise by direct chemical metamorphosis of the protoplasm, but by secretion from it; for when the dissolved skeletal material (silica, acanthin) passes from the fluid into the solid state, it does not appear as imbedded in the plasma, but as deposited from it. However, it must be borne in mind that a hard line of demarcation can scarcely, if at all, be drawn between these two processes” (Haeckel, 1887, p. 124).

В 1990 г. М.С. Афанасьева предложила гипотетическую модель биоминерализации и фоссилизации скелетов радиолярий, основанную на экспериментальных данных искусственного отжига скелетов (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

### **Допущения, необходимые для раскрытия процесса биоминерализации**

Для того чтобы представить гипотетическую модель биоминерализации и раскрыть последующие стадии преобразования скелетов радиолярий в процессе литогенеза, необходимо сделать следующие три допущения.

1. В последние годы большое внимание уделяется гелям. Они широко распространены в живой природе в виде биополимерных гелей. В гелевой системе происходит зародышеобразование и рост кристаллов (Демин, 1996; Ракин, 1996). Ярким примером такого минералообразования является опал – гель орто-кремниевой кислоты  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ .

Исследованиями К.Г. Попова и Н.А. Тихонова (1996) было показано, что если рассматривать гелеобразование как некий эволюционный процесс становления и развития структуры, то можно предположить существование нескольких критических точек, характеризующих переходы между различными структурами и определяющих резкие изменения в макроскопических параметрах геля (рис. 5).

Одной из них является «критическая точка выхода реакции». Размер золь в первые 100 минут формирования структурных фрагментов геля увеличивается незначительно. Но при достижении частицами золь размеров в несколько десятков нанометров скорость их роста ограничивается, и на первый план выходит образование цепочек, образующих структуру геля. На электронной фотографии аэросиликагеля (рис. 5,а), приведенной в работе Й. Фрике (1988), отчетливо видны цепочки, образующие структуру геля, с зольными частицами размером около 3 нм. Точка изменения скорости роста размера частиц и является «критической точкой выхода реакции» (Попов, Тихонов, 1996). И именно здесь начинается рост структурных фрагментов будущего геля, гидродинамический радиус которых описывается критической экспонентой (рис. 5,б).

Другая точка называется «точкой гелеобразования» (рис. 5,б). Она определяет момент установления макроскопической структуры и свидетельствует о качественных модификациях системы при ее количественных изменениях.

Если допустить, что таким же образом формируются  $\text{SiO}_2$ -золи в первичной органической матрице скелета радиолярий, то в определенной степени можно объяснить возникновение глобулярного опала – геля кремниевой кислоты, принимающего участие в строении скелетов радиолярий.

2. При лабораторных исследованиях структуры гидрозоль кремнезема Ю.П. Мельником с коллегами (1973) было установлено, что при разных значениях pH существенно меняется соотношение между коллоидной и



молекулярно-растворимой составляющей орто-кремниевой кислоты: в щелочной среде при pH 8.3–9.0 получается гидрозоль SiO<sub>2</sub> с преобладанием коллоидных глобулярных частиц размером 0.01–0.1 мкм.

Протоплазма большинства животных и растительных клеток содержит почти нейтральную смесь веществ кислого и основного характера (pH 7.0) (Вилли, 1968). Поэтому можно допустить, что из морской воды (pH 7.5–8.5) в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Затем ионы SiO<sub>2</sub>, по-видимому, поступают в особое органическое вещество матрицы, pH которого должно отражать слабощелочную среду, и где может происходить агрегация глобул опала. Поэтому глобулярный кремнезем скелетов радиолярий можно рассматривать как генерацию SiO<sub>2</sub>, сформировавшуюся в результате перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному (рис. 5). Наличие коллоидов – типичная черта биосферы, они широко распространены в структуре живого и минерального веществ поверхности Земли (Вернадский, 1987).

3. Детальное теоретическое и экспериментальное исследование органической матрицы было предпринято С.Н. Голубевым (1987) для известковых и кремневых скелетов различных организмов от цианобактерий *Mastigocladus* sp. до эукариот: полихеты *Serpula* sp., кремневые губки *Hyalospongia* sp., *Euplectella aspergilum*, скелеты членистоногих *Balanus* sp., раковины цефалопод *Sepia* sp. и *Nautilus* sp., бивальвия *Mytilus edule*, гастропода *Astrea rugosa*, брахиопода *Picthyris* sp., панцирь черепахи, ребро и мозговой песок человека. Он показал, что структура любой органической матрицы подобна трехмерной сетке, состоящей из вытянутых по вертикальной оси фибрилл белка и расположенной в горизонтальной плоскости системы полисахаридных эллиптических или гексагональных пластин длиной около 1.5 мкм (рис. 6,а).

Эти пластины образуются в аппарате Гольджи и при минерализации скелета входят в состав органической матрицы. При этом между органическим веществом полисахаридных пластин и минеральными частицами реализуется условие эпитакии, т. е. направленной минерализации одного вещества на поверхности другого при условии стереохимического соответствия двух веществ (по принципу «ключа и замка») (Голубев, 1987; Голубев, Голубев, 2009). Показано, что полисахариды прямо руководят (манипулируют) образованием гибридных нанокмозитов кремнезема в процессах золь–гель (Shchipunov et al., 2005).

Таким образом, полисахаридные пластины участвуют в управлении первичной ориентации минеральных частиц и дальнейшем формировании скелета. Более того, существуют явные черты биофизической общности соответствующих механизмов биоминерализации от прокариот до человека, что показывает глубокое сходство процессов биоминерализации в

органическом мире. При этом биофизическое единообразие реализуется в нескольких химических вариантах, как по составу матриц, так и по составу минеральной части (Голубев, 1987; Голубев, Голубев, 2009).

Следовательно, можно допустить, что слоистые мембраны радиолярий, обнаруженные Жаном и Моникой Кашон (Cachon, Cachon, 1971) в вакуолях живых радиолярий, аналогичны гексагональным пластинам, которые были установлены Голубевым (Голубев, 1987) в известковых и кремневых скелетах различных биологических объектов: цианобактерий, брахиопод, панцире черепах (табл. I, фиг. 10–12).

### Гипотетическая модель биоминерализации скелета

Итак, исходя из сделанных допущений и на основании экспериментального и теоретического исследования скелетов современных и ископаемых радиолярий можно предположить следующую последовательность биоминерализации скелетов (рис. 6) (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

1. Процесс окремнения скелета, по-видимому, начинается с зарождения первичных глобул кремнезема **E** на полисахаридных гексагональных пластинах органической матрицы (рис. 6,а). При этом образование наименьших единиц ультраструктуры скелета **E** (0.01–0.15 мкм) в органической матрице будущего скелета отвечает «критической точке выхода реакции», т. е. именно той точке, где, согласно данным Попова и Тихонова (1996), начинается рост структурных фрагментов будущего геля  $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$  (рис. 5,б).

Похожие глобулы были обнаружены Андерсоном (Anderson, 1981, фиг. 13–14) в трансмиссионном электронном микроскопе на ультратонком срезе живых радиолярий в виде округлых темных пятнышек размером около 0.08 мкм (рис. 6,в). Кроме того, по данным К.Р. Бьёрклунда и Р.М. Голла (Bjørklund, Goll, 1986), гладкая поверхность скелетов живых радиолярий образована тонким слоем эпивириума, имеющего толщину около 0.75 мкм, который, вероятно, также состоит из первичных глобул опала **E**.

2. Следующий этап характеризуется первым объединением первичных глобул кремнезема **E** в более крупные единицы ультраструктуры скелета **D** (рис. 6,б). Формирование единиц **D** соответствует интервалу между двумя точками: «критической точкой выхода реакции» и «точкой гелеобразования» (рис. 5,б). В ультратонком срезе современных живых радиолярий (Bjørklund, Goll, 1986) и на поверхности ископаемых скелетов (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006) размер глобул **D** равняется 0.2–0.3 мкм (рис. 6,б).

Наблюдение в СЭМ скелетов раннепермских, артинских радиолярий *Biantactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) позволило выявить на поверхности фоссилизованных скелетов остатки глобул **D** в форме самых мелких зерен кремнезема размером 0.06–0.15 мкм (рис. 6,з, д) (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006).

**Таблица 1.** Минеральные единицы ультраструктуры скелетов кокколитофорид, фораминифер и радиолярий (в мкм).

Минеральные единицы	Coccolithophorales	Foraminifera	Radiolaria		
	Голубев, 1981, 1987	Афанасьева, 1982	Cachon, Cachon, 1971	Anderson, 1981	Афанасьева, 1990
A	—	2–9	—	—	3–8
B	~ 1.5	0.6–2	—	—	1–3
C	—	0.2–0.6	—	0.5–0.08	0.4–1
D	—	0.6 x 0.6 x 0.05	—	0.2–0.3	0.2–0.3
E	0.01–0.05	—	0.01–0.05	0.08	0.06–0.15

3. Далее происходит объединение отдельных глобул **D** в более крупные единицы ультраструктуры – глобулы **C**, размером от 0.4 до 1 мкм (рис. 6,б-д). Эта модификация скелета, по-видимому, связана с собственно «точной гелеобразования» (рис. 5,б). При относительно медленном окремнении скелета современных радиолярий отмечено заполнение первичными глобулами **E** промежутков между глобулами **C** (рис. 6,в) (Anderson, 1981, фиг. 13–14).

У раннепермских радиолярий fossilizированные глобулы кремнезема **C** хорошо видны на поверхности и на ребрах скелета *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (рис. 6,з, д). При этом можно часто видеть, что глобулы **C** объединяют глобулы **D**. Кроме того, на внутренней поверхности пор обнаружен слой толщиной около 0.6 мкм, составляющий стенку скелета и соизмеримый с величиной глобул **C** (рис. 6,з).

4. Дальнейшая реализация процесса минерализации выражается в агрегации глобул кремнезема **C** в ультраструктурные единицы **B**, представляющие собой изометрические таблички, часто напоминающие по абрису очертание шестигранника (рис. 6,б). Диаметр табличек **B** изменяется от 1 до 3 мкм при толщине, равной величине глобул **C** (0.4–1 мкм). Структурные единицы **B** установлены на поверхности скелетов раннепермских *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (рис. 6,д). Они соизмеримы с гексагональными полисахаридными пластинами (рис. 6,а), и их форма, вероятно, является производной от «управляемой» биоминерализации скелета.

5. Самые крупные элементы ультраструктуры скелета **A** (3–10 мкм в диаметре) были выделены при термической обработке скелетов<sup>3</sup> ранне-

<sup>3</sup> Подробно вопросы fossilизации и экспериментального исследования органической и минеральной составляющих скелетов современных и ископаемых радиолярий рассмотрены в работах: Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2006, и в статье Афанасьева, Амон «Fossilизация скелетов радиолярий» настоящего сборника.

пермских *Ruzhencevispongius plumatus* Nazarov et Ormiston, растрескавшихся по их границам (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2006).

Теоретически ультраструктурные единицы **A** объединяют в иерархической последовательности все перечисленные выше единицы **B, C, D, E**. Установленные в скелетах радиолярий ультраструктурные единицы **A, B, C, D, E** по своим размерам и функциональному значению хорошо сопоставляются с аналогичными минеральными единицами фораминифер и кокколитофорид (табл. 1). Это подтверждает положение о том, что основные закономерности биоминерализации едины для всех представителей органического мира.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В настоящее время является общепризнанным положение о существовании иерархически соподчиненных структурных единицах в скелетах всех представителей органического мира от протистов до позвоночных животных. Процесс формирования любого скелета контролируется посредством заранее образованной органической матрицы, являющейся «слепком» будущей раковины и обеспечивающей ее развитие как единого твердого образования за счет взаимодействия органического и минерального компонентов скелета.

2. Конечная форма и структурированность скелета являются результатом взаимодействия двух основных факторов: абиогенного и биогенного, что не позволяет  $\text{SiO}_2$  и  $\text{CaCO}_3$  в полной мере кристаллизоваться так, как это присуще им в мире минералов.

3. Исследование органической и минеральной составляющих скелетов радиолярий и фораминифер позволило построить гипотетическую модель биоминерализации скелетов. Биоминерализация известковых скелетов Foraminifera и кремневых скелетов Radiolaria начинается с появления в органической матрице будущей раковины первичных кристаллических единиц, группирующихся во все более крупные, иерархически соподчиненные, элементы ультраструктуры скелета. При этом каждый элемент скелета, от элементарного кристаллита до слоев стенки раковины и всего скелета, оказывается окруженным остаточной, неминерализованной органической матрицей.

4. Первичный гидратированный  $\text{SiO}_2$  поступает в клетку-организм радиолярий из морской воды. При этом в клетку радиолярий проникает только истинно растворенный мономер орто-кремниевой кислоты. Глобулярный опал органической матрицы скелетов радиолярий можно рассматривать как генерацию  $\text{SiO}_2$ , сформировавшуюся в результате перехода орто-кремниевой кислоты от молекулярно-дисперсного состояния к коллоидному. Процесс роста скелета в клетке радиолярий контролируется цитобиохимическими реакциями, управляемыми аппаратом Гольджи.

5. Взаимодействие минерального и биогенного факторов проявляется на пяти уровнях: молекулярном, нано-, ультра-, микро- и макроуровнях. Этот условный ряд построен в порядке возрастания размера частиц и структур скелета и, одновременно, в порядке возрастания эффекта биогенного фактора.

6. Ультра-, микро- и макроуровни характеризуются полным цитобиохимическим контролем организма. На этих уровнях кристаллохимическая сущность опала уступает место сущности другого рода, которую условно можно назвать «биологической». Начиная с ультрауровня опал, как исходный строительный материал, но уже в качестве биокристалла, превращается в элемент конструкции скелета.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьева М.С.* 1982. Структурные элементы стенки раковин булимид (фораминиферы) // Палеонтол. журн. № 4. С. 14–20.
- Афанасьева М.С.* 1990. Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. № 1. С. 28–38.
- Афанасьева М.С.* 2000. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир. 480 с.
- Афанасьева М.С.* 2007. Скелет радиолярий: морфология игл, внутреннего каркаса и первичной внутренней сферы // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–14.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2006. Радиолярии. М.: ПИН РАН. 320 с.
- Афанасьева М.С., Вишневская В.С.* 1992. Возможные причины появления кремневого скелета радиолярий // Докл. АН. Т. 325. № 3. С. 590–596.
- Барсков И.С.* 1975. Биохимические и микроструктурные методы в палеонтологии // Итоги науки и техники. Сер. Стратиграфия. Палеонтология. Т. 6. Биохимические методы в палеонтологии и древнейшие следы жизни на земле. М.: Наука. С. 5–59.
- Барсков И.С.* 1982. Биоминерализация и эволюция // Палеонтол. журн. № 4. С. 5–13.
- Барсков И.С.* 1984. Палеонтологические аспекты биоминерализации // Докл. XVII МГК. Т. 2. Секц. С.02. Палеонтология. М.: Наука. С. 61–66.
- Белов Н.В.* 1976. Очерки по структурной минералогии. М.: Наука. 344 с.
- Вернадский В.И.* 1987. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. Изд. 2. М.: Наука. 340 с.
- Вилли К.* 1968. Биология. М.: Мир. 808 с.
- Галушин Р.В.* 1994. Идеальные кристаллы в пространствах постоянной кривизны // Кристаллография. Т. 39. № 4. С. 581–585.

- Галиулин Р.В.* 1996. Как жизнь спасает Вселенную от минерализации // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 103–104.
- Голубев С.Н.* 1981. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука. 164 с.
- Голубев С.Н.* 1987. Минеральные кристаллы внутри организмов и их роль в происхождении жизни // Журн. общ. биол. Т. 48. № 6. С. 784–806.
- Голубев С.Н., Голубев С.С.* 2009. Взгляд на физический микромир с позиций биолога. Владивосток: Дальнаука. 245 с.
- Демин Ф.И.* 1996. Исследование процессов гелеобразования и зародышеобразования методом оптического (рэлеевского) рассеяния // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 22–23.
- Догель В.А.* 1950. Новые данные по филогении радиолярий // Зоол. журн. Т. 29. Вып. 6. С. 562–565.
- Кузьменков Л.С.* 1977. Рост структур с сохранением их подобия. Теория А.А. Власова. Процессы реального кристаллообразования. М.: Наука. С. 227.
- Лоуэнстам Х.* 1984. Процессы и продукты биоминерализации и эволюция биоминерализации // Докл. XVII МГК. Т. 2. Секц. С.02. Палеонтология. М.: Наука. 1984. С. 51–56.
- Мельник Ю.П., Дроздовская А.А., Воробьева К.А.* 1973. Новые экспериментальные и расчетные данные об условиях отложений докембрийских железо-кремнистых осадков // Геол. журн. Т. 33. Вып. 2. С. 12–23.
- Микрюков К.А.* 2000. Современное состояние системы саркодовых // Радиоляриология на рубеже тысячелетий: итоги и перспективы. Мат-лы 11 семинара по радиоляриям. СПб–М. С. 46–47.
- Мутвей Г.* 1984. Ультроструктурное исследование перламутра моллюсков // Докл. XVII МГК, Т. 2. Секц. С. 02. Палеонтология. М.: Наука. С. 56–61.
- Петрушевская М.Г.* 1981. Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана (Определитель по фауне СССР). Л.: ЗИН АН СССР. Вып. 128. 406 с.
- Попов К.Г., Тихонов Н.А.* 1996. Особенности процесса гелеобразования в окрестности критической точки выхода реакции // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 12–14.
- Ракин В.И.* 1996. Самоорганизация гелевой системы кристаллообразования // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 11–12.
- Решетняк В.В.* 1966. Глубоководные радиолярии Phaeodaria северо-западной части Тихого океана. Фауна СССР. Радиолярии. М.–Л.: Наука. 208 с.
- Розанов А.Ю.* 1989. Эволюция биосферы и скелетизация // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. М.: Наука. С. 18–27.

- Соколов Б.С. 1976. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации // Вестник АН СССР. № 1. С. 126–143.
- Фрике Й. 1988. Аэрогели // В мире науки. № 7. С. 50–56.
- Юшкин Н.П. 1996. Концепция углеводородной кристаллизации жизни // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт. С. 73–75.
- Afanasiyeva M.S. 1990. Experimental Evidence for Changes during Fossilization of Radiolarian Tests and Implications for a Model of Biomineralizations // Marine micropaleontol. № 15. P. 233–248.
- Afanasiyeva M.S. 2006. Biomineralization and development of radiolarian skeletons // Environmental micropaleontology, microbiology and meiobenthology. V. 3. P. 1–30.
- Afanasiyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. 2005. Radiolarians in the geological record // Paleontol. j. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
- Aizenberg J., Weaver J.C., Thanawala M.S. et al. 2005. Skeleton of Euplectella sp.: Structural Hierarchy from the Nanoscale to the Macroscale // Science. V. 309. P. 275–278.
- Anderson O.R. 1981. Radiolarian fine structure and silica deposition / Silicon and siliceous structures in biological systems. Eds T.L. Simpson, B.E. Volcani. N-Y: Springer-Verlag, P. 347–380.
- Anderson O.R. 1983. Radiolaria. N-Y: Springer-Verlag. 450 p.
- Angell R.W. 1967. The test structure and composition of the foraminifer Rosalina floridana // J. Protozool. V. 14. P. 299–307.
- Bellemo S. 1974. The compound and intermediate wall structures in Cibicidinae (Foraminifera) with remarks on the radial and granular wall structures // Bull. geol. inst. univ. Uppsala. New ser. V. 6. P. 1–11.
- Björklund K.R., Goll R.M. 1986. Final stages of skeletogenesis and early stages of disintegration for modern polycystine radiolarian // Marine Micropaleontol. V. 11. № 1–3. P. 171–184.
- Brandt K. 1881. Untersuchungen an Radiolarien // Monatsberichte der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. S. 388–404.
- Cachon J., Cachon M. 1971. Recherches sur le métabolisme de la silice chez les Radiolaires. Absorption et excretion // C. r. Acad. Sci. Paris. Gr. 12. T. 272. P. 1652–1654.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al. 2001. Radiolarians in the sedimentary record. Amsterdam: Gordon and Breach sci. publ. 533 p.
- Enriques P. 1931. Formazione e sviluppo dello scheletro siliceo nei radiolari // Boll. soc. Ital. biol. sperimentale. V. 6(4). P. 350–356.
- Haeckel E. 1862. Die Radiolarien (Rhizopoda radiata). Eine Monogr. Berlin. 572 s.
- Haeckel E. 1887. Report on the Radiolaria collected by H.M.S. „Challenger“ during the years 1873–1876 // Rep. sci. res. voyage H.M.S. Challenger. Zoology. Edinburgh. V. 18. S. 1–1803.
- Hansen H.J. 1970. Electron-microscopical studies of the ultrastructures of some perforate calcite radiate and granulate Foraminifera // Biologiske skrifter, Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. V. 7. № 2. P. 3–16.

- Hertwig R.* 1876. Zur Histologie der Radiolarien. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Sphaerzoiden und Thalassicolliden. Leipzig. 91 s.
- Hertwig R.* 1879. Der Organismus der Radiolarien. Jena. 149 s.
- Hollande A., Martoja R.* 1974. Identification du cristalloïde des isospores de radiolaires à un cristal de celestite (SrSO<sub>4</sub>). Détermination de la constitution du cristalloïde par voie cytochimique et à l'aide de la microsonde électronique et du microanalyseur par émission ionique secondaire // *Protistologica*. T. 10. Fasc. 6. P. 603–609.
- Hurd D.C., Takahashi K.* 1981. On the estimation of minimum mechanical loss during an in situ biogenic silica dissolution experiment // *Marine micropaleontol.* 1981. № 6. P. 169–182.
- Lowenstam H.* 1981. Minerals formed by organisms // *Science*. V. 221. № 4487. P. 1126–1131.
- Müller J.* 1858. Über die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres // *Abh. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*. S. 1–62.
- Shchipunov Yu.A., Kojima A., Imae T.* 2005. Polysaccharides as a template for silicate generated by sol–gel processes // *J. colloid interface sci.* V. 285. P. 374–380.
- Takahashi K., Anderson O.R.* 2002. Class Phaeodaria / The 2 illustrated guide to the Protozoa. Eds J.J. Lee, G.F. Leedale, P. Bradbury. Soc. Protozoologists. Lawrence, Kansas. P. 981–994.
- Takahashi K., Honjo S.* 1981. Sinking speed, residence time and dissolution of radiolarian // *Geol. soc. amer. proc.* V. 13(17). P. 564.

## **BIOMINERALIZATION OF RADIOLARIAN SKELETONS**

**M.S. Afanasieva, E.O. Amon**

Questions of radiolarian skeleton biomineralization are analyzed. The development of any skeleton is controlled by the previously formed organic matrix which serves as a cast or mould of the shell to be formed, and which determines its development as a single structure through interactions of the organic and mineral skeletal components, and by delineating the space within which the opal- or calcium-binding matrix is formed. Research on the organic and mineral constituents of foraminiferal and radiolarian skeletons provide a basis for the development of a hypothetical model of skeletal biomineralization. It begins with the appearance of small primary calcitic crystallites in the foraminiferal shell, and with the appearance of dense primary opal globules in the developing radiolarian skeleton; these particles are then deposited within an organic matrix enclosed by a living cytoplasmic envelope (the cytotakymma). These primary biomineral particles are progressively grouped within hierarchically interrelated ultrastructural skeletal units E, D, C, B, A. The interaction of the mineral and biogenic factors occurs at five levels: molecular, nano-, ultra-, micro-, and macrolevels.

*Key words:* Radiolaria, Foraminifera, biomineralization, organic matrix, ultrastructural units A, B, C, D, E, structural levels.



## Объяснение таблицы I

Кристаллические единицы ультраструктуры стенки раковин фораминифер (1–9) и полисахаридные пластины (10–12)

Фиг. 1. *Bolinina dilitata* Reuss, 1850, экз. МГУ, № 229/051-088 (ТЭМ, штрих = 1 мкм); квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм; Средиземное море, Мальтийский пролив, гл. 400 м, станция 13, инт. 150-160 см; травление 20 минут в 10 % КОН, наружная поверхность средней части раковины, кристаллические единицы А.

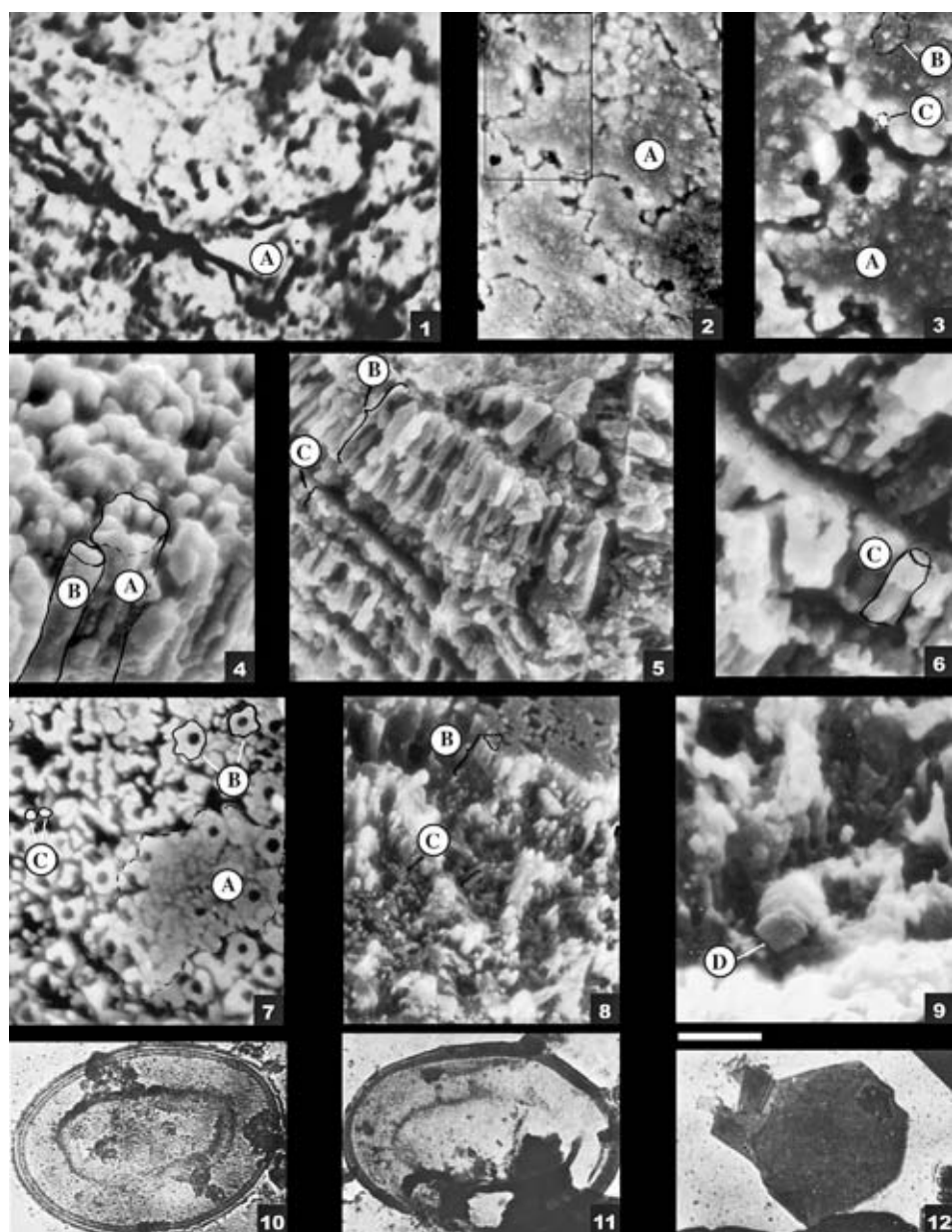
Фиг. 2, 3, 9. *Uvigerina mediterranea* Hofker, 1932; Тирренское море, гл. 770 м, станция 25: 2, 3 – экз. МГУ, № 229/062-048, квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм, инт. 140-150 см, травление 20 минут в 10% КОН, наружная поверхность средней части раковины, кристаллические единицы А, В, С: 2 – (штрих = 10 мкм); 3 – деталь (штрих = 5 мкм); 9 – экз. МГУ, № 229/062-050, квартал, голоцен, инт. 100-110 см, травление 40 минут в 10 % КОН, наружная поверхность средней части раковины, кристаллические единицы D (штрих = 2 мкм).

Фиг. 4, 8. *Bulimina marginata* d'Orbigny, 1826; квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм; Средиземное море, залив Сидра, гл. 1000 м, станция 4: 4 – экз. МГУ, № 229/173-013, инт. 200-210 см, травление 20 минут в 10 % КОН, наружная поверхность и скол стенки последней восьмой камеры, кристаллические единицы А, В, (штрих = 5 мкм); 8 – экз. МГУ, № 229/173-012, инт. 160-170 см, травление 40 минут в 10 % КОН, наружная поверхность дистальной части раковины, кристаллические единицы В, С (штрих = 15 мкм).

Фиг. 5–7. *Bulimina gibba* Fornasini, 1902; квартал, неоплейстоцен, верхний вюрм; Средиземное море, Лионский залив, гл. 260 м, станция 24: 5, 6 – экз. МГУ, № 229/126-016, инт. 53-55 см, травление 20 минут в 10 % КОН, скол стенки в месте соединения начальной и четвертой камеры, кристаллические единицы В, С: 5 – (штрих = 15 мкм), 6 – деталь, кристаллические единицы С (штрих = 5 мкм); 7 – экз. МГУ, № 229/126-018, инт. 60–62 см, травление 40 минут в 10 % КОН, средняя часть раковины, поверхность дополнительного слоя, кристаллические единицы А, В, С (штрих = 5 мкм).

Фиг. 10–12. Полисахаридные пластины (фотографии любезно представлены С.Н. Голубевым): 10 – цианобактерия *Mastigocladus* sp. (ТЕМ, штрих = 0.4 мкм); 11 – брахиопода *Picthothyris* sp. (ТЭМ, штрих = 0.4 мкм); 12 – панцирь черепахи (ТЭМ, штрих = 1.4 мкм).

Таблица I



УДК 563.14:56.012

## **ФОССИЛИЗАЦИЯ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ**

© 2014 М.С. Афанасьева, Э.О. Амон

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
afanasieva@paleo.ru, amon@paleo.ru*

Анализируются вопросы фоссилизации скелетов радиолярий. Полная деструкция первичной органической матрицы скелета и различные условия литогенеза, с одной стороны, вызывают распад скелетов на отдельные составляющие, а с другой – благоприятствуют срастанию соседних минеральных единиц и реализации «стремления» кремнезема к структурному совершенству в последовательном ряду: глобулярный опал → опал-СТ → низкотемпературный тридимит → низкотемпературный кварц. Процесс трансформации глобулярного опала в опал-СТ и кварц контролируется температурой и временем, что позволяет судить о соответствующих условиях постседиментационных процессов: седиментогенез → диагенез → ранний катагенез → поздний катагенез. Большое внимание уделено явлению пиритизации скелетов в условиях сероводородного заражения. Показано вторичное замещение кремнезема в скелетах радиолярий иными минералами.

*Ключевые слова:* Radiolaria, фоссилизация, вторичное замещение кремнезема, пиритизация, этапы литогенеза.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Широко распространенная в литосфере минеральная трансформация «органогенный опал → кварц» происходит, преимущественно, в твердой фазе. Скорость преобразования кремнезема различного генезиса в значительной мере зависит как от температуры, так и от условий захоронения, в том числе от потери воды органической матрицы скелетов, тектоники региона, вулканической деятельности, химизма среды. Но, по мнению ряда

исследователей, для открытых геологических систем наиболее актуальным является не температурный параметр, а геологическое время (Химичева, Плюснина, 1989).

Параметр геологического времени неоспорим при рассмотрении трансформации кремнезема химического генезиса. Однако при изучении изменения кремнезема в скелетах организмов данное правило «не работает» или соблюдается не всегда, ибо встречаются прекрасно сохранившиеся «древние» скелеты радиолярий с первично-глобулярной структурой скелета в палеозойских отложениях (Афанасьева, 1990, 2000) и «молодые» сильно изменившиеся раковины, вплоть до полного уничтожения первичной структуры скелетов, в кварцевой зоне эоцена (Витухин, 1990).

С другой стороны, хорошо известно, что кварц является «геологическим термометром» позволяющим судить о температуре природного процесса минералообразования. Для этого используются полиморфные превращения кремнекислоты, которая при температуре ниже 575 °С и при давлении 1 атм в гидротермальных жилах кристаллизуется в виде низкотемпературного тригонального кварца, образующего длинновытянутые кристаллы, а при более высоких температурах образуется высокотемпературный гексагональный кварц (кварц большинства магматических пород).

Вместе с тем, настоящая прижизненная кристаллизация кремнезема (подобно формированию кварца в минеральном мире) в скелетах радиолярий невозможна, т. к. межглобулярная органическая матрица сдерживает рост кристаллов<sup>1</sup>. Поэтому при изучении измененных скелетов радиолярий однозначно выявляется связь между постседиментационными стадиями преобразования кремнезема и палеотемпературами. И поскольку процесс изменения кремнезема в последовательном ряду: глобулярный опал → опал-СТ → тридимит → кварц, обратного движения не имеет, то каждая модификация кремнезема скелетов отражает максимальные значения термобарического влияния на породу в постседиментационных условиях.

Таким образом, ускорение процессов трансформации кремнезема за счет давления и температур с учетом параметра геологического времени, безусловно, имеет место в кремневых объектах любого генезиса. На этом основано наше утверждение о приуроченности скелетов радиолярий с полностью измененной структурой скелета (вплоть до кристаллов кварца) к зонам катагенеза и метаморфизма.

---

<sup>1</sup> Подробно вопросы биоминерализации скелетов радиолярий рассмотрены в работах: Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990, 2006; Афанасьева, Амон, 2006, и в статье Афанасьева, Амон «Биоминерализация скелетов радиолярий» настоящего сборника.

## МОДЕЛЬ ФОССИЛИЗАЦИИ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ

Сохранение и разрушение скелетов радиолярий в ископаемом состоянии связано с изменением характера взаимоотношений органической и минеральной составляющей скелета. Переход скелетов живых организмов в ископаемое состояние представляет собой непрерывный процесс, зависящий от геологической обстановки.

На избирательную сохранность скелетов радиолярий влияют фактор перехода скелета из водной среды в донный осадок и дальнейшие процессы литогенеза, которые продолжаются в течение всего времени пребывания фоссилий сначала в составе донных осадков на стадии седиментогенеза, затем в литифицированных отложениях периода диагенеза и вплоть до физико-химически измененных пород этапов катагенеза (Кеннетт, 1987; Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Причина подобного явления заключается, по-видимому, в изменении характера взаимоотношений органического и минерального компонентов в процессе фоссилизации скелета.

Постепенное преобразование остаточной органической матрицы сопровождается, с одной стороны, ее полной деструкцией и, как следствие, распадом скелетов на отдельные структурные элементы, а с другой – дублированием, обугливанием органических ламелл, увеличивающим прочность раковин. При этом из сложной конструкции проводящих каналов измененная органическая матрица превращается в систему разграничивающих ламелл, удельный вес которых в объеме фоссилизированного скелета не превышает 1 % (Голубев, 1981).

Дальнейшее практически полное разрушение обугленных ламелл благоприятствует срастанию соседних мелких минеральных единиц в более крупные, что отвечает, вероятно, твердофазному диффузионному процессу (Голубев, 1981), происходившему в условиях повышенных температур и давления в течение длительного периода геологического времени. Однако это обстоятельство совершенно не учитывается и не отмечается при палеонтологическом изучении органических остатков.

Полная деструкция первичной органической матрицы скелета и различные условия литогенеза, с одной стороны, вызывают распад скелетов на отдельные составляющие, а с другой – благоприятствуют срастанию соседних минеральных единиц и реализации «стремления» кремнезема к структурному совершенству в последовательном ряду: глобулярный опал → опал-СТ → низкотемпературный тридимит → низкотемпературный кварц (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Bohrmann et al., 1994; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Процесс трансформаций глобулярного опала в опал-СТ и кварц контролируется температурой и временем (табл. 1). Для полной трансформации глобулярного опала в

**Таблица 1.** Трансформация кремнезема в скелетах радиолярий и постседиментационные условия преобразования осадочных пород

Модификации кремнезема в скелетах радиолярий и палеотемпературы		Стадии литогенеза	
глобулярный опал	+20°C	седиментогенез	
опал-СТ	+40°C	диагенез	
		+30°C	
призматический низкотемпературный тридимит	+120°C	катагенез	ранний
			+50°C
			+100°C
дипирамидально-призматический низкотемпературный кварц	> +180°C		поздний
			+150°C
			> +200°C

кварц необходимо 30–40 млн. лет в зонах с высокой степенью седиментации и 60-70 млн. лет в зонах со средней степенью (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; De Wever et al., 1994; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Трансформация кремнезема в скелетах радиолярий на стадиях диагенеза и катагенеза позволяет судить о постседиментационных условиях преобразования осадочных пород (табл. 1).

Скелетные остатки организмов в процессе фоссилизации постоянно находятся под воздействием температуры, давления и времени. Теоретически и экспериментально установлено (Сеньковский, 1977; Голубев, 1981; Логвиненко, Орлова, 1987; Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Архипенко и др., 1996; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006), что интенсивность изменений минералов в осадочных породах и скелетных остатках организмов, при прочих равных условиях, зависит от длительности геологических процессов: даже самые незначительные изменения минеральной составляющей скелетов, происходящие с ничтожной скоростью, если они продолжаются достаточно долго (в геологическом масштабе времени), могут привести к ощутимым результатам. С другой стороны, те же изменения минералов могут проявиться при кратковременном, но сильном воздействии температур: согласно эмпирическому правилу Вант-Гоффа, повышение температуры системы на 10 °C увеличивает скорость протекания реакции в 2–4 раза (Киреев, 1951).

Для сравнения прочности скелетов современных и позднепалеозойских радиолярий и с целью примерного моделирования начальных стадий вторичного изменения скелетов был использован метод высокотемпературного отжига. Отжиг в некоторой степени моделирует изменения, которые могли происходить в процессе фоссилизации скелетов в геологическом масштабе времени (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Отжиг, т. е. высокотемпературное прокаливание скелетов радиолярий, проводился: 1) на воздухе при температуре около 500 °С в течение 48 ч, на подложке из стандартного кварцевого лабораторного стекла; 2) в муфельной печи при температуре около 1000 °С в течение 25 ч, в стандартных лабораторных тиглях.

### **Седиментогенез**

Вторичное преобразование скелетов радиолярий в естественных условиях и при искусственном отжиге может быть связано с нарушением характера взаимоотношения органической и минеральной составляющих скелета. Эти изменения начинаются с разрушения самых тонких органических ламелл, окружающих наименьшие структурные элементы скелета.

Остаточная, неминерализованная, органическая матрица, по-видимому, представляла собой «консервирующее» вещество, способствовавшее сохранению в латентном состоянии первичной структуры рентгено-аморфного опала в течение стадии седиментогенеза при температурах не более 20 °С и на глубинах недр земли до 1000 м (Мельник и др., 1973; Сеньковский, 1977; Голубев, 1981, 1987; Вассоевич, 1986, 1990; Логвиненко, Орлова, 1987).

После смерти организма и распада цитоплазмы клетки нефоссилизированные раковины радиолярий сохранили свою форму только благодаря «цементации» глобул кремнезема органическими ламеллами, которые препятствовали контакту и слиянию соседних минеральных единиц (табл. I).

### **Диагенез**

Глобулярный аморфный опал раковин радиолярий, находящийся в латентном состоянии в период седиментогенеза, трансформируется в глобулярный опал-СТ в процессе диагенеза. Повышение температуры недр (на глубинах 1000–1500 м) в течение диагенеза до 20–40 °С в совокупности с длительным периодом геологического времени, вероятно, способствовало началу изменения остаточной органической матрицы, находившейся в достаточно инертном состоянии при температурах до 20 °С.

Вторичное преобразование скелетов радиолярий в естественных условиях и при искусственном отжиге может быть связано именно с нарушением характера взаимоотношения органической и минеральной составляющих скелета. Эти изменения начинаются с разрушения самых тонких органических ламелл, окружающих наименьшие структурные элементы скелета. Поверхностный тонкий слой эпривитриума начинает разрушаться

первым, обнажая более крупнозернистую поверхность скелетов (Björklund, Goll, 1986). Примером этому могут служить радиолярии из естественных верхнепалеозойских обнажений, отличающиеся хорошо сохранившейся глобулярной структурой скелетов (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006) (табл. I, фиг. 1–4; табл. II, фиг. 1–4; табл. III, фиг. 1–5).

В результате искусственного отжига (25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях при температуре 1000 °С) скелетов современных радиолярий *Heliodiscus asteriscus* Haeckel, *Dictyocoryne profunda* Ehrenberg и *Spongaster tetras* Ehrenberg произошло расширение пор скелетов и отделение слоев с наружной поверхности скелета, что привело к истончению его стенок (табл. IV, фиг. 3–5; табл. V, фиг. 3–5, 9–11). С этим же, по-видимому, связано явление, когда в сходных условиях тонкостенные мелкие раковины разрушаются, а у крупных скелетов наблюдается только изменение характера скульптуры.

### Ранний катагенез

На ранней стадии катагенеза в условиях повышения температур от 40 до 120 °С в недрах земли на глубинах 1500-4000 м может происходить преобразование биогенного глобулярного опала-СТ скелетов радиолярий в призматические таблички низкотемпературного тридимита (Сеньковский, 1977; Вассоевич, 1986, 1990; Логвиненко, Орлова, 1987). Данное явление, по-видимому, обусловлено изначальным присутствием в сложной структуре органической матрицы полисахаридных пластин<sup>2</sup>. Гексагональное очертание этих пластин и система их вертикального расположения, перекликающаяся с характером чередования слоев в упаковке тридимита, вероятно, способствует образованию таблитчатых элементов ультраструктуры скелета **В**, которые, в свою очередь, в условиях повышенных температур ранней стадии катагенеза могут трансформироваться в призматические таблички низкотемпературного тридимита (табл. II, фиг. 5, 6).

Эмпирических данных о последовательных стадиях фоссилизации любых скелетных остатков просто не существует. Однако при длительном отжиге (48 часов) при температуре 500°С на подложке из лабораторного кварцевого стекла наблюдалась вторичная кристаллизация части скелетов современных *Heliodiscus echiniscus* Haeckel (табл. IV, фиг. 9–11) и раннепермских *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (табл. II, фиг. 5–8). Первичный глобулярный опал и опал-тридимит скелетов этих радиолярий был вторично замещен призматическими табличками низкотемпературного тридимита.

Нахождение в естественных отложениях позднепалеозойского возраста раскристаллизованных скелетов радиолярий подтвердило эксперимен-

---

<sup>2</sup> См. сноску 1.



тальные данные. Сравнительный анализ раннепермских *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston), *Ruzhencevispongus plumatus* Nazarov et Ormiston, *Copicyntra acilaxa* Nazarov и раннекаменноугольных представителей рода *Caspiaza* (*C. aculeata* Afanasieva, *C. urceus* Afanasieva) из верхнепалеозойских отложений северного борта Прикаспийской впадины и естественных обнажений Южного Урала и Тянь-Шаня показало существенные отличия в характере и степени сохранности их скелетов. Радиолярии из естественных обнажений, характеризующих стадию диагенеза, имеют, как правило, раковину с хорошо сохранившейся глобулярной структурой скелета (табл. I, фиг. 1–4; табл. II, фиг. 1–4; табл. III, фиг. 1–5). Плохая сохранность скелетов радиолярий, отобранных из верхнепалеозойских отложений Северного Прикаспия с глубин 3000–4000 м, связана, скорее всего, со вторичными изменениями структуры скелетов в условиях ранней стадии катагенеза (табл. I, фиг. 5–8).

### Поздний катагенез

Дальнейшая трансформация призматического низкотемпературного тридимита в структурно более совершенные дипирамидально-призматические кристаллы низкотемпературного кварца, возможно, происходила в течение поздней стадии катагенеза при температурах выше 120 °С, т.е. за порогом устойчивости низкотемпературного тридимита, что наблюдается в естественных условиях в недрах Земли на глубинах более 4000 м (Сеньковский, 1977; Вассоевич, 1986, 1990; Логвиненко, Орлова, 1987) или в результате метаморфизма древних отложений в зонах глубинных разломов (Braun, Amon, 1991; Афанасьева, Амон, 2012, 2013).

В постседментационных процессах литогенеза в течение длительного геологического времени (сотни миллионы лет) радиолярии перестают вести себя как представители биосферы (органическая матрица их скелетов к этому времени уже давно разрушена) и становятся объектами литосферы. В условиях диагенеза и катагенеза скелет может быть полностью растворен (выщелочен) или подвергнуться перекристаллизации, или метасоматозу.

Удручающе плохая сохранность и перекристаллизация скелетов вплоть до образования удлинённых дипирамидально-призматических кристаллов низкотемпературного кварца является отличительной особенностью радиолярий девона из зоны зеленокаменного метаморфизма Южного Урала и Западных Мугоджар (Афанасьева, Амон, 2013) и каменноугольных–раннепермских радиолярий из кернов скважин глубокого бурения Северного Прикаспия (глубины 4000–6000 м) (табл. I, фиг. 9–12) (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Afanasieva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006).

Габитус кристаллов кварца определяется шестигранной призмой и двумя ромбоэдрами, грани которых комбинируются на обеих головках в две характерные «пирамидки». В процессе вторичного преобразования структуры скелета кристаллы одним концом прикреплены к стенке скеле-

та радиолярий и поэтому имеют только одну головку. Как правило, грани головки нарастают быстрее призмы, и получаются кристаллы вытянутого облика – от короткопризматического до игольчатого (табл. I, фиг. 9). Реже случается наоборот: быстрее растет призма. Тогда преобладающими становятся грани ромбоэдров (табл. I, фиг. 12).

Выше уже говорилось, что срастание кристаллических единиц в результате разрушения обугленных органических ламелл отвечает твердофазному диффузионному процессу, который имеет большое значение на стадии катагенеза, но не учитывается при палеонтологическом исследовании фоссилий. Однако на основании изучения раскристаллизованных остатков скелетов радиолярий из кернов скважин глубокого бурения и, принимая во внимание результаты высокотемпературного отжига раковин, можно говорить о чисто твердофазных изменениях структуры скелета. Длительный отжиг раковин позднепалеозойских радиолярий при температуре 1000 °С в муфельной печи вызвал «оплывание» глобулярной поверхности скелетов *Biantactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (табл. II, фиг. 9–11) и *Ruzhencevispongus plumatus* Nazarov et Ormiston (табл. III, фиг. 6–8). В результате отжига произошел диффузионный обмен между минеральными единицами скелета радиолярий, вызвавший срастание и спонтанное цементирование кремнеземом большинства поровых отверстий скелетов *Biantactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston) (табл. II, фиг. 9–11).

Совместные с радиоляриями находки конодонтов из девонских отложений зоны зеленокаменного метаморфизма Западных Мугоджар подтверждают возможность вторичного формирования кристаллов кварца в скелете радиолярий в условиях высоких температур (Афанасьева, Амон, 2013). На поверхностях слоистости кремнистых пород шулдакской свиты среднего девона обнаружены бесцветные, белесые и черные экземпляры конодонтов (Иванов, 1983). Черный цвет конодонтов по шкале Эпштейн (Epstein et al., 1977) отвечает индексу ИОК 5, а матово-белый соответствует индексу ИОК 7. Это свидетельствует, по-видимому, о нагреве пород, превышавшем 300 °С и, возможно, достигавшем 500 °С (Иванов, 1983).

## ПЕРЕКРИСТАЛЛИЗАЦИЯ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ

Первично-опаловый скелет радиолярий, как и скелет кремневых губок, нередко подвергается процессам метасоматоза и замещается другими минералами вследствие различных причин: изменение условий обитания, например, сероводородное заражение вод, или в результате катагенеза и метаморфизма древних отложений (Афанасьева, 1990, 2000; Afanasieva, 1990; Braun, Amon, 1991).

Происходит так называемая **перекристаллизация**, результаты которой, как правило, плачевны: сохранность катастрофически ухудшается, утрачивается первичная структура и форма скелета, что существенно сни-

жает возможность видовой и родовой идентификации радиолярий. Перекристаллизованные скелеты радиолярий особенно присущи палеозойским комплексам, составляя нередко львиную долю общего числа экземпляров в пробе. Весьма часто перекристаллизованные скелеты отмечают литологи при изучении карбонатных и кремнистых пород в шлифах, однако специалисты радиоляриологи, за редкими исключениями, оставляют подобные факты без внимания, предпочитая работать с перекристаллизованными формами хорошей сохранности.

### **Вторичное замещение кремнезема в скелетах радиолярий**

Полевые и лабораторные наблюдения позволили сделать заключение, что радиоляриям из многих местонахождений фанерозоя весьма свойственно явление замещения первичного органогенного опала скелетов минералами из групп низкотемпературного кварца (включая халцедон), железа, марганца, карбонатов, иногда флюорита и граната и даже золота (Афанасьева, 1990, 2000; Braun, Amon, 1991).

По мнению А. Брауна и других исследователей радиолярий замещающими минералами служат гематит, пирит, органическое вещество<sup>3</sup> (Braun, 1990a,b,c; Braun, Schmidt-Effing, 1993), доломит (Holdsworth, 1966; Braun, 1990a,b,c), кальцит (Pessagno, 1977; Braun, Amon, 1991), хлорит (Dehmer et al., 1989).

Уникальный случай замещения кремнезема скелета радиолярий гранатом был установлен Е.А. Кузнецовым (1947) в шлифах кварцитовых сланцев девона зеленокаменной полосы Южного Урала. Скелеты радиолярий «состоят из мельчайших кристалликов граната, многочисленные мелкие додекаэдры которых рассеяны в массе породы» (Кузнецов, 1947, с. 127).

Подавляющее большинство микрофауны в баженовских глинисто-кремнисто-карбонатных отложениях позднеюрского-раннемелового моря Западной Сибири представлено скелетами радиолярий удовлетворительной и плохой сохранности (Амон, 2011). Радиолярии либо рассеяны в породе в виде единичных экземпляров, либо образуют тонкие линзовидные скопления и пропластки с таким обилием скелетов, что вмещающая порода может быть названа радиоляритом. Скелетная ткань раковин радиолярий почти полностью замещена халцедоном (перекристаллизация).

Апатит также замещает кремнезем скелетов радиолярий, что было, например, установлено по материалам рудовмещающей толщи Сафьяновского медно-цинково-колчеданного месторождения на Среднем Урале (Ярославцева и др., 2012).

---

<sup>3</sup> Природу органического вещества А. Браун не раскрывает “amorphous organic substance” (Braun, 1990a, p. 363; Braun, Schmidt-Effing, 1993, p. 378), однако нельзя исключить, что это углистые пленки.

Вторично измененные остатки радиолярии широко распространены в органично-литогенных фосфоритовых желваках и в фосфатном цементе песчаных фосфоритов верхнего мела (сеноман и кампан) Брянской области. При этом скелеты радиолярий, как правило, фосфатизированы целиком, замещены курскиком (минералом группы фторкарбонатапатитов). Иногда сохраняются участки с реликтовым опаловым составом (Мануковский, Беляев, 2000).

В нижнемеловых глауконитовых песчаниках и фосфоритах Вятско-Камского фосфоритоносного бассейна обнаружены случаи замещения скелетов глауконитом. Наблюдается полное замещение скелетов радиолярий сульфидами, железом, марганцем, кальцитом, реже родохрозитом и другими карбонатами. Интересны случаи нахождения в ископаемом состоянии остатков центральных капсул скелетов, где хитиновидное вещество превращено в углистый пигмент (Титоренко, Горина, 2011).

Многие радиолярии в процессе литификации вмещающих отложений могут быть подвергнуты микробиальной коррозии и микритизации. Первичный опаловый скелет радиолярий может замещаться кальцитом. Попадая при отмирании радиолярий в щелочную среду карбонатного субстрата, опал начинает растворяться. Происходит постепенная кальцитизация скелетов радиолярий, однако замещение кальцитом происходит, скорее всего, диффузионным путем, т. к. кальцит стенок и раковинного пространства выполнен кальцитом разной структуры. Причем у одних раковин могут сохраняться шипы и фрагменты внутренней зоны скелета радиолярий, а у других мы видим лишь пелитоморфную оболочку – результат биокоррозии (Антошкина, 2013). Эти сферы часто принимают за остатки примитивных мелких фораминифер, водоросли или органы их размножения. Очень часто кальцитизированные скелеты радиолярий относят к фораминиферам с секреторными кремнисто-апатитовыми стенками (Чувашов и др., 2012). Подобные определения являются предметом постоянных дискуссий и не принимаются радиоляристами (Вишневская, Седаева, 2002; Седаева, Вишневская, 2008; Афанасьева, Амон, 2012).

### **Пиритизация скелетов радиолярий**

В условиях сероводородного заражения первичный аморфный опал скелетов различных организмов мог замещаться пиритом. Б.Б. Назаров отмечал, что «характерной особенностью позднеордовикских радиолярий Эстонии является замещение их кремнистого скелета пиритом или гидротетитом» (Назаров, Нылвак, 1983, с. 2).

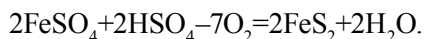
Скелеты радиолярий в баженовских отложениях позднеюрского-раннемелового моря Западной Сибири в отдельных случаях замещены пиритом (метасоматоз) (Амон, 2011). Допускается, что скелеты радиолярий могли особенно хорошо растворяться, проходя через слой воды до 500 м и осаждаясь на дне глубоководных впадин баженовского моря с низкими

скоростями седиментации. Не исключено, что сероводородное заражение, сопровождавшееся образованием сульфидно-щелочных растворов в осадке, усиливало растворение кремнистого скелета радиолярий с последующим замещением пиритом, карбонатными и глинистыми минералами (Важенина, 2010).

Исследование скелетов радиолярий, тентакулитов и спикул губок из верхнедевонских, среднефранских, доманиковых отложений Тимано-Печорского бассейна показало, что вторичный пирит с характерным медно-желтым блеском полностью замещает кремнезем скелета (табл. VI, фиг. 1, 2, 5–12). При этом пиритизация части скелетов могла начаться или у еще живых особей, непосредственно перед их смертью, или сразу после их отмирания. Об этом интересном феномене свидетельствует факт вторичного замещения пиритом только части кремневого скелета радиолярий (табл. VI, фиг. 3, 4) (Афанасьева, 2000).

Предположение, что вторичный пирит образовывался в скелетах живых радиолярий или в начале посмертного периода, накладывает определенные ограничения на время и место его формирования. Маловероятно, что условия пиритизации включили глубокое захоронение скелетов радиолярий в осадке и длительное геологическое время. Более того, формирование нефтематеринских пород доманика (средний фран), вмещающих данные скелетные остатки радиолярий, могло происходить только в условиях бескислородной среды.

По данным А.Г. Бетехтина, образование пирита в осадочных породах «связывается с разложением органических остатков без доступа свободного кислорода в более глубоких участках водного бассейна» (Бетехтин, 1950, с. 277). Сам же пирит часто образует псевдоморфозы по различным остаткам организмов. Эти псевдоморфозы, очевидно, образуются под воздействием на минералы  $H_2S$ . При этом обращает на себя внимание образование пирита путем восстановления сульфатов и других серосодержащих соединений органическими веществами по схеме:



Далее в работе А.Г. Бетехтина приводятся результаты очень интересного эксперимента: «мышь, погруженная в стакан с сульфатом железа, по прошествии нескольких лет оказалась замещенной пиритом. Очевидно, имело место разложение белковых веществ, вызывавшее образование сероводорода. В результате реакции ионов серы и железа и возник пирит» (Бетехтин, 1950, с. 278). Дополнительно к этому имеются сведения о прижизненной пиритизации раковин у морских двустворчатых моллюсков (Clark, Lutz, 1980).

Наше представление о процессе пиритизации, при котором первичный опал скелетов живых радиолярий замещается пиритом, весьма неполно. И

самое лучшее свидетельство характера процесса пиритизации может быть найдено именно в частично пиритизированных скелетах радиолярий: вторично пиритизированная сферическая часть скелета (табл. VI, фиг. 3, 4) и первично кремневые кончики игл. Можно предположить, что пиритизация происходила на органической матрице первичного скелета радиолярий. При этом перекристаллизация начиналась от начальной внутренней части скелета, постепенно распространяясь к периферическим концам игл. Вторичный пирит скелетов радиолярий и других организмов очень отличается от классических кристаллов или фрамбоидов пирита, наблюдаемых в породе. Здесь пирит представлен очень маленькими гранулами, которые соединяются в массивный скелет с характерным пиритовым блеском и цветом. При этом ориентация гланул пирита, возможно, аналогична расположению первичных гранул опала в скелете радиолярий.

С палеонтологической точки зрения наиболее существенным является предположение, что пирит начинает заменять опал или в скелете живой радиолярии, или в первые минуты (часы) после ее гибели. И хотя этот процесс еще совершенно не изучен, однако, кажется наиболее вероятным, что пиритизация происходила по биоминералогическим границам и направлениям роста скелета. Это удовлетворяет наблюдениям и иллюстрациям частичной и полной пиритизации скелетов радиолярий и других организмов (табл. VI).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Теоретическое и экспериментальное исследование органической и минеральной составляющей скелета радиолярий помогло получить представление о процессах его формирования, сохранения и разрушения в геологической истории, построить гипотетическую модель фоссилзации скелетов радиолярий и определить значение модификаций кремнезема скелетов радиолярий при оценке постседиментационных процессов.

1. Сохранение и разрушение раковин радиолярий в ископаемом состоянии связано с изменением характера взаимоотношений органической и минеральной составляющей скелета.

Постепенное преобразование остаточной органической матрицы раковин радиолярий, сопровождающееся дублированием или обугливанием органических ламелл, увеличивает прочность скелета и способствует сохранению первичной морфологии раковин в течение длительного периода геологического времени.

Полная деструкция остаточной органической матрицы, сдерживавшей окаменение раковин, и различные условия литогенеза, с одной стороны, вызывают распадение скелетов на отдельные структурные элементы, а с другой благоприятствуют срастанию соседних минеральных единиц и реализации «стремления» кремнезема к структурному совершенству в последовательном ряду: глобулярный опал → опал-СТ → призматический

низкотемпературный тридимит → дипирамидально-призматический низкотемпературный кварц.

2. Процесс трансформаций глобулярного опала в опал-СТ и кварц контролируется температурой и геологическим временем и позволяет судить об условиях постседиментационных процессов.

Глобулярный аморфный опал скелетов радиолярий, находящийся в латентном состоянии в период седиментогенеза, трансформируется в глобулярный опал-СТ при температурах до +40 °С, что отвечает стадии диагенеза.

Призматические псевдогексагональные таблички низкотемпературного тридимита, по-видимому, формируются в структуре скелетов радиолярий в условиях повышенных температур раннего катагенеза (от +40 °С до +120 °С).

Вытянутые пирамидально-призматические кристаллы более совершенного низкотемпературного кварца могут образовываться в стенке скелетов радиолярий только при высоких температурах поздней стадии катагенеза и метаморфизма древних отложений (от +120 °С до +180 °С).

3. Первично-опаловый скелет радиолярий нередко подвергается процессам метасоматоза и замещается другими минералами (карбонаты, сульфиды, реже родохрозит, апатит, флюорит и гранаты), а также железом, марганцем и даже золотом. Интересны случаи нахождения в ископаемом состоянии остатков центральных капсул скелетов, где хитиновидное вещество превращено в углистый пигмент.

Явление замещения первичного органогенного опала скелетов может быть обусловлено различными причинами: либо прижизненное изменение условий обитания, например, сероводородное заражение вод, либо как результат катагенеза и метаморфизма древних отложений.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амон Э.О.* 2011. Радиолярии в баженовской свите (волжский ярус) Широкого Приобья, Западная Сибирь // Ежегодник-2010 ИГГ УрО РАН. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 3–8. (Тр. ИГГ УрО РАН. Вып. 158).
- Антошкина А.И.* 2013. Позднедевонские рифовые экосистемы: специфика сообществ и биогенных структур (на примере Тимано-Североуральского региона) / Проблемы эволюции биосферы. Ред. С.В. Рожнов. М.: ПИН РАН. С. 190–205.
- Архипенко Д.К., Григорьева Т.Н., Мороз Т.Н.* 1996. Дифракционные и недифракционные методы изучения костно-минеральной ткани // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия. Тез. докл. 2 Междунар. семинара. Сыктывкар. С. 28–29.

- Афанасьева М.С.* 1990. Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. № 1. С. 28–38.
- Афанасьева М.С.* 2000. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир. 480 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2006. Радиолярии. М.: ПИН РАН. 320 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2012. Биостратиграфия и палеобиогеография радиолярий девона России. М.: ПИН РАН. 280 с.
- Афанасьева М.С., Амон Э.О.* 2013. Радиолярии среднего-верхнего девона Западных Мугоджар // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 88. Вып. 6. С. 54–69.
- Бетехтин А.Г.* 1950. Минералогия. М.: Госгеолиздат. 958 с.
- Важенина О.А.* 2010. Особенности осадконакопления и литологические типы пород баженовской свиты на территории широтного Приобья (Западная Сибирь) // Вестн. томского гос. ун-та. № 335. С. 161–163.
- Вассоевич Н.Б.* 1986. Избранные труды. Геохимия органического вещества и происхождение нефти. М.: Наука. 368 с.
- Вассоевич Н.Б.* 1990. Избранные труды. Литология и нефтегазоносность. М.: Наука. 264 с.
- Витухин Д.И.* 1990. Особенности распределения радиолярий в кайнозойских отложениях Дальнего Востока СССР (Сахалинская, Камчатская области) // Использование радиолярий в стратиграфии и палеобиологии. Уфа. С. 22–24.
- Вишневецкая В.С., Седаева К.М.* 2002. Ревизия некоторых таксонов фораминифер отряда Parathuramminoidea и вопросы эволюции фораминифер и радиолярий // Палеонтол. журн. № 6. С. 15–24.
- Голубев С.Н.* 1981. Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука. 164 с.
- Голубев С.Н.* 1987. Минеральные кристаллы внутри организмов и их роль в происхождении жизни // Журн. общ. биол. Т. 48. № 6. С. 784–806.
- Иванов К.С.* 1983. К геологии вулканогенных толщ Западных Мугоджар. Свердловск: УНЦ АН СССР. 71 с.
- Кеннетт Дж.* 1987. Морская геология. Т. 2. М.: Мир. 384 с.
- Киреев В.С.* 1951. Курс физической химии. М.-Л.: Химическая литература. 502 с.
- Кузнецов Е.А.* 1947. Радиолярии из кремнистых сланцев Полевской и Уфалейской дач на Урале // Вестн. Мос. ун-та. № 12. С. 127–133.
- Логвиненко Н.В., Орлова Л.В.* 1987. Образование и изменение осадочных пород на континенте и в океане. Л.: Недра. 237 с.
- Мануковский С.В., Беляев В.И.* 2000. К вопросу о бактериально-водорослевой природе некоторых типов фосфатов в желваковых фосфоритах и фосфатоносных россыпях // Вестн. Воронеж. ун-та. Геология. Вып. 5(10). С. 41–47.
- Мельник Ю.П., Дроздовская А.А., Воробьева К.А.* 1973. Новые экспериментальные и расчетные данные об условиях отложений докембрийских железо-кремнистых осадков // Геол. журн. Т. 33. Вып. 2. С. 12–23.



- Назаров Б.Б., Нылвак Я. 1983. Радиоларии из верхнего ордовика Эстонии // Изв. АН Эстонской ССР. Геология. Т. 32. № 1. С. 1–8.
- Седаева К.М., Вишневская В.С. 2008. О природе проблематичных микрофоссилий из верхнего девона и нижнего карбона // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 10–11: Прилож. к журн. «Геология и геофизика». Т. 49. С. 152–152.
- Сеньковский Ю.Н. 1977. Литогенез кремнистых толщ Юго-Запада СССР. Киев: Наукова Думка. 128 с.
- Титоренко Т.Н., Горина О.В. Микрорпалеонтология (учебн.-метод. пособие). Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та. 2011. 144 с.
- Химичева Н.В., Плюснина И.И. 1989. О кремнистых породах – очагах нефтегазообразования // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геология. № 5. С. 12–17.
- Чувашов Б.И., Анфимов А.Л., Сорока Е.И., Ярославцева Н.С. 2012. Девонские форминиферы с некарбонатной раковинной в рудовмещающей толще Сафьяновского месторождения (Средний Урал) // Литосфера. № 5. С. 114–125.
- Ярославцева Н.С., Масленников В.В., Сафина Н.П. и др. 2012. Углеродсодержащие алевропелиты Сафьяновского медно-цинково-колчеданного месторождения (Средний Урал) // Литосфера. № 2. С. 106–124.
- Afanasiyeva M.S. 1990. Experimental evidence for changes during fossilization of radiolarian tests and implications for a model of biomineralizations // Marine micropaleontol. № 15. P. 233–248.
- Afanasiyeva M.S. 2006. Biomineralization and development of radiolarian skeletons // Environmental micropaleontology, microbiology and meiobenthology. V. 3. P. 1–30.
- Afanasiyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. 2005. Radiolarians in the geological record // Paleontol. J. V. 39. Suppl. 3. P. S135–S392.
- Bjørklund K.R., Goll R.M. 1986. Final stages of skeletogenesis and early stages of disintegration for modern polycystine radiolarian // Marine Micropaleontol. V. 11. № 1–3. P. 171–184.
- Bohrmann G., Abelmann A., Gersonde R. et al. 1994. Pure siliceous ooze, a diagenetic environment for early chert formation // Geology. V. 22. № 3. P. 207–210.
- Braun A. 1990a. Evolutionary trends and biostratigraphic potential of selected radiolarian taxa from the Early Carboniferous of Germany // Marine Micropaleontol. V. 15. P. 351–364.
- Braun A. 1990b. Oberdevonische Radiolarien aus Kieselschiefer-Geröllen des unteren Maintales bei Frankfurt a. M. // Geol. Jahrb. Hessen. Bd 118. S. 5–27.
- Braun A. 1990c. Radiolarien aus dem Unterkarbon Deutschlands // Cour. Forsch. Inst. Senckenberg. Bd 133. S. 1–177.
- Braun A., Amon E.O. 1991. Fluoritisierte Radiolarien aus Kieselkalk-Banken des Mittel-Viseum (Unterkarbon) des Rheinischen Schiefergebirges (Deutschland) // Palaeont. Z. T. 65. № 1–2. S. 25–33.
- Braun A., Schmidt-Effing R. 1993. Biozonation, diagenesis and evolution of radiolarians in the Lower Carboniferous of Germany // Marine Micropaleontol. V. 21. P. 369–383.

- Clark G.R.II, Lutz R.A.* 1980. Pyritization in the shells of living bivalves // *Geology*. V. 8. P. 268–271.
- Dehmer J., Hentschel G., Horn M. et al.* 1989. Die vulkanisch-kieselige Gesteinsassoziation am Beispiel der unterkarbonischen Kieselschiefer am Ostrand des Rheinischen Schiefergebirges. *Geologie-Petrographie-Geochemie // Geol. Jahrb. Hessen*. Bd 117. S. 79–138.
- De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P., Nigrini C. et al.* 2001. Radiolarians in the sedimentary record. Amsterdam: Gordon and Breach sci. publ. 533 p.
- Epstein A.G., Epstein J.B., Harris L.D.* 1977. Conodont color alteration an index to organic metamorphism // *U.S. geol. surv. Prof. pap. № 995*. 27 p.
- Holdsworth B.K.* 1966. Radiolaria from the Namurian of Derbyshire // *Palaeontology*. V. 9. P. 319–329.
- Pessagno E.A., Jr.* 1977. Upper Jurassic Radiolaria and radiolarian biostratigraphy of the California coast ranges // *Micropaleontology*. V. 23. P. 56–113.

## Объяснение таблицы I

Последовательные стадии модификации кремнезема в скелетах радиолярий на стадиях диагенеза (1–4), раннего катагенеза (5–8) и позднего катагенеза (9–12)

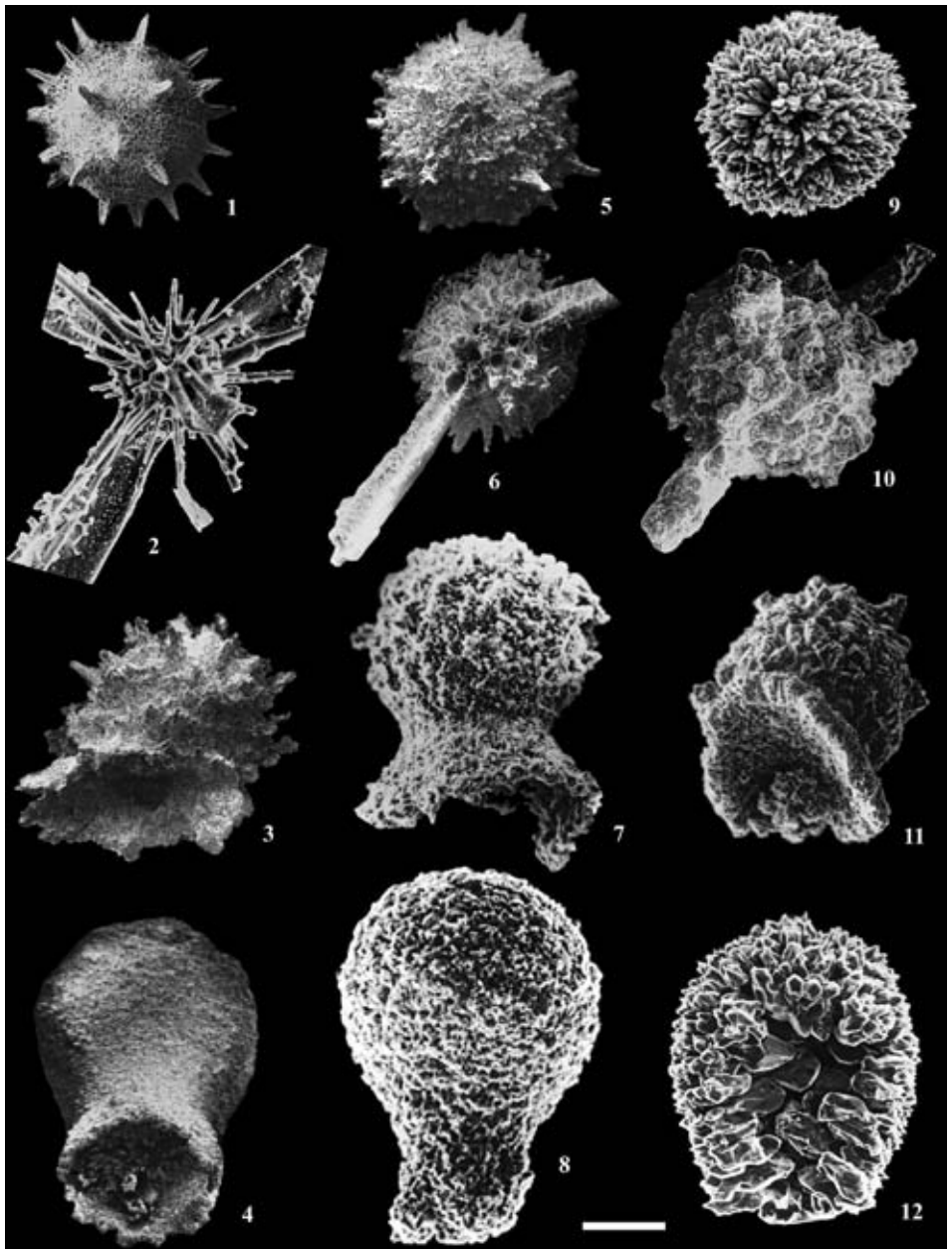
Нижняя пермь: ассельский ярус, Южный Урал, р. Урал, с. Донское, обр. 5/41 – фиг. 1, 2; артинский ярус, Северный Прикаспий, массив Карачаганак: скв. 13 (инт. 4984–4990 м), обр. 3061 – фиг. 5, 6, скв. 20 (инт. 4602–4603 м), обр. 1 – фиг. 10. Средний карбон, башкирский ярус, Северный Прикаспий, массив Карачаганак, скв. 12 (инт. 4656–4663 м), обр. 633 – фиг. 9. Нижний карбон, серпуховский ярус: Тянь-Шань, р. Угам, обр. 803/24 – фиг. 3, 4; Северный Прикаспий, массив Карачаганак: скв. 33 (инт. 4934–4941 м), обр. 86913 – фиг. 7, скв. 19 (инт. 4769–4778 м), обр. 113 – фиг. 8, скв. 19 (инт. 4760–4769 м), обр. 112 – фиг. 11, скв. 20 (инт. 4748–4753 м), обр. 42 – фиг. 12.

Фиг. 1, 5, 9. *Copicyntra acilaxa* Nazarov, 1986 (штрих = 115 мкм): 1 – экз. ПИН, № 5481/05511, 5 – экз. ПИН, № 5481/00337, 9 – экз. ПИН, № 5507/00112.

Фиг. 2, 6, 10. *Entactinia pycnoclada* Nazarov et Ormiston, 1985 (штрих = 50 мкм): 2 – экз. ПИН, № 5481/05512, 6 – экз. ПИН, № 5481/00304, 10 – экз. ПИН, № 5481/00409.

Фиг. 3, 7, 11. *Caspiaza aculeata* Afanasieva, 1986 (штрих = 100 мкм): 3 – экз. ПИН, № 5507/00311, 7 – экз. ПИН, № 5507/02608, 11 – экз. ПИН, № 5507/00201.

Фиг. 4, 8, 12. *Caspiaza urceus* Afanasieva, 1986: 4 – экз. ПИН, № 5507/00314 (штрих = 100 мкм), 8 – экз. ПИН, № 5507/00217 (штрих = 58 мкм), 12 – экз. ПИН, № 5507/00111 (штрих = 40 мкм).

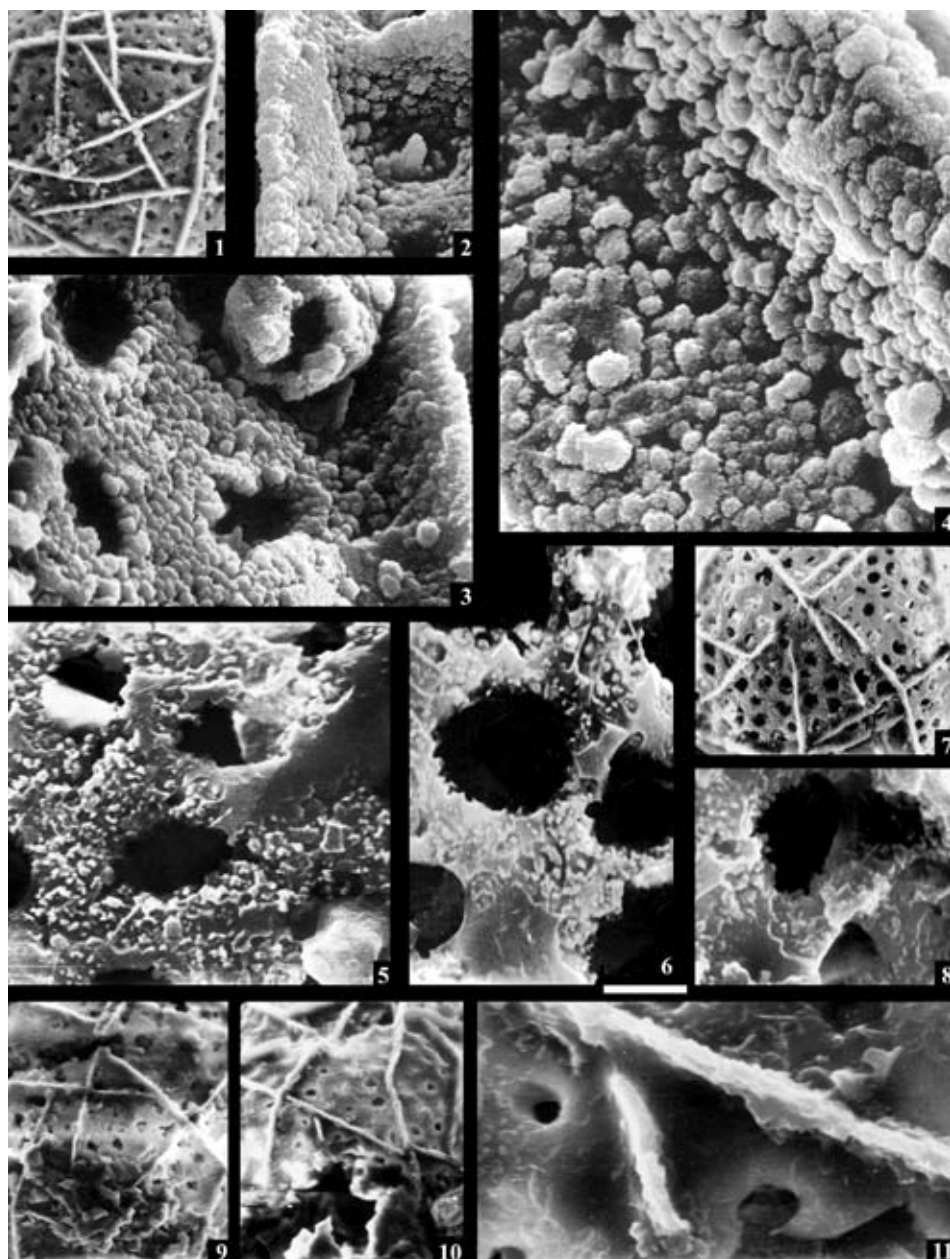


## Объяснение таблицы II

Моделирование процесса фоссилизации скелетов раннепермских радиолярий  
на примере *Bientactinosphaera strangulata*

Южный Урал, р. Урал, с. Донское, нижняя пермь, артинский ярус,  
обр. 5/41.

Фиг. 1–11. *Bientactinosphaera strangulata* (Nazarov et Ormiston, 1985),  
экз. ПИН, № 5481/02504: 1–4 – без отжига: 1 – (штрих=23 мкм), 2 –  
(штрих = 6 мкм), 3 – (штрих = 6 мкм), 4 – (штрих = 2 мкм); 5–8 – отжиг  
48 часов на подложке из лабораторного кварцевого стекла при температу-  
ре 500 °С: 5 – (штрих = 4 мкм), 6 – (штрих = 4 мкм), 7 – (штрих = 21 мкм),  
8 – (штрих = 4 мкм); 9–11 – отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных  
лабораторных тиглях при температуре 1000 °С: 9 – (штрих = 19 мкм), 1  
0 – (штрих = 19 мкм), 11 – (штрих = 4 мкм).

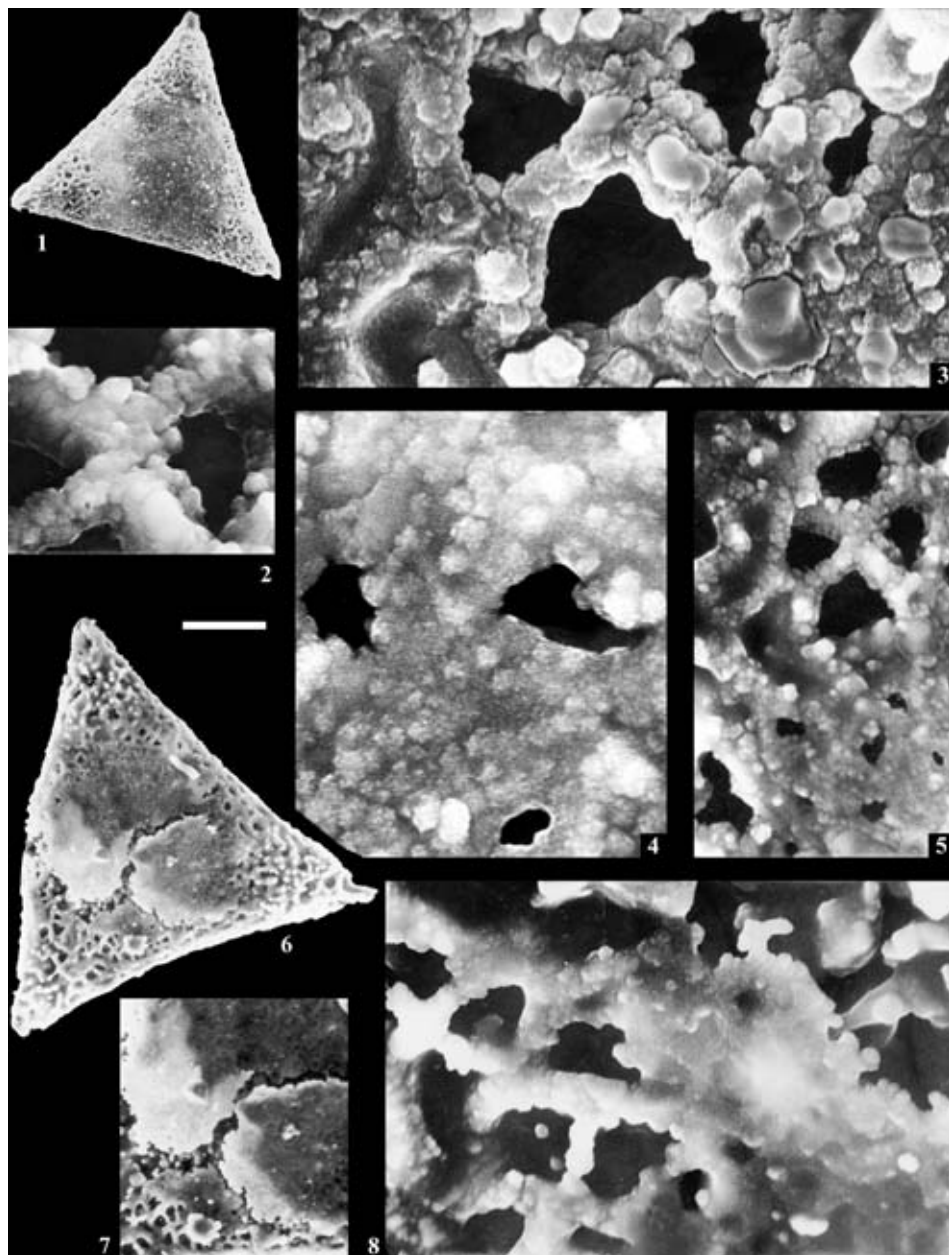


### Объяснение таблицы III

Моделирование процесса фоссилизации скелетов раннепермских радиолярий  
на примере *Ruzhencevispongia plumatus*

Южный Урал, р. Урал, с. Донское, нижняя пермь, артинский ярус,  
обр. 5/41.

Фиг. 1–8. *Ruzhencevispongia plumatus* Nazarov et Ormiston, 1985:  
1–5 – экз. ПИН, № 5481/01204, без отжига: 1 – (штрих = 120 мкм),  
2–4 – (штрих = 3 мкм), 5 – (штрих = 15 мкм); 6–8 – экз. ПИН, № 5481/01303,  
отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях  
при температуре 1000°C: 6 – (штрих = 90 мкм), 7 – (штрих = 66 мкм), 8 –  
(штрих = 14 мкм).





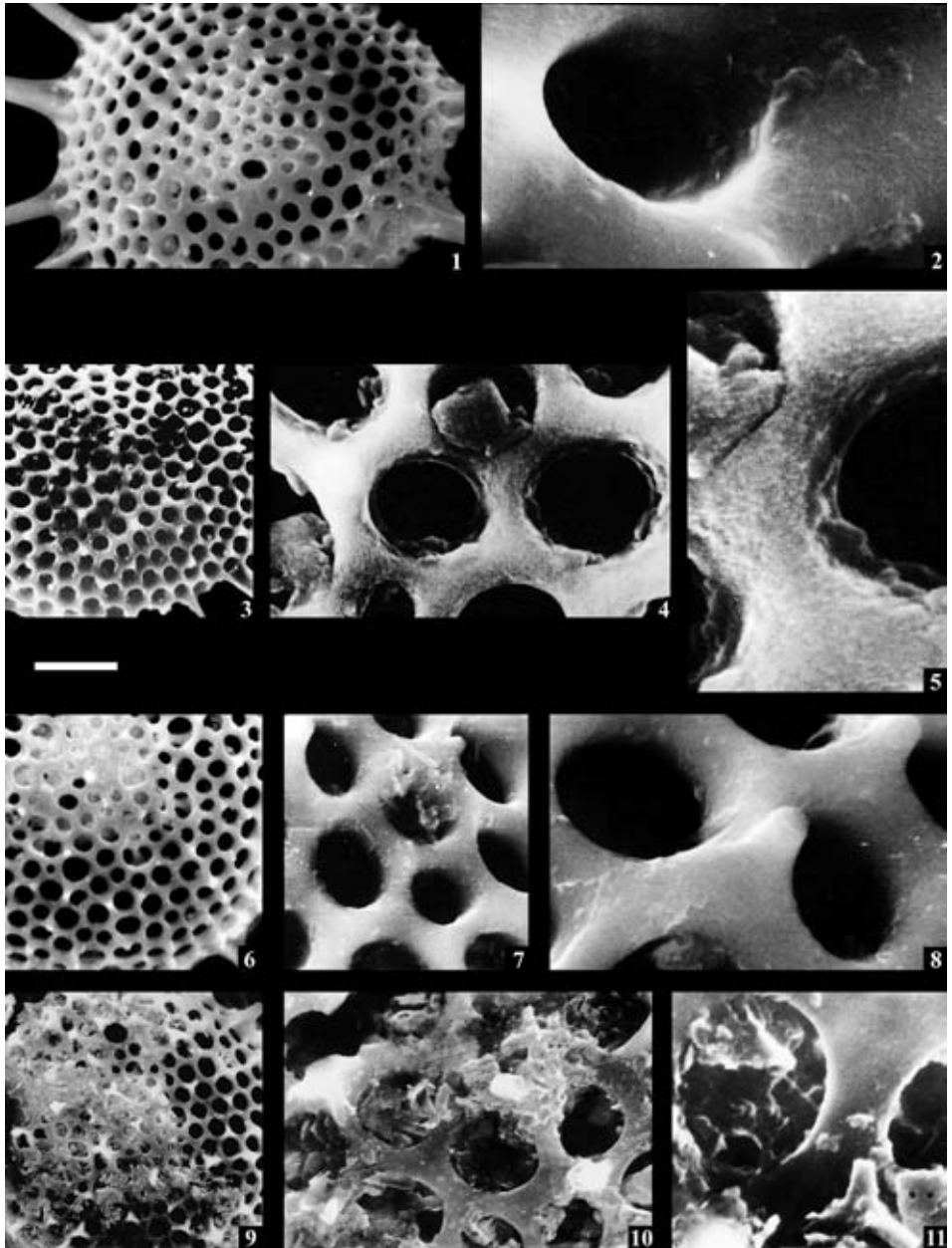
## Объяснение таблицы IV

Моделирование процесса фоссилизации скелетов современных радиолярий на примере *Heliodiscus asteriscus* (1–5) и *Heliodiscus echiniscus* (6–11)

Современные донные осадки Тихого океана (станция 5139).

Фиг. 1–5. *Heliodiscus asteriscus* Haeckel, 1887: 1, 2 – экз. ПИН, № 229/02101, без отжига: а – (штрих = 15 мкм), 2 – фрагмент (штрих = 3 мкм); 3–5 – экз. МГУ, № 229/00801, отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях при температуре 1000 °С: 3 – (штрих = 26 мкм), 4 – фрагмент (штрих = 4 мкм), 5 – фрагмент (штрих = 2 мкм).

Фиг. 6–11. *Heliodiscus echiniscus* Haeckel, 1887: 6–8 – экз. ПИН, № 229/02104, без отжига: 6 – (штрих = 16 мкм), 7 – фрагмент (штрих = 4 мкм), 8 – фрагмент (штрих = 2 мкм); 9–11 – экз. МГУ, № 229/02211, отжиг 48 часов на подложке из лабораторного кварцевого стекла при температуре 500 °С: 9 – (штрих = 13 мкм), фрагмент 10 – (штрих = 4 мкм), 11 – фрагмент (штрих = 1 мкм).



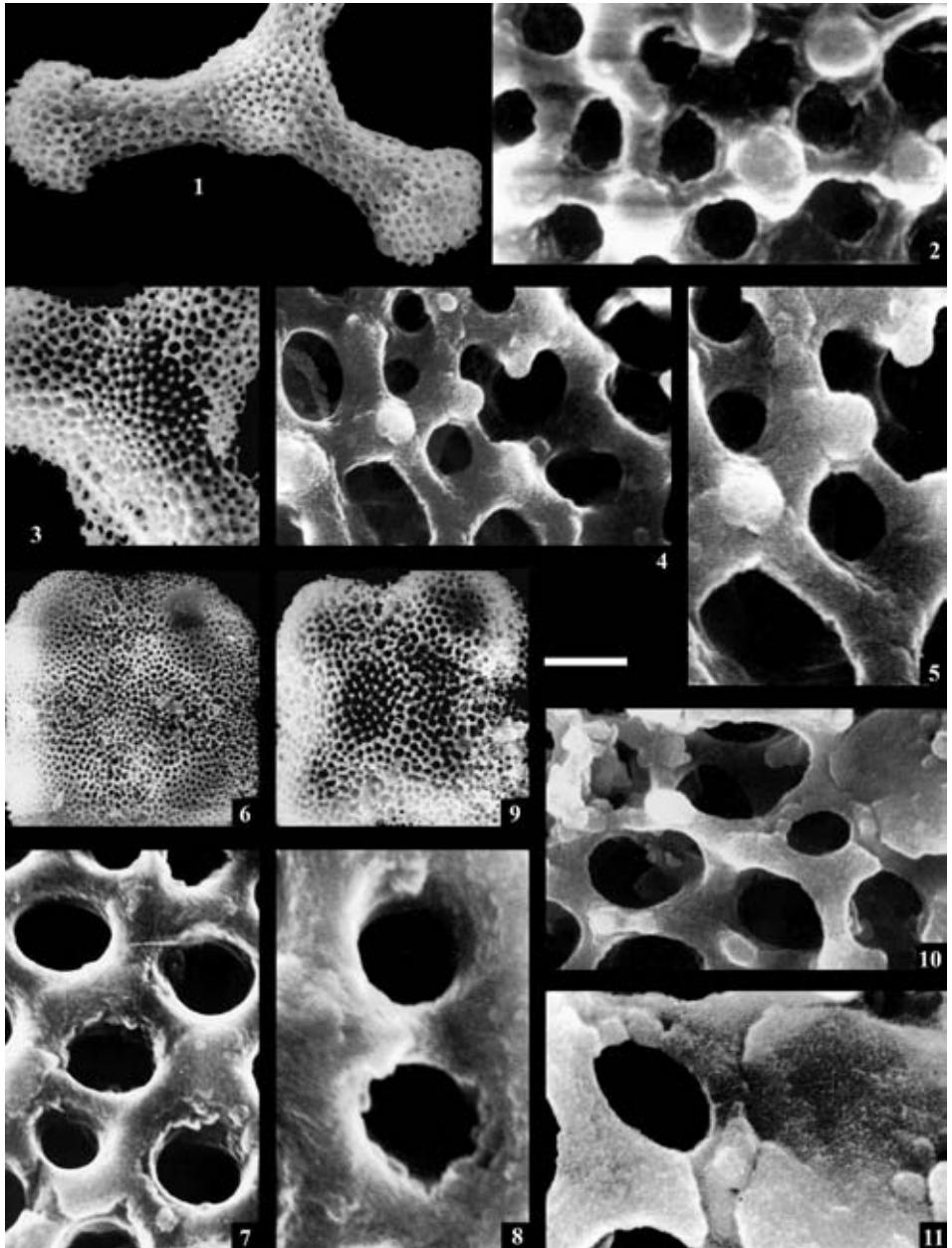
## Объяснение таблицы V

Моделирование процесса фоссилизации скелетов современных радиолярий на примере *Dictyocoryne profunda* (1–5) и *Spongaster tetras* (6–11)

Современные донные осадки Тихого океана (станция 5139).

Фиг. 1–5. *Dictyocoryne profunda* Ehrenberg, 1860: 1, 2 – экз. ПИН, № 229/01007, без отжига: 1 – (штрих = 46 мкм), 2 – фрагмент (штрих = 4 мкм); 3–5 – экз. ПИН, № 229/00804, отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях при температуре 1000°C: 3 – (штрих = 31 мкм), 4 – фрагмент (штрих = 3 мкм), 5 – фрагмент (штрих = 2 мкм).

Фиг. 6–11. *Spongaster tetras* Ehrenberg, 1860: 6–8 – экз. ПИН, № 229/01012, без отжига: 6 – (штрих = 27 мкм), 7 – фрагмент (штрих = 4 мкм), 8 – фрагмент (штрих = 2 мкм); 9–11 – экз. ПИН, № 229/00903, отжиг 25 часов в муфельной печи в стандартных лабораторных тиглях при температуре 1000°C: 9 – (штрих = 29 мкм), 10 – фрагмент (штрих = 3 мкм), 11 – фрагмент (штрих = 2 мкм).



## Объяснение таблицы VI

Пиритизированные скелеты губок (1), тентакулитов (2) и радиоларий (3–12)

Верхний девон, среднефранский подъярус, доманиковая свита; Тимано-Печорский бассейн: а, б, д–м – скв. Ухтинская-3Б (инт. 104,2–104,7 м), обр. 114; в, г – скв. Шуда-Яг-1003: (инт. 106–107 м), обр. 28.

Фиг. 1. *Triaxonida* (?) sp.407, экз. ПИН, № 5311/09101 (штрих = 33 мкм).

Фиг. 2. *Tentaculites* cf. *semilukianus* G. Ljaschenko, 1965, экз. ПИН, № 5311/09028 (штрих = 89 мкм).

Фиг. 3, 4. *Borisella maksimovae* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/04302: 3 – (штрих = 89 мкм), 4 – фрагмент (штрих = 15 мкм).

Фиг. 5. *Palaeoscenidium* cf. *cladophorum* Deflandre, 1953, экз. ПИН, № 5311/09135 (штрих = 35 мкм).

Фиг. 6. *Ceratoikiscum* cf. *ukhtensis* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09129, (штрих = 48 мкм).

Фиг. 7, 8. *Ornatoentactinia* cf. *solita* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09123: 7 – (штрих = 38 мкм), 8 – фрагмент (штрих = 17 мкм).

Фиг. 9. *Bientactinosphaera* cf. *grandis* (Nazarov, 1975), экз. ПИН, № 5311/09119 (77 мкм).

Фиг. 10. *Radiobisphaera* cf. *menneri* Afanasieva, 2000, экз. ПИН, № 5311/09133 (штрих = 42 мкм).

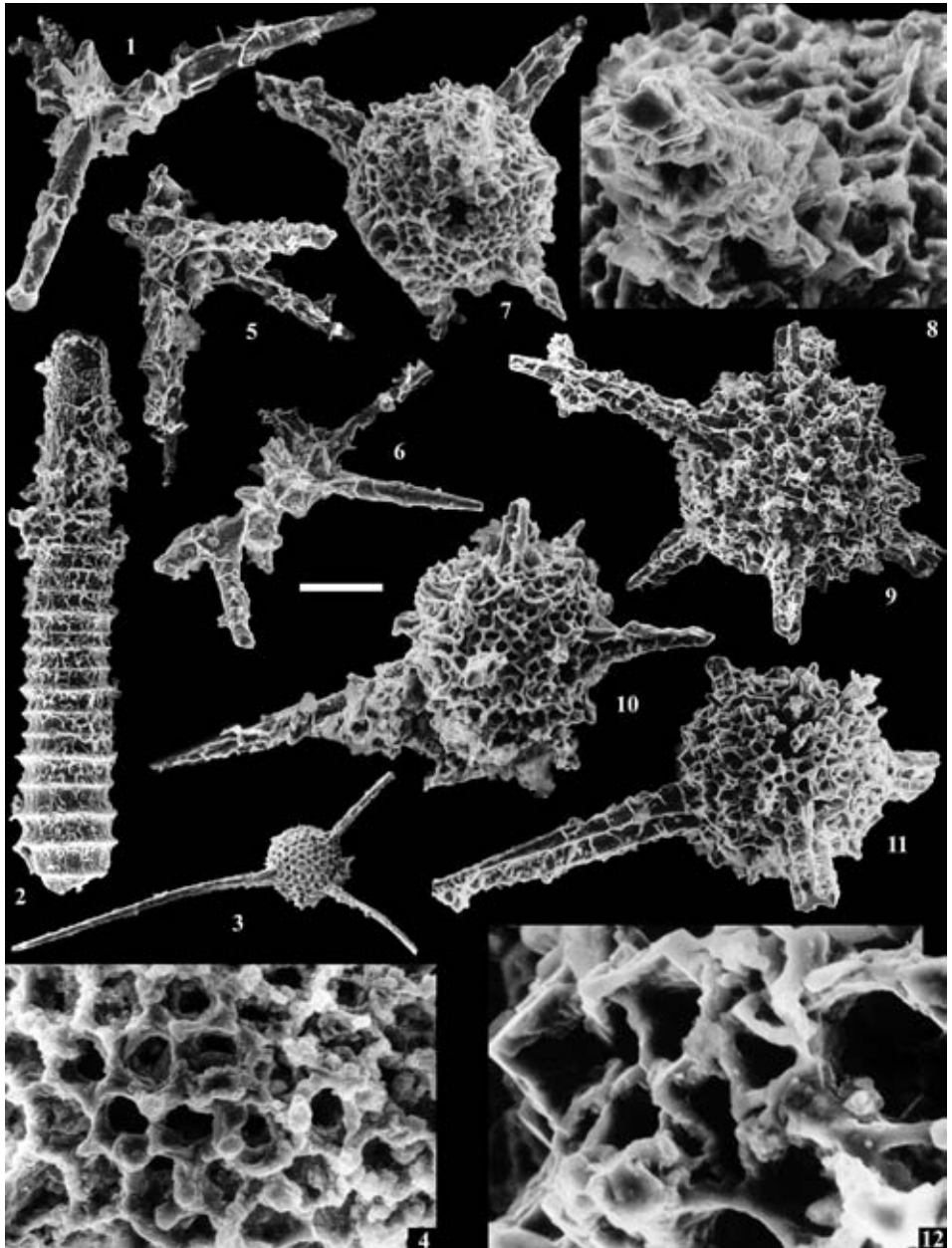
Фиг. 11, 12. *Bientactinosphaera* cf. *variacanthina* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5311/09035: 11 – (штрих = 55 мкм), 12 – фрагмент (штрих = 8 мкм).

## FOSSILIZATION OF RADIOLARIAN SKELETONS

M.S. Afanasieva, E.O. Amon

Questions of radiolarian skeleton fossilization are analyzed. The complete destruction of the primary organic matrix of the skeleton and different lithogenetic settings, on the one hand, cause the disintegration of the skeletons into fragments and, on the other hand, facilitate the merging of adjacent mineral units and realization of the tendency of silica towards the structural perfection in the successive row: opal-A → opal-CT → low-temperature tridymite → low-temperature quartz. The process of transformation of opal-A into opal-CT and quartz is regulated by temperature and time. Thus, modifications of SiO<sub>2</sub> in radiolarian skeletons possible can show a response to corresponding stages of lithogenesis: sedimentogenesis – diagenesis – early catagenesis – late catagenesis. Much attention is paid to the phenomenon of pyritization skeletons in conditions of hydrosulphuric contamination. It is shown that the radiolarian silica skeletons were secondary replaced by other minerals.

*Key words:* Radiolaria, fossilization, phenomenon of pyritization, secondary replacement of silica, stages of lithogenesis.



УДК 591.471.24:564.1

## **ФОРМИРОВАНИЕ РАКОВИНЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ И ЕЕ МИКРОСТРУКТУРА**

© 2014 С.В. Попов

*Палеонтологический институт РАН  
serg.pop@mail.ru*

Описано анатомическое строение мантии двустворчатых моллюсков, ответственной за формирование раковины, онтогенетические особенности роста раковины, образования ритмичных и случайных слоев роста при замедлениях отложения карбоната кальция. Приводится классификация типов, видов и разновидностей микроструктуры, видимых как при оптическом, так и электронном увеличении, иллюстрируемых блок-диаграммами. Обсуждаются распространение характерных структур в разных таксономических группах, возможности использования признаков микроструктуры в качестве систематических признаков у двустворчатых моллюсков.

*Ключевые слова:* Bivalvia, строение скелета, типы микроструктуры, онтогенез.

Двустворчатые моллюски были той группой беспозвоночных организмов, с которой еще в XIX в. начинались исследования строения скелетов. Основные типы микроструктуры раковины моллюсков были установлены и описаны в конце XIX – начале XX вв. при изучении строения раковины с помощью оптического микроскопа в шлифах и пришлифовках, а позже – в ацетатных репликах. Изучение структуры представителей многих систематических групп моллюсков показало, что почти все разнообразие их строения можно свести к нескольким основным типам микроструктуры: перламутровой, листоватой, простой призматической, составной призматической, перекрещенно-пластинчатой, сложной перекрещенно-пластинчатой и гомогенной структурам (Böggild, 1930; Taylor et al., 1969; Попов, 1977 и др.). Однако изучение минералогического состава, применение электронного микроскопа позволили установить, что более тонкое строе-

ние различных типов микроструктуры и взаимоотношение минеральной и органической составляющих раковины могут существенно отличаться внутри этих типов. Это значительно усложнило классификацию, потребовало выделения разновидностей и текстур (Carter, 1980, Carter et al., 1990; Попов, 1992, таблица 1).

### ФОРМИРОВАНИЕ РАКОВИНЫ

Раковина двустворчатых моллюсков может быть сложена двумя формами карбоната кальция – кальцитом или арагонитом – и покрыта снаружи тонким органическим слоем. Она формируется в результате секреторной деятельности эпителия внешней поверхности и наружной складки мантии моллюска. Формирование наружного органического слоя покрывающего раковину – периостракума, начинается в борозде между средней и наружной складками мантии и в дальнейшем идет за счет секреции эпителия (рис. 1, 3, 10, 11). Наружный известковый слой раковины откладывается внешней складкой мантии, средний слой формируется эпителиальными клетками внешней поверхности мантии до места прикрепления мантийного мускула, наконец, внутренний слой секретируется поверхностью мантии выше места крепления мантийного мускула (рис. 1, 4, 5, 6, 8).

Раковина моллюсков откладывается без непосредственного контакта с клетками эпителия мантии: продукты секреции – карбонат кальция и органические составляющие – выделяются в экстрапаллиальную жидкость. Исключение составляет лишь отложение извести на месте прикрепления мускулов (миостракум) и образование периостракума. Периостракум, сплошной пленкой покрывающий

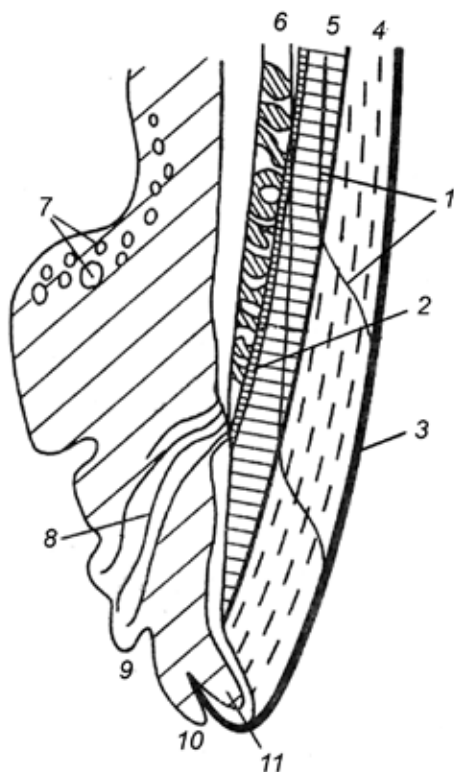


Рис. 1. Схема радиального сечения края раковины и мантии у двустворчатых моллюсков (строение края мантии, по: Yonge, 1969): 1 – линии нарастания; 2 – паллиальный миостракум; 3 – периостракум; 4–6 – основные слои раковины: 4 – наружный слой, 5 – средний слой, 6 – внутренний слой; 7 – слизистые железы; 8 – мантийные (паллиальные) мускулы; 9 – внутренняя складка края мантии; 10 – средняя складка; 11 – наружная складка мантии.



раковину, состоит из хино-дубильного протеина, устойчивого к действию как щелочной, так и кислой среды, и предохраняет известковую часть раковины от растворения в воде. Структура известковой части раковины резко различается у разных групп моллюсков и определяется органической матрицей, ее составом и строением, что было доказано при регенерации раковины на декальцинированных кусочках матрицы.

Рост раковины не происходит равномерно в течение жизни, а зависит от жизненных ритмов животного. Вследствие этого на раковине всегда наблюдаются линии нарастания, как регулярно повторяющиеся, так и случайные, обусловленные болезнями, повреждениями, штормами и т. д. (Золотарев, 1989 и др.) Наиболее интенсивный рост происходит в первые месяцы и годы жизни после оседания плавающей личинки. В высоких широтах в зимние месяцы при низких температурах рост практически прекращается, в более низких – замедляется на более короткий период. При каждом замедлении формируются кольца роста, обусловленные либо иным соотношением органической матрицы и карбонатной составляющей, либо изменением характера микроструктуры. Кольца могут быть как регулярно повторяющимися, так и случайными. Наиболее крупные из регулярных слоев роста соответствуют сезонным циклам и часто выражены в микроструктуре раковины, видны на ее наружной поверхности. Менее заметные соответствуют сезонам размножения, приливо-отливным воздействиям и суточным циклам. Скорость регулярного прироста заметно падает со старением животного. Так, у *Callista chione* (Linné) на третьем году жизни наблюдалось 353 суточных прироста за год, а у 12-летних – только 155, при этом ежегодный линейный прирост на втором году жизни в среднем составлял 13 мм, а на тринадцатом – всего 2.2 мм (Hall et al., 1974). Некоторые виды моллюсков живут до 100 и более лет (*Crenomytilus grayanus* – Золотарев, 1989), но при этом переходят к «старческой» стадии, когда раковина продолжает наращиваться в толщину, а линейного роста почти не происходит.

**Онтогенетические изменения структуры.** На стадии гладкой раковинки – продиссоконха – при размере около 0.5 мм подразделения на слои еще нет, структура выглядит зернистой. У внутренней поверхности гранулы более крупные, вытянутые, и уже начинает намечаться их взаимно перпендикулярная ориентировка. На стадии раннего диссоконха (при длине около 1 мм) раковинка двуслойная. Третий (наружный) слой, наращиваемый путем краевого роста с иной ориентировкой элементов, появляется позже.

У *Cardiidae*, представителей родов *Acanthocardia*, *Parvicardium*, *Cerastoderma* закладка наружного слоя происходит при размере раковины около 1 мм, у *Serripes groenlandicus* (*Clinocardiinae*) – при размере раковины около 5 мм, у *Pratulium thetidis*, *Nemocardium edwardsi* (*Protocardiinae*) – 8 мм. Причем у радиально ребристых форм сначала он появляется в межреберных промежутках и лишь позже формируется и на ребрах (Попов, 1977, 1983).

В солоноватоводных условиях, где могут жить некоторые кардииды, ход онтогенетического развития структуры может еще больше затягиваться. Так, у *Cerastoderma glaucum* из Азовского моря, лиманов Черного и из Каспийского моря наружный слой нередко закладывается лишь при размере раковины 8–10 мм, а у некоторых каспийских экземпляров не развивается вовсе, и раковина остается двуслойной. У большинства потомков церастодерм – солоноватоводных кардиид подсемейства *Lymnocardiinae*, это неполное развитие становится стабильным систематическим признаком (Попов, 1977).

У кардитид на стадии гладкого продиссоконха, определенный тип микроструктуры еще не сформировался. Элементы перекрещено-пластинчатой структуры начинают формироваться у внутреннего края раковины одновременно с элементами скульптуры и появлением линий нарастания (Попов, 1983). На стадии раннего диссоконха при длине около 1 мм раковина еще двуслойная: наружный слой – перекрещено-пластинчатый с вертикальными пластинами первого порядка, достигающими до наружного края, внутренний – сложный перекрещено-пластинчатый блокового строения. Позднее этот слой становится средним, а снаружи формируется третий слой, в котором пластины перекрещено-пластинчатой структуры ориентированы горизонтально.

### МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ

Как ранние попытки классификации микроструктур, разработанные с применением оптического микроскопа, так и все последующие, на основе электронно-микроскопических исследований, являются морфологическими. При этом важно помнить, что внешне сходные структуры могли приобретаться в неродственных группах разными эволюционными путями из различных исходных структур. С одной стороны, это объясняется ограниченностью возможных структурных преобразований скелета, с другой, возможно, неумением пока находить более тонкие микроструктурные отличия, разграничивающие генетически разные структуры. При этом многие характерные структуры могут быть в одной раковине связаны друг с другом постепенными переходами, что характерно не только для двустворок, но и для гастропод (Bandel in Carter, 1990).

Современную классификацию микроструктур можно представить в виде таблицы (таблица 1). Наряду с собственными данными, полученными при изучении в основном гетеродонтных моллюсков (*Cardiacea* – Попов, 1977, *Carditacea* – Попов, 1983, *Veneracea* – Попов, 1986, *Lucinacea*, *Tellinacea* – Попов, 1992, Попов, 1986), а также аркоидных групп (*Argacea*, *Limorsacea* – Попов, 1992), учтены также литературные данные, и в первую очередь детальная классификация, разработанная Дж. Картером (Carter, 1980, 1990). Последняя основана на обширном фактическом материале,

прежде всего по птериоидным моллюскам, включая их древнейших представителей. В тех случаях, когда описываемым видам и разновидностям микроструктуры имеются аналоги в англоязычной литературе, эти термины также приводятся в таблице 1.

**Таблица 1.**

<b>Типы, виды и разновидности структуры</b>	<b>Строение и ориентировка элементов</b>	<b>Встречаемость у двустворчатых моллюсков</b>
Призматические структуры Prismatic	Призмы первого порядка направлены к наружной поверхности	
<b>1. Простая призматическая</b> Simple prismatic	Кальцитовые или арагонитовые многогранные призмы 1-го порядка разделены толстой межпризматической матрицей.	Pterioidea, Mytiloidea, Pinnoidea, Ostreoida, Unionoidea, Trigonioidea, Pandoroidea, Pholadomyoidea, Poromyoidea, реже у гетеродонтных моллюсков
- <i>правильная</i> regular simple prismatic	Призмы правильные, полигональные	
- <i>асимметрично-призматическая</i> asymmetric prismatic	Призмы уплощенные, арагонитовые	
- <i>радиально удлинённая</i> radially elongate simple prismatic	Призмы первого порядка сплющены в радиальном направлении	
- <i>дранковидная</i> lathic simple prismatic	Призмы неправильные широкие, удлиненные, кальцитовые	
- <i>неправильная</i> irregular simple prismatic	Призмы варьируют по форме и толщине, кальцитовые или арагонитовые	
- <i>блоковая</i> blocky prismatic	Сложена из неправильных блоков, арагонитовая	
- <i>мозаичная</i> pavement prismatic	Сходная с правильной простой призматической, но призмы короткие, кальцитовая	
<b>2. Фиброидно-призматическая</b> Fibrous prismatic	Призмы более тонкие и длинные, могут быть наклонены к макушке, иногда собраны в пучки	Некоторые Lucinidae, Cardiidae
<b>3. Игольчато-призматическая</b> Acicular prismatic, Spherulitic prismatic	Сложена мелкими субвертикальными призмами второго порядка, длина которых значительно (на порядок) превышает ширину	
- <i>с мегапризмами</i>	Игольчатые призмы ориентированы веерообразно от центра крупных мегапризм	Некоторые Lucinidae, Mactridae

- мегапризмы отсутствуют	Игольчатые призмы иногда собраны в пучки	Некоторые Psammobiidae
<b>4. Сложная призматическая</b> Compound prismatic	Призмы 1-го порядка направлены к наружной поверхности, составлены из призм 2-го порядка, расходящихся от центра призмы	Некоторые <i>Anadara</i> , <i>Cardiidae</i> , <i>Veneridae</i> , <i>Tellinidae</i>
<b>5. Составная призматическая</b> Composite prismatic	Мегапризмы, если есть, то направлены от макушки к ростовому краю. Призмы 2-го порядка в них расходятся веерообразно	Некоторые <i>Lucinidae</i> , <i>Veneridae</i> , <i>Donacidae</i>
- зубчатая denticular composite prismatic	Мегапризмы отвечают зазубренности края раковины и составлены мелкими игольчатыми призмами	Некоторые <i>Nuculidae</i>
- фиброидная с мегапризмами fibrous composite prismatic	Мегапризмы есть, но не дают зазубренности растущего края раковины	Некоторые <i>Cardiidae</i> , <i>Tellinidae</i>
- фиброидная без мегапризм reclined non- denticular composite prismatic	Призмы 2-го порядка расходятся от середины слоя, либо дивергируют от верхней части наружного слоя	Некоторые <i>Cardiidae</i> , <i>Tellinidae</i> , <i>Lucinidae</i> , <i>Donacidae</i>
<b>6. Сложная составная призматическая</b> Compound composite prismatic	Сходная с составной призматической, но образована элементами трех порядков: мелкие призмы 2-го порядка собраны в веерообразно расходящиеся призмы 1-го порядка, обычно формирующие мегапризмы или пластины	
- с мегапризмами	Мегапризмы есть, отвечают мелкой зазубренности наружного края	Некоторые <i>Donacidae</i>
- без мегапризм	Мегапризм нет, призмы 1-го порядка правильные, расходятся от верхней части или от середины слоя	
- с пластинами	Призмы 1-го порядка сливаются, образуя вертикальные, радиально расположенные пластины	Некоторые <i>Veneridae</i>
- неправильные	Призмы 1-го порядка неправильные, меняющиеся по толщине	Редкие <i>Veneridae</i> , некоторые <i>Tellinidae</i>
<b>7. Перламутровая структура</b> Nacreous	Построена из табличек арагонита, ориентированных параллельно поверхности раковины, заключенных в межпластинчатую и межкристаллическую органическую матрицу	
- слоистый перламутр sheet nacreous	Таблички расположены слоями, параллельными поверхности раковины	Внутренний слой <i>Nuculoidea</i> , <i>Pinnoidea</i> , <i>Unionoidea</i> , <i>Pholadomyoidea</i> , <i>Pandoroidea</i> , средний и внутренний слой <i>Mutuloidea</i> и <i>Pterioidea</i>

- столбчатый (линзовидный) columnar (lenticular) nacreous	Таблички расположены одна над другой и формируют вертикальные столбцы,	Средний слой раковины у Nuculoidea, Trigoidea и Pandoroidea
- штабелевидный row stack nacreous	В одном сечении перламутр выглядит как столбчатый, но в другом сходен с видом кирпичной кладки	
<b>8. Листоватая структура</b> Foliated	Отдельные кальцитовые листочки располагаются немного косо, перекрывающая пластинки предыдущего слоя наподобие дранки	Ostreoidea, Pectinoidea, Limoidea, Anomioidea
- правильная листоватая regular foliated	Листочки располагаются параллельно внутренней поверхности раковины, либо косо наклонены к ней, давая зигзагообразные структуры	
- полу-листоватая semi-foliated	Отличается более неправильными листочками	
<b>9. Перекрещенно-пластинчатая</b> Crossed-lamellar	Составлена арагонитами пластинками трех порядков, в соседних пластинах 1-го порядка пластины 2-го порядка ориентированы в противоположных направлениях	Наружный и средний слои Arcidae, Limopsidae, Glycymeridae, Carditidae, Lucinidae, Cardidae, большинства Veneridae, Tellinidae, Donacidae и др.
- простая simple crossed lamellar	Пластины второго порядка более или менее правильные	
- «палочковидная» rod-type crossed-lamellar	Структурами 2-го порядка являются короткие овальные или прямоугольные удлиненные элементы	
- скрещенно-листоватая crossed foliated	Составлена из блоков листочков кальцита с правильно чередующейся ориентировкой	
- скрещенно-полулистоватая crossed semi-foliated	То же, но с хуже сформированными элементами 2-го порядка	
<b>10. Сложная перекрещенно-пластинчатая</b> Complex crossed-lamellar	Составлена теми же пластинами второго порядка, что и предыдущая, но с тремя или более направлениями ориентировки структурных элементов	Внутренний слой таксонов с перекрещенно-пластинчатой структурой (арциды, люциниды, теллиниды, кардииды и др.)
- неправильная (блоковая) irregular complex crossed-lamellar	Блоки пластин чередуются с блоками с иной или противоположной ориентировкой пластин	
- конусная cone complex crossed lamellar	Пластины формируют вертикальные столбы конусов, вложенных друг в друга (структуру cone-in-cone)	
- мелкая сложная перекрещенно-пластинчатая fine complex crossed lamellar	Составлена мелкими блоками, состоящими всего из нескольких пластин 2-го порядка	

<b>11. Гомогенная</b> Homogeneous	Сложена из мелких линзовидных гранул арагонита со сходной оптической ориентировкой.	
- <i>гранулярная</i> granular	Сложена мелкими гранулами, размером 0.3–4.0 мкм	Некоторые венериды, теллиниды
- <i>скрещенно-игольчатая</i> crossed-matted, crossed-acicular	В каждом сечении сложена удлиненными кристаллитами, ориентированными в двух или более направлениях	Некоторые венериды, теллиниды, донациды
- <i>неправильная</i> irregular homogeneous	составлена из элементов сложной неправильной формы размером 0.5–3.0 мкм	Некоторые венериды, теллиниды, донациды и др.

Теперь рассмотрим те же типы, виды и разновидности микроструктуры более подробно.

Призматические структуры у двустворок, также как у гастропод, обычно слагают наружный слой раковины. Встречены они как у древних примитивных групп, так и у современных, высокоспециализированных. Призмы обычно ориентированы перпендикулярно наружной поверхности раковины, имеют прямые субпараллельные стенки или ветвятся.

**1. Простая призматическая структура** сложена из крупных многогранных вертикальных призм первого порядка, разделенных толстой межпризматической матрицей. В тангенциальном срезе торцы призм имеют пяти-шестигранную или более неправильную форму (рис. 2). Обычно сложены веерообразно расходящимися удлиненными элементами второго порядка. Кальцитовые призмы развиты у Pterioidea, Mytiloidea, Pinnoidea, Ostreoidea, а арагонитовые – у Unionoidea, Trigonioidea, Pandoroidea, Pholado-myioidea, Pogyomyoidea и у некоторых гетеродонтных моллюсков (Taylor et al., 1969).

Подразделяется, согласно Дж. Картеру (Carter, 1990, p. 610) на:

– *правильную простую призматическую*, кальцитовую или арагонитовую, сложенную из более или менее правильных равновеликих призм, полигональных в поперечном сечении (рис. 2);

– *асимметрично-призматическую*, арагонитовую, составленную из уплощенных призм с чередованием направления уплощенности в соседних рядах призм;

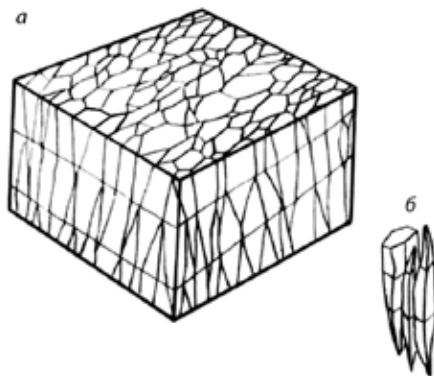


Рис. 2. Простая призматическая структура: *a* – блок-диаграмма участка раковины; *б* – отдельные призмы со слоями роста.

– *радиально удлиненную простую призматическую*, арагонитовую, сложенную из заметно сплюснутых в радиальном направлении призм первого порядка;

– *дранковидную простую призматическую*, кальцитовую, составленную из неправильных широких удлиненных призм;

– *неправильную простую призматическую*, кальцитовую или арагонитовую, с неправильными призмами, резко варьирующими по форме и толщине;

– *блоковую призматическую*, арагонитовую, сложенную по вертикали из неправильных, более или менее равноразмерных блоков;

– *мозаично-призматическую*, кальцитовую, сходную с правильной простой призматической, но призмы короткие.

**2. Фиброидно-призматическая**, сходная с простой призматической, но призмы значительно тоньше и длиннее: они могут иметь сечение 0.5–1.5 мкм, часто наклонены к макушке (рис. 3), могут быть собраны в пучки. У наружной поверхности может присутствовать тонкий призматический подслои (мозаикостракум у некоторых люцинид).

**3. Игольчато-призматическая** (Acicular prismatic или Spherulitic prismatic – по Carter, 1980; Carter et al., 1990). Может иметь несколько разновидностей:

– *с мегапризмами*: мелкие игольчатые призмы второго порядка собраны в крупные мегапризмы, направленные к наружной поверхности (некоторые Lucinidae, Mactridae) (рис. 4);

– *мегапризмы отсутствуют*. Игольчатые призмы ориентированы вертикально или наклонно в сторону макушки, иногда собраны в пучки (некоторые Psammobiidae).

**4. Сложная призматическая**. Призмы первого порядка многогранные, составленные из игольчатых призм второго порядка, веерообразно расходящихся от центра призмы, направлены к наружной поверхности и наклонно

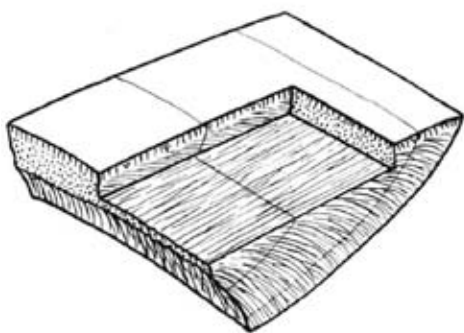


Рис. 3. Блок-диаграмма фиброидно-призматической структуры у люцинид.

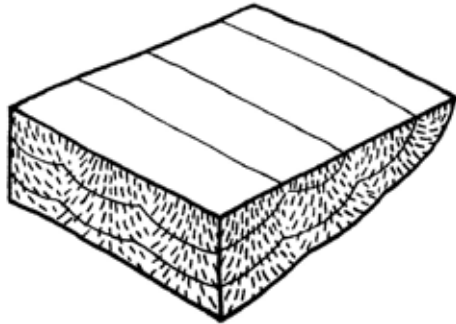


Рис. 4. Блок-диаграмма игольчато-призматической скульптуры с мегапризмами.

нены в сторону макушки (рис. 5). Призмы могут быть мелкими, правильными (некоторые *Veneridae*), более крупными (сечением 10–20 до 50 мкм), варьирующими по толщине и форме поперечного сечения, составленными из длинных игольчатых призм второго порядка (некоторые *Anadara*) или мелкими (1–4 мкм), субквадратного или более неправильного сечения, сложенными мелкими игольчатыми элементами (некоторые *Cardiidae*, *Tellinidae*). В классификации микроструктур Дж. Картера и др. (Carter et al., 1990) последнему типу, вероятно, отвечает вертикальная не зубчатая составная призматическая (*Vertical non-denticular composite prismatic*).

**5. Составная призматическая** построена мегапризмами, в свою очередь образованными тонкими игольчатыми более мелкими призмами второго порядка, веерообразно расходящимися от середины слоя к его краям (рис. 6). Всегда слагает наружный слой раковины. Мегапризмы обычно направлены от макушки к краям, где происходит рост раковины. Мелкие призмы второго порядка округлого или многоугольного сечения, диаметр их уменьшается от края к центру мегапризм и составляет 1–5 мкм, но часто и того меньше. Мегапризмы могут отсутствовать, тогда наружный слой образован тонкими призмами второго порядка, имеющими перистое расположение (некоторые *Lucinidae*, *Veneridae*, *Donacidae* – Böggild, 1930, Taylor et al., 1969, Carter, 1980, Попов, 1992).

– *Зубчатая составная призматическая*. Мегапризмы отвечают за зубчатость края раковины и составлены мелкими игольчатыми призмами. На наружной поверхности мегапризм отвечает очень тонкая радиальная струйчатость (некоторые *Nuculidae*).

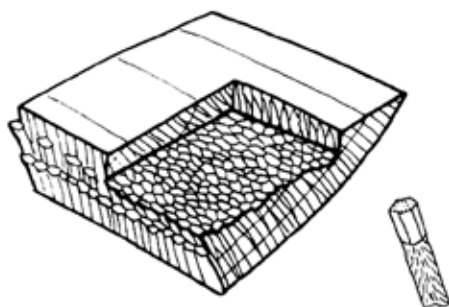


Рис. 5. Блок-диаграмма сложной призматической структуры, справа показано строение отдельной призмы.

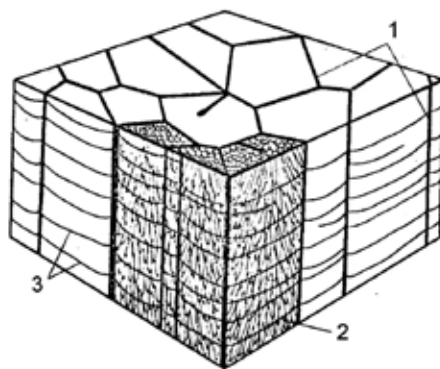


Рис. 6. Блок-диаграмма составной призматической структуры арагонитового состава (*Unio pictorum*): 1 – межпризматические конхиолиновые стенки; 2 – дивергирующие элементы; 3 – концентрические линии нарастания.



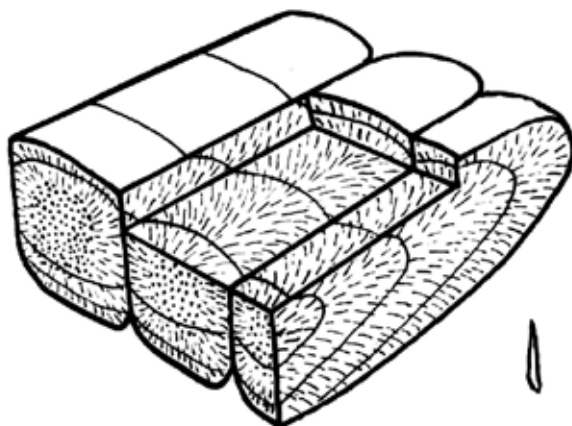


Рис. 7. Блок-диаграмма фиброидной структуры с мегапризмами.

– *Фиброидная с мегапризмами*. Мегапризмы составлены тонкими фиброидными призмами (некоторые *Cardiidae*, *Tellinidae*) (рис. 7).

– *Фиброидная без мегапризм* (рис. 8). Призмы второго порядка расходятся от середины слоя, либо дивергируют от верхней части наружного слоя (некоторые *Cardiidae*, *Tellinidae*, *Lucinidae*, *Donacidae*). В классификации Дж. Картера и др. (Carter et al., 1990) последней разновидности отвечает «наклонная не зубчатая составная призматическая» (*reclined nondenticular composite prismatic*).

**6. Сложная составная призматическая.** Сходна с составной призматической, но отличается тем, что мелкие элементы второго порядка собраны в веерообразно расходящиеся призмы первого порядка, которые в свою очередь могут быть собраны в мегапризмы:

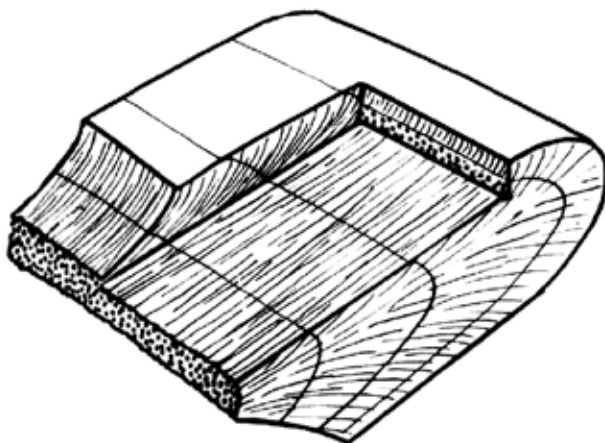


Рис. 8. Блок-диаграмма фиброидной структуры без мегапризм.

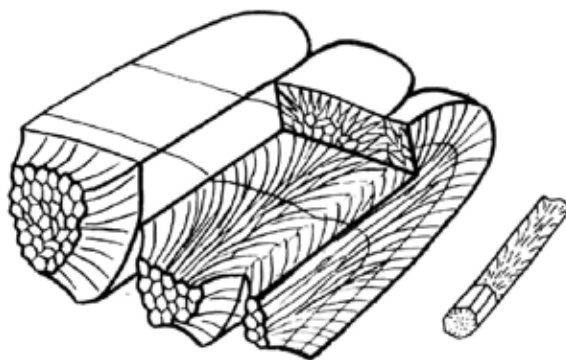


Рис. 9. Блок-диаграмма сложной составной призматической структуры с мегапризмами (*Donax trunculus*).

– с *мегапризмами*, которые отвечают струйчатости поверхности и мелкой зазубренности наружного края, составлены сложными призмами первого порядка, в свою очередь построенными из мелких игольчатых призм (некоторые *Donacidae*, рис. 9);

– *мегапризмы отсутствуют*. Правильные, сложные призмы сечением 7–25 мкм расходятся от верхней части или середины слоя;

– с *пластинами*: призмы первого порядка сливаются, образуя вертикальные, радиально расположенные пластины, шириной 10–20 до 50 мкм (некоторые *Veneridae*, см. рис. 16);

– *неправильные*: призмы первого порядка могут быть неправильными, значительно меняющимися по толщине (редкие *Veneridae*, некоторые *Tellinidae*).

**7. Перламутровая структура (Nacreous)** специфична для моллюсков, построена из листочков арагонита, ориентированных параллельно поверхности раковины. В плане такие таблички имеют форму шестигранника, реже квадрата, ромба или имеют неправильное очертание. Известковые пластинки заключены в органическую матрицу, в которой различают межпластинчатую матрицу, отделяющую один слой табличек от другого, и межкристаллическую, разделяющую пластинки одного слоя.

– *Слоистый перламутр*. Таблички расположены правильными слоями, параллельными поверхности раковины (рис. 10). У двустворчатых моллюсков, в отличие от гастропод и головоногих моллюсков, в радиальном сечении пластинки образуют как бы кирпичную кладку, так как отдельные листочки располагаются не один под другим, а с некоторым смещением. Перламутр такой текстуры характерен для внутреннего слоя многих надсемейств двустворок: (*Nuculoidea*, *Pinnoidea*, *Unionoidea*, *Pholadomyoidea*, *Pandoroidea*),

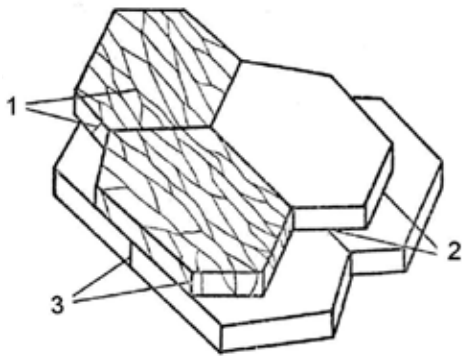


Рис. 10. Блок-диаграмма перламутровой структуры для слоистого перламутра: 1 – внутрикристаллическая органическая матрица; 2 – межпластинчатая матрица; 3 – межкристаллическая матрица.

и Pandoroidea (Taylor et al., 1969). Нередко обе разновидности перламутровой структуры представлены в одной раковине: слоистый перламутр чаще присутствует во внутреннем слое, а линзовидный – в среднем.

– *Штабелевидный перламутр*. Дж. Картер и др. (Carter et al., 1990) выделяют еще один тип – (row stack nacreous), где в сечении, перпендикулярном осям удлинения табличек, перламутр выглядит как столбчатый, но в вертикальном сечении параллельном этой оси сходен с видом кирпичной кладки.

**8. Листоватая структура.** Близка по строению к перламутру, но сложена кальцитовыми листочками. Отдельные листочки имеют гексагональную форму и располагаются не параллельно поверхности роста, а немного косо, так что пластинки предыдущего слоя частично перекрываются пластинками последующего слоя наподобие

а у Mytiloidea и Pterioidea слагает как внутренний так и средний слой раковины (Taylor et al., 1969).

– *Столбчатый или линзовидный перламутр*. Во всех сечениях видны вертикальные колонки табличек, расположенных одна над другой. Высота такого штабеля пластинок достигает 20-30 мкм. В средней части они примерно одинаковые, а к краям размер табличек обычно уменьшается, и тогда форма колонны приближается к линзовидной. Перламутр этой текстуры обычно развит в среднем слое раковины и встречается у Nuculoidea, Trignoidea

дранки (рис. 11). Внутри одного прослоя одновременно образовавшихся пластинок направление их длинных осей остается параллельным друг другу, но в других участках оно может изменяться, из-за чего общий вид листоватой структуры в радиальном срезе дает довольно неправильную картину. Листочки могут располагаться параллельно внутренней поверхности раковины, либо быть косо наклонены к ней и даже сто-

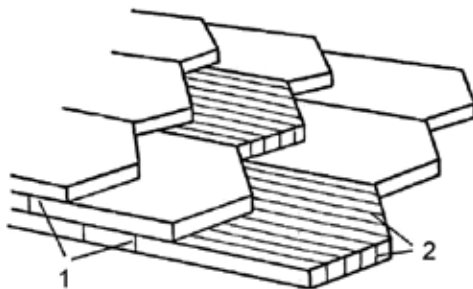


Рис. 11. Блок-диаграмма правильной листоватой структуры: а – межкристаллическая матрица; б – внутрикристаллическая матрица.

ять почти вертикально. Часто наблюдается чередование направлений внутри одного слоя, из-за чего образуются зигзагообразные структуры (Ostreoidea, Pectinoidea). Толстая межпластинчатая матрица, характерная для перламутра, здесь отсутствует, и каждый листочек заключен в чехол межкристаллической матрицы. Размеры листочков могут сильно варьировать: длина достигает 10–15 мкм, ширина 3–5 мкм, толщина 0.2–0.5 мкм. Листоватая структура характерна для кальцитовых раковин Ostreoidea, Pectinoidea, Anomioidea, Limoidea (Taylor et al., 1969; Carter, 1990).

Дж. Картер с соавторами (Carter, 1990) различают:

- *правильную листоватую* (regular foliated);
- *полу-листоватую* (semi-foliated) структуры; последняя отличается более неправильными листочками.

**9. Перекрещенно-пластинчатая** наиболее сложная и совершенная структура, широко распространенная у двустворок и гастропод. Всегда сложена арагонитом и составлена пластинами нескольких порядков, в соседних пластинах первого порядка пластины второго порядка ориентированы в противоположных направлениях (рис. 12). Крупные пластины обычно направлены перпендикулярно поверхности раковины и в плане вытянуты вдоль линий нарастания. Однако при наличии радиальной ребристости пластины более сложно изогнуты, оставаясь перпендикулярными фронту роста у края раковины. Внутри пластины первого порядка ориентировка пластин второго порядка меняется таким образом, что в любом сечении они остаются скрещенными (наружный и средний слои Arcidae, Limopsidae, Glycimeridae, Carditidae, Lucinidae, Cardiidae, большинства Veneridae, Tellinidae, Donacidae и др.).

Среди перекрещенно-пластинчатых типов структуры Дж. Картер (Carter, 1990) различает:

- *простую* (simple crossed-lamellar), в которой элементами второго порядка являются более или менее правильные пластины;

- «*палочковидную*» (rod-type crossed-lamellar), где структурами второго порядка являются короткие овальные или прямоугольные удлиненные элементы;

- *скрещенно-листоватую* (crossed foliated), составленную из блоков листочков кальцита с правильно чередующейся ориентировкой;

- *скрещенно-полулистоватую* (crossed semi-foliated) то же, но с хуже сформированными элементами второго порядка.

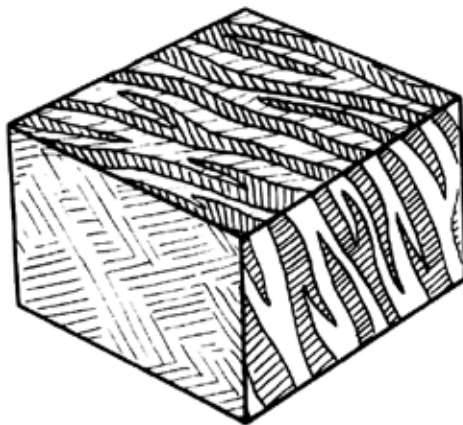


Рис. 12. Блок-диаграмма простой перекрещенно-пластинчатой структуры.

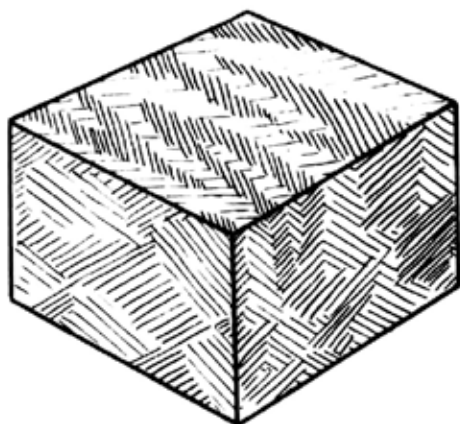


Рис. 13. Блок-диаграмма сложной перекрещенно-пластинчатой структуры с блоковой текстурой.

– *конусная*; пластины формируют вертикальные столбы конусов, вложенных друг в друга (структуру cone-in-cone) (рис. 14);

– *мелкая сложная перекрещенно-пластинчатая*; Дж. Картер (Carter, 1990) выделяет эту разновидность (fine complex crossed-lamellar), составленную мелкими блоками, состоящими всего из нескольких пластин второго порядка.

**11. Гомогенная структура**, сложена арагонитом и составлена из мелких гранул со сходной оптической ориентировкой. Отдельные гранулы имеют

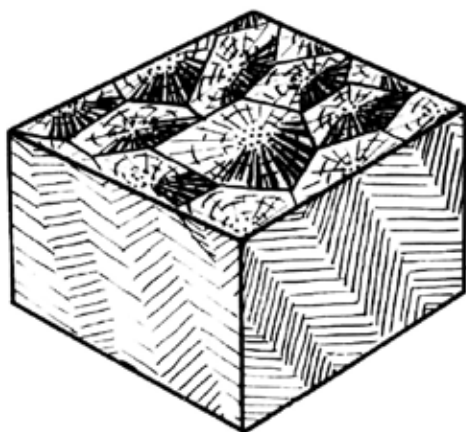


Рис. 14. Блок-диаграмма сложной перекрещенно-пластинчатой структуры с конусной текстурой.

**10. Сложная перекрещенно-пластинчатая.** Составлена теми же пластинами второго порядка, что и предыдущая, но с тремя или более направлениями ориентировки структурных элементов. Формирует обычно внутренний слой тех таксонов, для которых характерна перекрещенно-пластинчатая структура (арциды, люциниды, теллиниды, кардииды и др.). При этом различаются:

– *неправильная (блоковая)*; неправильные блоки пластин чередуются с блоками с иной или противоположной ориентировкой пластин (рис. 13);

удлиненную, линзовидную или неправильную форму и заключены в органические чехлы, их размеры очень изменчивы. Гранулы обычно ложатся параллельно линиям роста, поэтому во внутреннем слое они ориентированы горизонтально, а в наружном могут располагаться косо или вертикально, параллельно фронту роста.

– *Гранулярная* – сложена мелкими гранулами размером 0.3–4.0 мкм.

– *Скрещенно-игольчатая* – сложена удлиненными кристаллитами, размером 0.2–0.3 x

5–10 мкм в каждом сечении вытянутыми в двух или более основных направлениях (иногда дает постепенный переход к перекрещенно-пластинчатым структурам) (некоторые венериды, теллиниды, донациды).

– Неправильная – составлена из элементов сложной неправильной формы размером 0.5–3.0 мкм (некоторые венериды, теллиниды, донациды и др.).

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ МИКРОСТРУКТУРЫ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ СИСТЕМАТИКИ

В ископаемом состоянии вещество раковины как кальцитового, так и арагонитового состава сохраняется довольно долго благодаря защитному действию конхиолиновых чехлов. Первичный состав и строение скелета нередко сохраняются неизменными у кайнозойских и мезозойских форм, а иногда не перекристаллизованные раковины обнаруживают и в палеозойских отложениях. Однако часто арагонит переходит в более устойчивый кальцит или может замещаться другими минералами. Но и в таких случаях реликты первичной структуры часто сохраняются в некоторых участках раковины или гнездах (Carter, 1990).

Признаки микроструктуры, которые удается использовать в качестве характерных для определенных таксономических групп, чаще всего связаны со строением наружного слоя. По-видимому, это определяется особенностями онтогенетического развития структуры: наружный слой, позже появляющийся в онтогенезе, легче изменяется при филогенетических перестройках.

Характер микроструктуры среднего и внутреннего слоев раковины обычно более стабилен, а наблюдаемые различия в строении этих слоев (переход перекрещенно-пластинчатых структур в гомогенные, текстурные различия сложной перекрещенно-пластинчатой структуры) часто не могут служить таксономическими признаками, так как встречаются вместе у разных экземпляров одного вида или замещают друг друга внутри одной раковины.

Даже в тех случаях, когда набор структур у разных таксонов оказывается одинаковым, они могут существенно отличаться пространственной ориентировкой элементов. Для примера кратко рассмотрим строение раковины трех семейств:

**Arcidae.** Представители всего надсемейства Arcasea характеризуются довольно стабильным строением раковины, в основном сложенной лишь двумя типами микроструктуры – перекрещенно-пластинчатой структурой наружного и среднего слоев и сложной перекрещенно-пластинчатой – внутреннего. Такое строение очень широко распространено среди разных не родственных групп двустворок. При этом ориентировка пластин первого порядка в наружном слое у изученных представителей семейства сильно

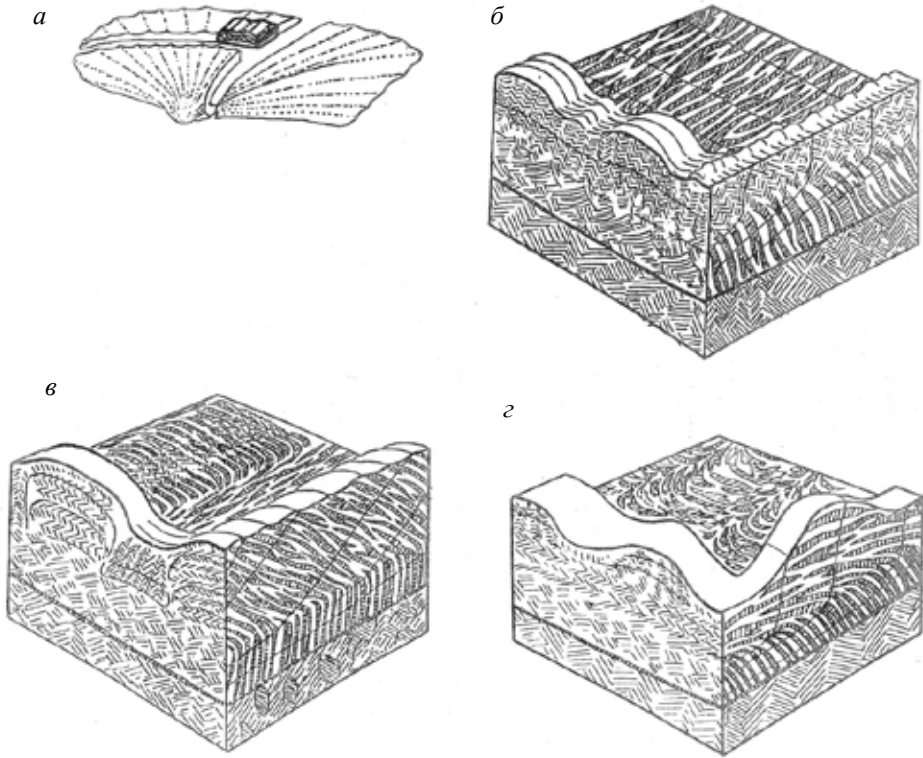


Рис. 15. Строение раковины у представителей надсемейства Arcidae: *a* – схема ориентировки основных срезов раковины и расположения участка, показанного на блок-диаграммах; *б* – блок-диаграмма участка раковины *Arca* и *Barbatia*; *в* – блок-диаграмма участка раковины *Anadara* и *Trisidos*; *г* – блок-диаграмма участка раковины *Acar*.

варьирует, формируя наружную скульптуру (рис. 15), и эти различия также могут служить важными признаками для различия таксонов. Так, у представителей родов *Arca* и *Barbatia* пластины первого порядка наружного слоя как в ребрах, так и в межреберных промежутках имеют радиальную ориентировку (рис. 15,б). У *Anadara* и *Trisidos* те же пластины радиально направлены только в межреберных промежутках, а в ребрах ориентированы концентрически и наклонены к макушке (рис. 15,в). У представителей рода *Acar* напротив, ориентировка, близкая к радиальной наблюдается в ребрах, а в межреберных промежутках пластины ложатся почти горизонтально, параллельно поверхности раковины (рис. 15,г).

**Cardiidae.** По строению раковины, и в первую очередь ее наружного слоя кардииды, четко подразделяются на четыре группы (рис. 16). Наиболее простым строением характеризуется большая группа тепловодных родов (*Cardium*, *Bucardium*, *Europ-cardium*, *Trachycardium*, *Acrosterigma*, *Mexicardia*, *Phlogocardia*, *Laevicardium* и *Papyridea*). Вторично, в результате редукции наружного слоя, к такому же строению приходят неогеновые

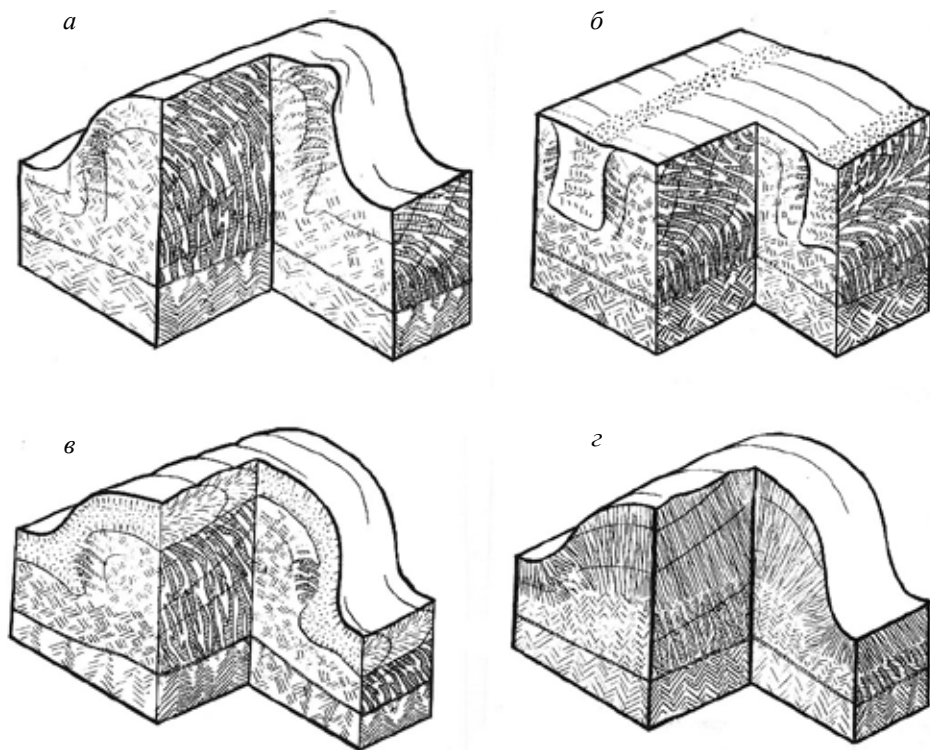


Рис. 16. Строение раковины у представителей семейства Cardiidae: *а* – блок-диаграмма участка раковины у представителей подсемейств Cardiinae и Lymnocardiinae; *б* – блок-диаграмма участка раковины представителей родов *Nemocardium* и *Pratulum*; *в* – блок-диаграмма участка раковины Fraginae (*Cerastoderma*); *г* – блок-диаграмма участка раковины рода *Clinocardium*.

солоноватоводные кардииды бассейнов Паратетиса, объединяемые в подсемейство Lymnocardiinae,

У представителей родов *Nemocardium* и *Pratulum* раковина сложена теми же типами микроструктуры, но перекрещенно-пластинчатая структура формирует два слоя – наружный и средний, отличающиеся ориентировкой пластин. В среднем слое пластины имеют обычное концентрическое расположение, тогда как в наружном они ложатся почти горизонтально в структуре ребер, а в межреберных промежутках веерообразно расходятся от середины слоя (рис. 16,б).

Третья большая группа кардиид включает представителей тропических родов (*Fragum*, *Corculum*, *Trigoniocardia*) и родов тетисного происхождения (*Acanthocardia*, *Parvicardium*, *Plagiocardium*, *Loxocardium*, *Orthocardium* и *Cerastoderma*). Раковина у них также трехслойная, но наружный слой имеет составную призматическую структуру и составлен тонкими фиброидными призмами, расходящимися веерообразно от середины слоя (рис. 10,в). Иногда (у *Acanthocardia*) эти фиброидные призмы образуют элементы



высшего порядка – мегапризмы, лежащие горизонтально. У некоторых *Acanthocardia* и *Cerastoderma* во внешней части этого слоя имеется еще дополнительный прослой перекрещенно-пластинчатой структуры.

Наконец, северотихоокеанские и арктические кардииды родов *Clinocardium* и *Serripes* отличаются своеобразным строением с мощным наружным слоем фиброидно-призматической структуры. Призмы ориентированы перпендикулярно наружной поверхности, слегка наклонены к макушке, прямые или изогнутые в структуре ребра. Они имеют субквадратное или более неправильное сечение и при максимальных увеличениях иногда видно, что они составлены из более мелких элементов, направленных к середине призмы. Иногда в той же раковине элементы, составляющие призмы, не видны, и призмы кажутся цельными. Пластины среднего слоя часто плохо сформированные, неясные.

Проведенная ревизия этого семейства показала, что рассмотренные группы являются естественными и их можно рассматривать в ранге подсемейств (*Cardiinae*, *Protocardiinae*, *Fraginae* и *Clinocardiinae*). Такая группировка родов подтвердилась и при изучении анатомии кардиид (данные Я.И. Старобогатова).

**Tellinidae.** Раковина всех изученных теллинид имеет три основных слоя, часто с дополнительными подслоями (рис. 17), строение которых варьирует даже внутри родов. Внутренний слой под оптическим микроскопом обычно выглядит гомогенным, а под электронным оказывается неправильно гранулярным, реже скрещенно-игольчатым. Часто во внутреннем слое присутствуют прослои неправильной призматической структуры.

Средний слой у большинства изученных видов имеет два подслоя: нижний гомогенный и верхний – перекрещенно-пластинчатый, причем пластины обычно неправильные, короткие, не всегда четко различимы.

Наружный слой обычно тонкий и чаще всего составлен фиброидными призмами, наклоненными в сторону макушки (рис. 17,б). При максимальных увеличениях иногда видно, что фиброидные призмы могут иметь сложное строение. У *Peronidia planata* они построены из коротких элементов, сходящихся к центру призмы, у других видов – образованы из поперечных элементов. Такое строение характерно для большинства изученных видов теллинид средиземноморской области. Среди них некоторые отличия наблюдаются у *Angulus tenuis* и *A. nysti*, у которых мелкие призмы наружного слоя собраны в мегапризмы. У последнего вида, кроме того, отсутствует гомогенная структура: средний слой перекрещенно-пластинчатый, внутренний сложный перекрещенно-пластинчатый с прослоями призм (рис. 17,в). У видов рода *Arcopagia* и у *Moerella donacina* наружный слой более мощный, и у последнего вида призмы расходятся не от верхней части слоя, а от его середины.

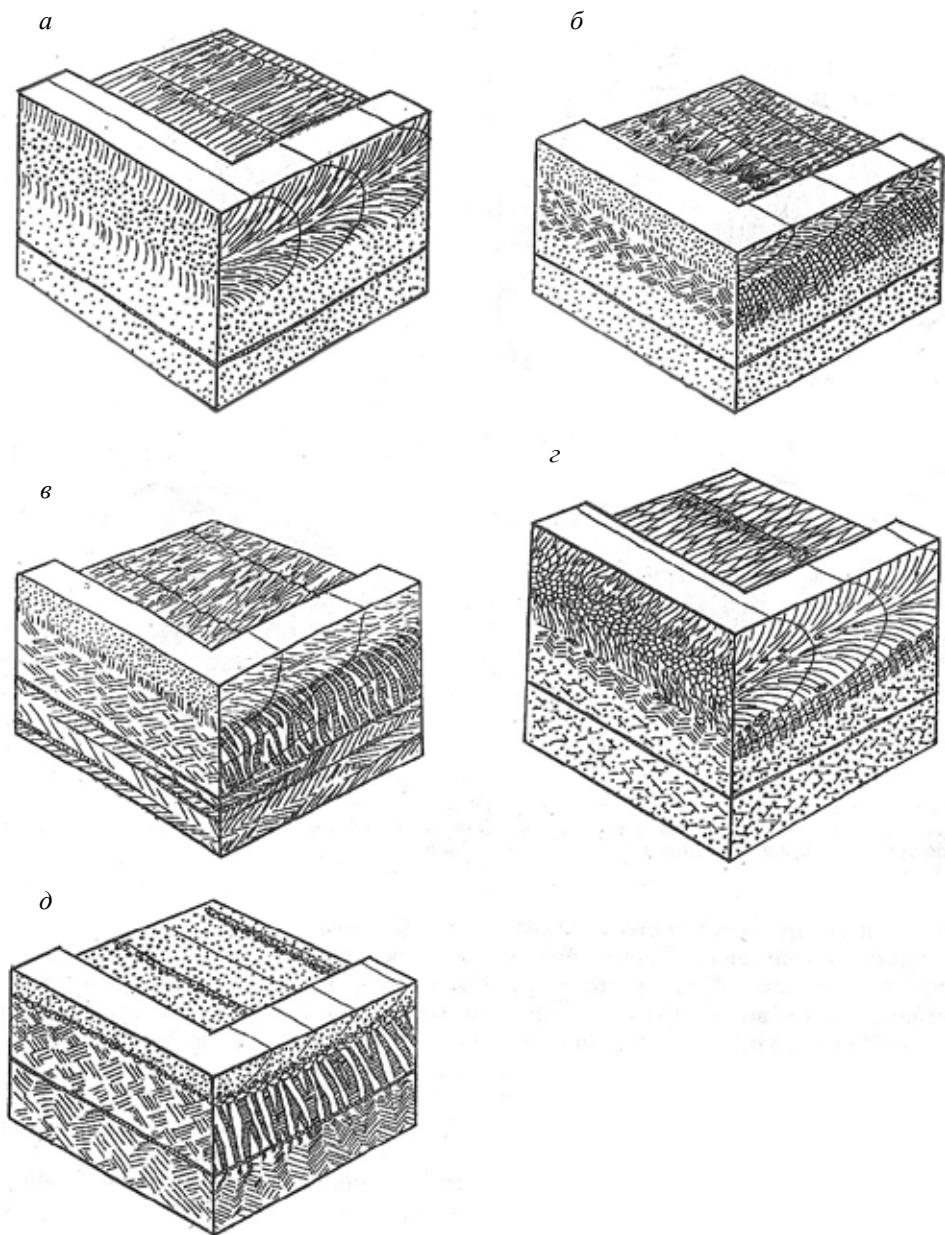


Рис. 17. Строение раковины у представителей семейства Tellinidae: а – блок-диаграмма участка раковины *Tellina radiata*; б – блок-диаграмма участка раковины представителей родов *Angulus*, *Moerella*, *Peronidia*, *Quidipagus*; в – блок-диаграмма участка раковины *Angulus nysti*; г – блок-диаграмма участка раковины *Megaxinus*; д – блок-диаграмма участка раковины *Macoma*.

Микроструктурные отличия теллинид из других зоогеографических областей еще более значительны. Так, центральноамериканский вид *Tellina radiata* отличается отсутствием перекрещено-пластинчатой структуры и мощным наружным наружным слоем составной призматической структуры фиброидной без мегапризм, с тонкими фиброидными призмами, веерообразно расходящимися от середины слоя (рис. 17,а). У дальневосточных видов, выделенных в род *Megangulus* Afshar, 1969 (*M. venulosa*, *M. lutea*) мощный наружный слой сложной составной призматической структуры сложен неправильными веерообразно расположенными призмами первого порядка без мегапризм (рис. 17,з).

Все изученные представители рода *Macoma* (подсемейство Macominae) отличаются от описанных выше теллинид отсутствием гомогенной структуры. Средний слой у них – перекрещено-пластинчатый с радиально ориентированными хорошо сформированными пластинами, внутренний – сложный перекрещено-пластинчатый блоковой текстуры, иногда с прослоями призм. Наружный, если отличается по структуре от среднего, тонкий и сложен округлыми сферулитами, очень мелкими у наружной поверхности и более крупными внизу у границы со средним слоем.

При таком разнообразии наблюдаемых структур 45 изученных раковин 28 видов и 16 родов явно недостаточны, чтобы реально оценить возможности использования признаков микроструктуры и их значения для уточнения системы теллинаций.

Более подробно строение этих и других групп моллюсков рассматривалось в специальных работах (Bögglid, 1930; Taylor et al., 1969; Попов, 1977, 1986, 1992; Carter, 1980, 1990 и др.).

Можно заключить, что среди двустворчатых моллюсков более древние, примитивные группы отличаются более стабильным строением раковины. Так, большинство палеотаксондных моллюсков, почти все арциды, глицимериды, кардитиды имеют сходную микроструктуру. Отличия наблюдаются лишь в относительном развитии слоев, рисунке внутренней ребристости, прослеживаемых на срезах раковины. Люциниды – наиболее древние из гетеродонтных моллюсков – также характеризуются относительно небольшими вариациями структуры (за исключением нескольких отличающихся групп – *Anodontia*, *Linga* и *Lucinoma*). У кардиид наблюдается несколько характерных типов микроструктуры, которые хорошо укладываются в рамки представлений об их системе. Наиболее разнообразное строение имеют эволюционно молодые, процветающие ныне группы двустворчатых моллюсков – венероидеи и теллиноидеи. Раковина представителей этих групп нередко построена 4–5 типами микроструктуры, варьирование которых иногда наблюдается внутри родов и даже видов.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Золотарев В.Н.* 1989. Склеро-хронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наукова думка. 112 с.
- Попов С.В.* 1977. Микроструктура раковины и систематика кардиид // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 153. 124 с.
- Попов С.В.* 1983. Позднекайнозойские и современные двустворчатые моллюски семейства Carditidae СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 203. 120 с.
- Попов С.В.* 1986. Микроструктура раковин двустворчатых моллюсков семейства Veneridae / Палеоген-неогеновые двуств. молл. Дальнего Вост. и Вост. Паратетиса. Ред. А.И. Кафанов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 47–64, 116–117.
- Попов С.В.* 1992. Микроструктура раковины некоторых групп двустворчатых моллюсков // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 245. 46 с.
- Bandel K.* 1990. Shell structure of the Gastropoda excluding Archaeogastropoda / Ed. J.G. Carter. Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. N.-Y.: Van nostrand Reinhold. P. 117–136.
- Böggli O.B.* 1930. The shell structure of the mollusks // Kgl. danske vid. seleskal. Skr. Ser. 9. V. 2. № 2. P. 232–325.
- Carter J.G.* 1980. Guide to bivalve shell microstructures / Eds D.C. Rhoads, R.A. Lutz. Skeletal growth of aquatic organisms. N.Y.: Plenum. Pt B. P. 645–670.
- Carter J.G.* 1990. Evolutionary significance of shell microstructure in the Palaeotaxodonta, Pteriomorpha and Isofilibranchia (Bivalvia: Mollusca) // Ed. J.G. Carter Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. N.-Y.: Van nostrand Reinhold. P. 135–296.
- Hall C.A., Dollase W.A., Corbató C.E.* 1974. Shell growth in *Tivela stultorum* (Mawe, 1823) and *Callista chione* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia): annual periodicity, latitudinal differences, and diminution with age // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 15. № 1. P. 33–61.
- Popov S.V.* Composite prismatic structure in bivalve shell // Acta paleontol. Polon. 1986. V. 31. № 1–2. P. 3–26.
- Taylor J.D., Kennedy W.J., Hall A.* 1969. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia: introduction. Nuculacea-Trigonacea // Bull. Brit. mus. natur. hist. Zool. suppl. № 3. P. 1–125.
- Yonge C.M.* 1969. Functional morphology and evolution within the Carditacea (Bivalvia) // Proc. malacol. soc. London. V. 38. P. 493–527.

## **FORMATION OF BIVALVIA SHELLS AND THEIR MICROSTRUCTURE**

**S.V. Popov**

The anatomic structure of a bivalve mantle, responsible for growing of a carbonate shell, ontogenic features of growth, formation of rhythmical and casual layers are described. Different types of microstructure, observed at optical and electronic magnifications, are illustrated by block - diagrams. Based on the material from different systematic groups of Bivalvia, possibilities of microstructure variations for taxonomic tasks are discussed.

*Key words:* Bivalvia, structure of a shell, types of a microstructure, ontogenetic variations.

УДК 564.53

## **ОСОБЕННОСТИ ПОСТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА АММОНОИДЕЙ**

© 2014 Т.Б. Леонова

*Палеонтологический институт им А.А. Борисяка РАН*  
*tleon@paleo.ru*

В статье дан обзор современных данных по строению скелета аммоноидей. Рассмотрены изменения в строении и способах формирования отдельных структур (стенок раковины, начальных камер (с просифоном и цекумом), сифона, перегородок, челюстного аппарата) в процессе эволюции группы. Даны варианты морфо-функциональной интерпретации особенностей строения этих структур. Обозначены перспективные направления в изучении скелета аммоноидей.

Механизм образования раковины у цефалопод, как и у других моллюсков, относится к так называемому «матрицируемому» типу биоминерализации, т. е. первоначально образуется органическая матрица, в пустотах которой возникают минеральные кристаллиты, которые постепенно растут и замещают окружающую их органику. Матрица контролирует, с одной стороны, выведение и связывание кальция в молекулярной и кристаллической формах, а с другой стороны, объединение минеральных частиц в определенные структуры (Барсков, 1988). В конечном счете, органическая матрица, продуцируемая клетками мантии, определяет форму и особенности строения раковины.

Наиболее распространенной у аммоноидей была раковина в виде спирали, свернутой в одной плоскости (так называемая мономорфная раковина). У самых древних представителей подкласса спираль неплотно свернута, с в центре имелось зияние больших или меньших размеров (рис. 1,а–в). У большинства палеозойских и мезозойских аммоноидей дорсальная стенка последующего оборота плотно прилегала к вентральной стенке предыдущего, и никакого зияния не наблюдалось (рис. 1,г–ж). Вместе с этим, в пределах подкласса встречаются и «неправильно» завитые раковины: ба-

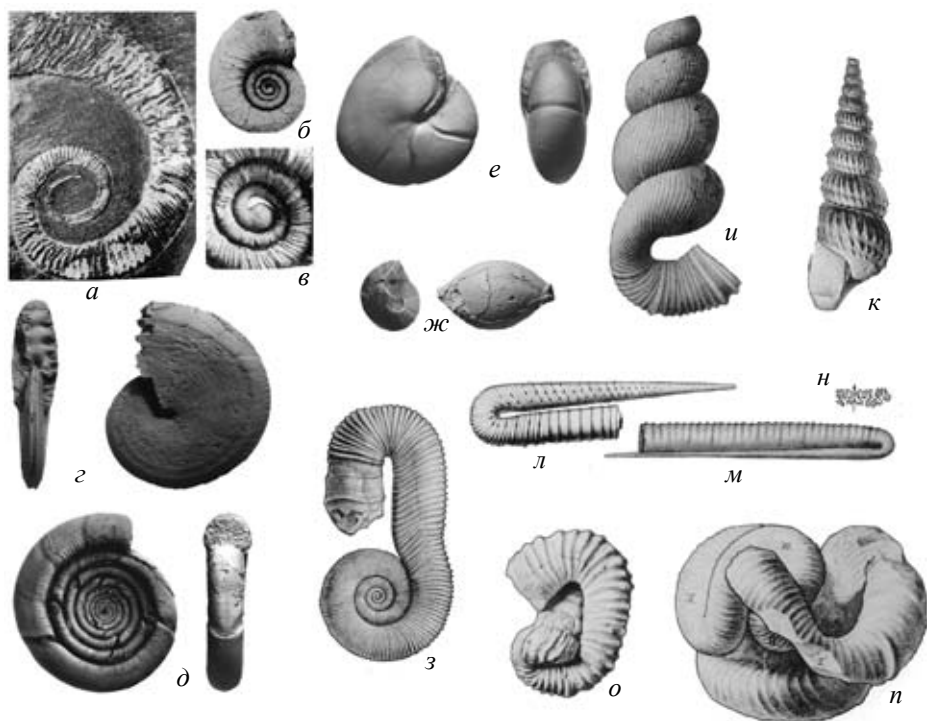


Рис. 1. Форма раковины аммоноидей: *а–е* – мономорфные раковины, 7–13 – гетероморфные раковины; *а* – *Anetoceras* ( $D_1$ ); *б*, *в* – *Mimagoniatites* ( $D_2$ ) (по Богословский, 1969); *г* – *Medlicottia* ( $P_1$ ); *д* – *Eothinites* ( $P_1$ ); *е* – *Cardiella* ( $P_1$ ); *ж* – *Neocrimites* ( $P_1$ ) (фото автора); *з* – *Macrosaphites* ( $K_1$ ); *и* – *Bostrychoceras* ( $K_2$ ); *к* – *Turillites* ( $K_2$ ); *л* – *Hamulina* ( $K_1$ ); *м* – *Ptychoceras* ( $K_1$ ); *н* – лопастная линия *Anahamulina* ( $K_1$ ); *о* – *Nostoceras* ( $K_2$ ); *п* – *Nipponites* ( $K_2$ ) (по Arkell et al., 1957).

шенковидные, клубкообразные, развернутые, в виде изогнутых трубок и пр. – так называемые гетероморфы (рис. 1, *з–п*), которые были распространены в мезозое. Нужно отметить, что раковины с нестандартным строением неоднократно возникали в истории подкласса. Впервые небольшие отклонения появились у некоторых палеозойских аммоноидей. Очень редко у них наблюдалось треугольное навивание спирали в одной плоскости. В качестве примера можно привести несколько родов позднедевонских климений (*Soliclymenia*, *Wocklumeria* и др.). У каменноугольных гониатитов треугольное навивание отмечено (хотя бы на молодых стадиях) в нескольких семействах (*Schistoceratidae*: *Paralegoceras*, *Diabaloceras*; *Orulganitidae*: *Kayutoceras* и др.). Серцевидную форму раковины на взрослых оборотах имели пермские циклолобины (*Cardiella*, рис. 1, *е* и *Hyattoceras*). Гетероморфы в общепринятом смысле появлялись трижды в течение мезозоя: в конце триаса, в середине юры (поздний байос – средний келловей) и в конце мела (турон). Появление их связывается с деградацией накануне вымирания

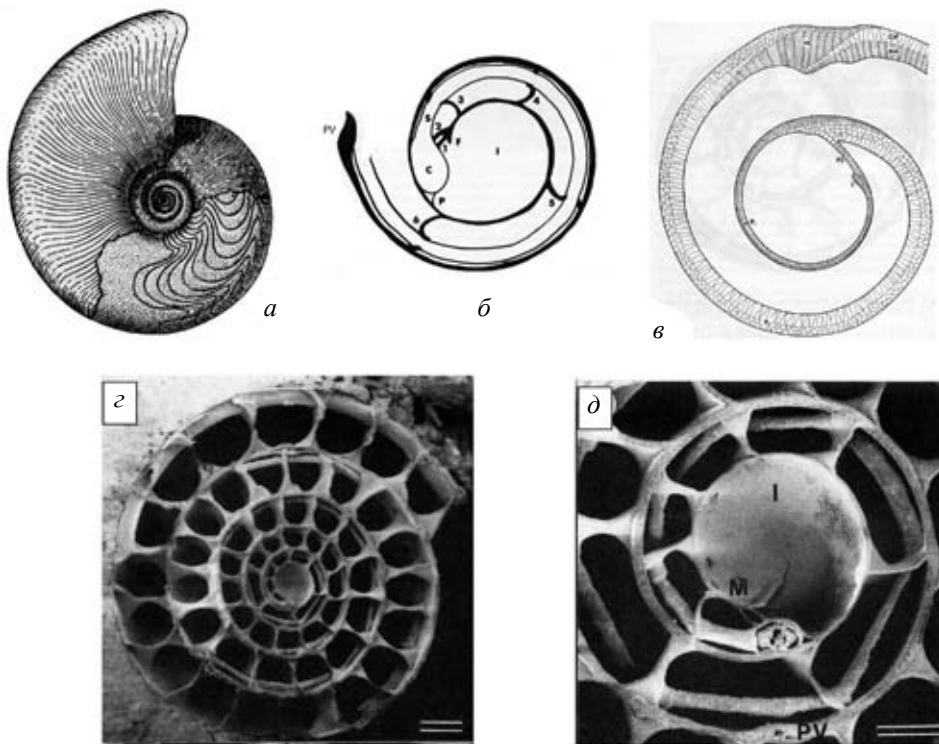


Рис. 2. Строение раковины Ammonoidea: *a* – жилая камера и фрагмокон (с септами); *б* – внутренние структуры аммонителлы (I – протоконх, 1–6 – первая-шестая перегородки, C – цекум, P – просифон, S – сифон, PV – первичный валик) (по Landman et al., 1999); *в* – микроструктура стенки аммонителлы: P – призматический слой, PS – первая септа, NC – перламутровый слой первичного валика, NA – перламутровый слой постэмбриональной раковины, OP – наружный призматический слой постэмбриональной раковины (по Birkelund, 1981, fig. 2); *з*, *д* – внутреннее строение начальных оборотов *Glaphyrites* sp. (по Landman et al., 1999), *з* – масштабная линейка 500 мкм, *д* – масштабная линейка 200 мкм (I – протоконх, PV – первичный валик, M – отпечаток мускула).

крупных групп (например, цератитов в конце триаса) или же с экологической специализацией (Shevyrev, 2005). В задачу этой статьи не входит обсуждение причин появления подобных «аномалий».

Структурно и функционально раковина аммоноидей делится на две части: фрагмокон, или гидростатический аппарат, поплавок, и жилая камера, в которой помещалось тело моллюска. В более распространенном мономорфном типе раковины, представленной шестью-двенадцатью оборотами, фрагмокон составлял основную часть, т.е. несколько оборотов. Жилая камера занимала от 0.5 до двух оборотов (рис. 2,*a*).

Фрагмокон состоял из многочисленных камер, которые были заполнены газовой-жидкостной смесью, причем камеры первых оборотов были полностью лишены жидкости. Главная функция фрагмокона заключалась



в поддержании нейтральной плавучести животного, что осуществлялось путем изменения веса жидкости в камерах. Эта функция (откачка части жидкости или изменение ее удельного веса) осуществлялась с помощью особых структур: сифона и выстилающих пористых тканей внутри камер.

Формирование раковины начиналось в яйцевых оболочках. Яйца аммоноидей в отличие от современных наутилусов были очень мелкими, от 0.5 до 2.5 мм в диаметре (у современного наутилуса 10–30 мм). Все внутрияйцевые структуры секретировались раковинной железой, поскольку дифференцированная мантия на этой стадии еще не была образована. Многочисленные исследования (Захаров, 1972; Landman et al., 1996; Shigeta et al., 2001 и др.) показали, что сначала формировалась начальная камера, или протоконх (рис. 2,б). Это образование шаровидной, продолговатой, каплевидной, бутылкообразной формы диаметром от 0.20 до 2.0 мм служило первой поплавковой камерой. Самые крупные протоконхи известны у девонских анарцестид и агониатитид (диаметр 0.9–2.0 мм) (Богословский, 1969), у каменноугольных и пермских пролеканитид протоконхи также крупные или средние (0.6–1.1 мм) (Богословская, 1959), у гониатитид и мезозойских аммонитов они мелкие или средние (0.20–0.70 мм) (Богословская, 1959; Друщиц, Хиами, 1970). Несмотря на то, что в целом наблюдается определенная тенденция к уменьшению размеров протоконха в процессе эволюции, выявить четкий тренд не удастся. Например, представители подотряда *Cyclolobina* (пермь), наиболее сложноорганизованные из палеозойских аммоноидей, имели достаточно крупные протоконхи (диаметром 0.6–0.8 мм), в то время как их предки из семейства *Glaphyritidae* (подотряд *Goniatitina*) (карбон) характеризовались более мелкими размерами начальных камер (0.4–0.5 мм).

Следом за протоконхом начинал формироваться цекум – шаровидное или каплевидное (с вариантами) образование около 0.1 мм диаметром. Цекум – это начало сифона – трубки, которая пронизывала все камеры раковины. Цекум прикреплялся к внутренней поверхности протоконха особой структурой, не очень удачно названной просифоном (рис. 2,б). Эта прикрепительная структура могла быть представлена связкой в виде лент или нитей, в наиболее сложном виде конусом (бокаловидной или чашевидной формы разной глубины), и в некоторых случаях – кожухом, оболочкой, окружавшей конус (Захаров, 1972). Положение цекума (весь целиком или частично внутри протоконха), его форма, а также длина связок могла сильно варьировать даже у особей одного вида. Исследованиями М.Ф. Богословской (1959) и Ю.Д. Захарова (1972) было показано, что у палеозойских форм глубокий конус практически не встречается, тогда как у мезозойских и, особенно, меловых эта структура обычна и имеет сложное строение. Группой зарубежных исследователей (Landman et al., 1999) были изучены образцы *Glaphyrites* уникальной сохранности из верхнего карбона Оклахомы без породы внутри раковины. Все внутренние структуры можно было наблюдать в трехмерном

виде. На опубликованных фотографиях хорошо виден эллиптический цекум и короткий изогнутый просифон. Короткий септальный воротник отходит от просепты в двух направлениях: вперед и назад (рис. 2,з, д).

Следующим по времени образования структурным элементом была просепта – первая перегородка, отделявшая протоконх (первую воздушную камеру или поплавок) от жилой камеры. Первая перегородка всегда резко отличалась от последующих. Микроструктурно она была образована призматическим слоем, тогда как септы на постэмбриональной стадии состояли практически всегда из перламутрового слоя. Линия прикрепления просепты к раковине (лопастная линия) могла быть почти прямой (у самых древних девонских), латиселлятной – с широкими седлами на вентральной и дорсальной сторонах – (почти у всех палеозойских и части триасовых), или ангустиселлятной, с узкими седлами (у большинства мезозойских аммонитов). На второй перегородке на месте седел развивались лопасти, на следующих перегородках они делились, углублялись, меняли простые очертания на сложные. В целом число лопастей и порядок их образования определяют основные таксоны аммоноидей.

Юная особь, вылупляясь из яйца, имела протоконх с цекумом и просифоном, а также первую септу, отделяющую поплавок от жилой камеры, занимавшей около одного оборота спирали, в конце которого имеется утолщение раковинного слоя – первичный валик (рис. 2,б, в). Эта стадия носит название аммонителлы (Друщиц, Хиами, 1970). Аммонителлы палеозойских отрядов аммоноидей имеют такое же строение как и мезозойские аммониты. Размеры аммонителлы у разных групп колеблются от 0.6 до 2.2 мм, обычно они находятся в прямой зависимости от размеров протоконха.

Микроструктура стенки раковины аммонителлы описывалась многими исследователями (Друщиц, Хиами, 1970; Kulicki, 1979; Birkelund, 1981; Друщиц, Догужаева, 1981; Landman et al., 1996; Tanabe et al., 2008 и др.). Стенка эмбриональной раковины была очень тонкой, всего несколько микрон. Мнения исследователей о числе составляющих ее слоев расходятся, их число называется от одного до пяти, но все авторы отмечают ее призматическую структуру (рис. 2,в, 3,а, б). По-видимому, большое значение здесь имеет сохранность исследуемого материала. К. Танабэ и др. (Tanabe et al., 2008) выделяют три группы эмбриональных раковин, имеющих двух или трехслойную стенку. Первая группа имеет очень тонкую стенку, состоящую из внутреннего призматического и внешнего гомогенного слоя, причем внешний слой практически отсутствует в начальной камере и увеличивается в толщину у устья. Вторая группа с трехслойной стенкой, состоящей из внутреннего призматического, среднего гомогенного и наружного призматического слоев с бугорками на внешнем слое. В третьей группе средний слой отсутствует, возможно, он перешел во внутренний призматический или растворился в процессе диагенеза. Первоначально

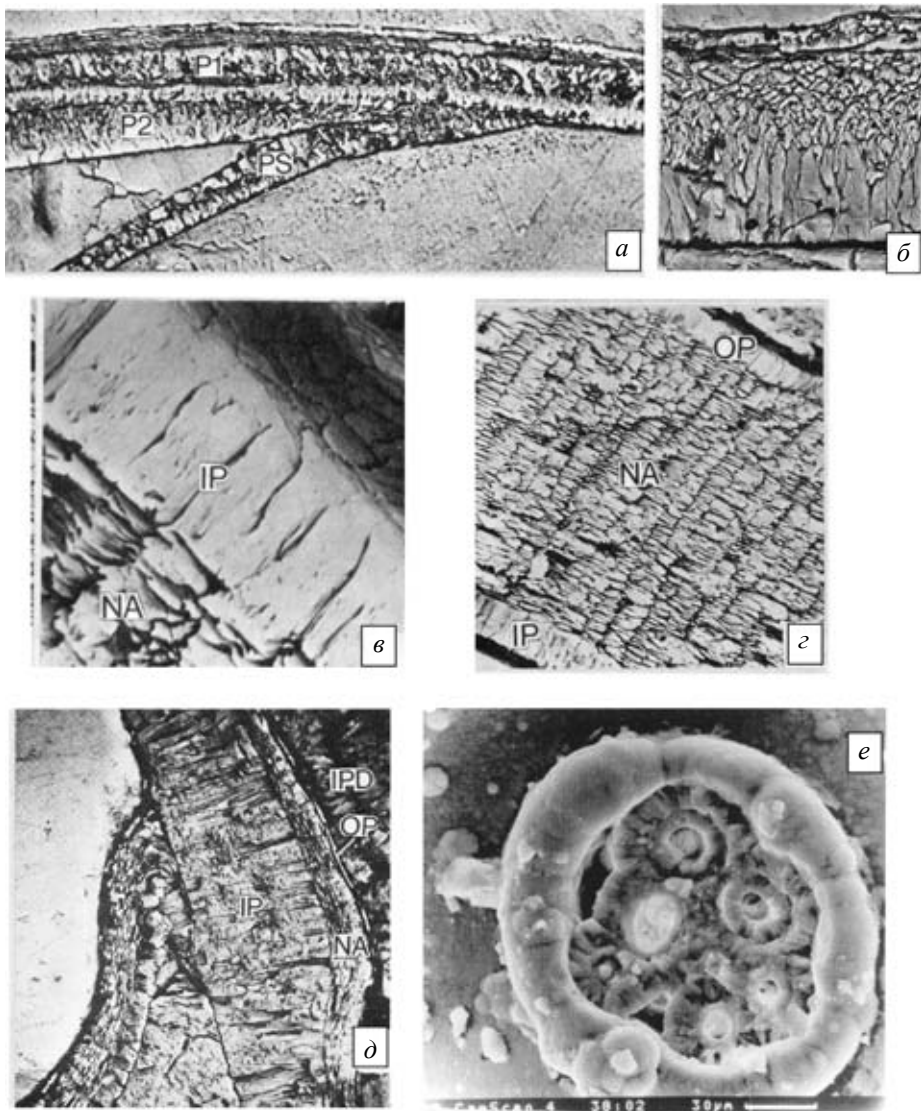


Рис. 3. Строение стенки раковины и сифона аммоноидей: *a*, *б* – *Saghalinites* sp., *a* – призматический слой протоконха (P1 и P2) и его контакт с просептой (PS) (также построенной призматическим слоем) ( $\times 800$ ); *б* – призматический слой аммонителлы ( $\times 3150$ ); *в*, *г* – *Discoscarphites* sp., постэмбриональная раковина, *в* – перламутровый (NA) и внутренний призматический (IP) слои ( $\times 2750$ ), *г* – три основных слоя: перламутровый (NA), наружный (OP) и внутренний (IP) призматические ( $\times 1000$ ); *д* – *Hurophilloceras* sp., внутренняя часть раковинной стенки с примыкающей септой, дорсальная стенка следующего оборота состоит из одного внутреннего призматического (IP) слоя ( $\times 540$ ) (по Birkelund, 1981, fig. 10, 11); *е* – фосфатизированные кровеносные сосуды в сифоне *Virgatites virgatus*, конец первого оборота ( $\times 3300$ ) (по Barskov, 1996, fig. 2).

аммонителла имела органическую раковину, которая впоследствии обызвестлялась. Среди исследователей имеются разногласия в интерпретации порядка кальцинизации аммонителлы. Одни авторы (Kulicki, Doguzhaeva, 1994) считают, что сначала обызвестлялась наружная часть, потом место прикрепления просепты, а затем остальная часть аммонителлы, другие (Bandel, 1986; Bandel et al., 1982) – что процесс начинался от устья аммонителлы и двигался вспять, третьи (Tanabe et al., 1993) – что первым целиком минерализовался протоконх, а потом уже остальные части. Значительное утолщение стенки раковины наблюдается в конце первого оборота и носит название первичного валика (рис. 2,б, в, д). Эта структура характеризует переход организма к новой стадии онтогенеза, жизни вне яйцевых оболочек. Микроструктурно первичный валик выражен в появлении пластинчатого, перламутрового слоя, который образуется вокруг устья раковины аммонителлы (Друщиц, Догужаева, 1981; Birkelund, 1981 и др.) (рис. 2,б, в). После первичного валика наружная часть раковины (вентральная и боковые стороны) состоит из трех слоев: наружного и внутреннего призматических и пластинчатого (перламутрового) между ними (рис. 3,в, г). Внутренняя часть раковины, соответствующая ее дорсальной стороне, представлена одним призматическим слоем (рис. 3,д). Снаружи раковина покрыта периостракумом – конхиолиновым слоем, который в ископаемом состоянии сохраняется очень редко. Кардинальное отличие аммоноидей от наутилид проявляется уже на стадии аммонителлы, у наутилид протоконх имел колпачковидную форму и состоял из трех слоев: внутреннего и наружного призматических и среднего – перламутрового.

Как уже отмечалось, цекум являлся началом сифона – структуры, характерной для цефалопод вообще и аммоноидей в частности. Сифон представлял собой трубку, являвшуюся выростом задней части мантии, которая проходила через все камеры фрагмокона. Внутри сифона проходили кровеносные сосуды и паренхиматозная ткань (Друщиц, Догужаева, 1981; Barskov, 1996) (рис. 3,е). Сифон строился внутри тела аммонита. Известны находки остатков сифона в жилой камере, имеющего вид конической трубки длиной в две гидростатические камеры. Когда завершалось формирование септы, конхиолиновая оболочка сифона окружалась септальной трубкой и прикреплялась к ней с помощью аннулярных образований (Друщиц, Догужаева, 1974). У большинства аммоноидей положение сифона было краевым вентральным, по крайней мере, в течение большей части онтогенеза. Такое положение наблюдается у всех агониатитид, анарцестид, пролеканитид, почти у всех гониатитид. Исключением являются агатицератиды и талассоцератиды (Shigeta et al., 2001; Voiko, 2005; Леонова, Бойко, 2011), у первых сифон субцентральный на первых четырех оборотах, а у вторых – на первом обороте). У климениид (девон) положение сифона было краевым дорсальным, причем эта инверсия происходила еще на

уровне аммонителлы. У торноцератид (девон–пермь) – положение сифона субцентрального, по крайней мере, на начальных оборотах. У цератитид (триас), филлоцератид, аммонитид и литоцератид (юра–мел) положение сифона часто бывает центральным или субцентрального на первых оборотах, а потом становится краевым вентральным. На хорошо сохранившейся раковине позднекаменноугольного *Glaphyrites* sp. без внутреннего матрикса видно, что в целом вентральный сифон не всегда плотно прилегает к стенке раковины: в конце первого и начале второго оборота он протягивается прямолинейно от септы к септе (Landman et al., 1999). Т. е. там, где он проходит через перегородку, его положение строго вентральное, а внутри камер он несколько отклоняется от стенки раковины (рис. 2, з, д). Возможно, это связано с отсутствием полного набора прикрепительных структур на первых оборотах раковины.

Толщина сифона была, как правило, очень небольшой и составляла на взрослых оборотах не более одной десятой от высоты оборота. Лишь климений обладали необычным сифоном: помимо инвертированного (дорсального) положения он был еще и необычайно толстым (до одной четверти от высоты оборота) (Богословский, 1976).

Конхиолиновая оболочка сифона была полупроницаемой, обмен жидкостью происходил с помощью осмотического давления, а также капиллярным путем, по-видимому, так же, как у современного наутилуса. Вокруг сифона имелся целый ряд дополнительных структур, среди которых наиболее хорошо изучены сифонные трубки и кольца. В литературе употребляется несколько названий для структур, поддерживающих сифон при пересечении им перегородок: сифонные (Богословский, 1976) или септальные трубки (Друщиц и др., 1976; Birkelund, 1981 и др.), сифонные дудки (Богословская, 1959). Эти структуры, как и септы, состояли из перламутрового слоя. На многих примерах показано, что септальные трубки почти у всех аммоноидей первоначально были ретрохоанитовыми, т. е. направленными назад. Такое направление либо сохранялось в течение всего онтогенеза (например, у девонских климений и каменноугольно-пермских пролеканитид), либо менялось на противоположное (вперед), т. е. возникали прохоанитовые трубки. По имеющимся данным прохоанитовые трубки появляются у разных групп палеозойских гониатитов на различных стадиях онтогенеза (от третьего-четвертого оборота до пятого-седьмого), у поздне триасовых цератитов смена происходила на втором обороте, у поздне меловых литоцератид – на первом, у большинства юрских-раннемеловых аммонитид известны только прохоанитовые септальные трубки. В целом процесс перехода от ретро- к прохоанитовым трубкам в ходе филогенеза подкласса постоянно смещался на более ранние стадии (Друщиц и др., 1976).

Септальные трубки сильно различались по длине у разных групп аммоноидей. У климений по этому признаку Б.И. Богословский (1976) вы-

деляет три группы: короткие – около одной четверти длины камеры, средние – около половины и длинные – целая или более длины камеры). Он отмечает, что существует взаимосвязь между длиной септальных трубок и толщиной сифона: в целом более длинным трубкам соответствует более толстый сифон (п/отр. *Goniclymeniina*), у представителей п/отр. *Clumeniina* септальные трубки более короткие и узкие.

Термином соединительные кольца обозначаются органические оболочки сифона, которые секретировались эпителием сифона и располагались между септальными трубками. К их поверхности прикреплялись дополнительные органические мембраны, позволяющие надежно фиксировать положение сифона в камере и герметично закрывать отверстия в септе.

Скульптура. Раковина аммоноидей может быть совершенно гладкой, может нести на своей поверхности поперечные ребра и складки, продольные лиры, бугорки, шипы, воротники и прочие украшения. В настоящее время принято различать два типа скульптуры: собственно скульптура (или грубая скульптура) включает образования, затрагивающая все слои раковины и имеющая отражение на внутреннем ядре, и орнамент (или тонкая скульптура), которая наблюдается только на поверхности раковинного слоя. Орнамент может изучаться только при хорошей сохранности раковины. Оба типа скульптуры имеют большое систематическое значение, особенно на родовом уровне, иногда и на семейственном. Обычно этот признак хорошо выдерживается в одном филетическом ряду и имеет лишь незначительные вариации у последовательных форм.

В последнее время большое внимание уделяется скульптуре эмбриональной раковины или как ее часто называют – микро-орнаментации. Данные, полученные при применении современной техники, сильно отличаются от данных, полученных на световых микроскопах полувековой давности. К настоящему времени имеется представительный материал по мезозойским аммонитам, это объясняется гораздо лучшей сохранностью и обилием находок. Но и по палеозойским аммоноидеям уже опубликован ряд интересных статей. Уже сейчас установлено, что скульптура аммонителлы крупных таксонов отрядного и подотрядного ранга (палеозойских агониатитов, торноцератитов, гониатитов, мезозойских аммонитов) резко различна (рис. 4, *a–u*). У мезозойских аммонитов она представлена округлыми бугорками (Bandel et al., 1982; Landman et al., 2001 и др.). У представителей палеозойских отрядов протоконхи были либо гладкими (гониатиты) (Tanabe et al., 2001), либо покрыты тончайшими поперечными лирами (агониатиты, анарцестиды, торноцератиды) (House, 1965; Klofak et al., 1999; Klofak, Landman, 2010). Ландман и др. (Landman et al., 2001) считают, что тип микро-орнаментации аммонителлы остается неизменным на подотрядном уровне, т. е. является диагностическим признаком для таксонов высокого ранга. Это заключение нуждается в дальнейшей проработке, так

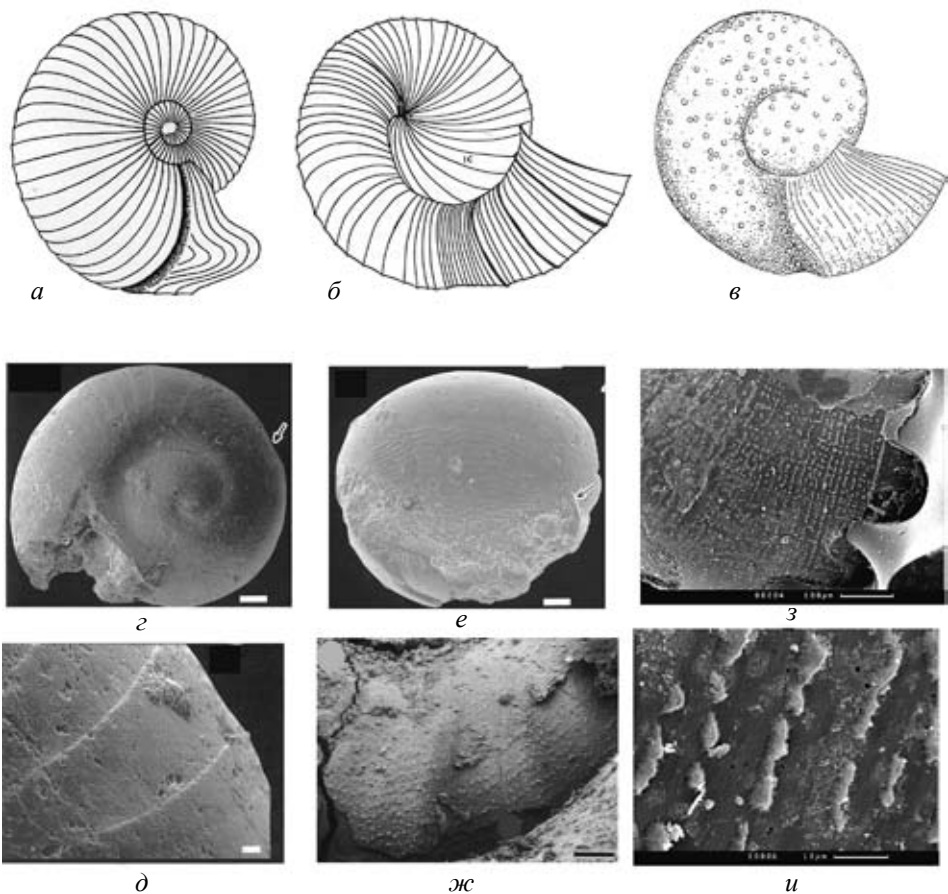


Рис. 4. Скульптура аммонителлы: *а* – торноцератида (House, 1965), *б* – агониатитида (Klofak et al., 1999, fig. 2a), *в* – аммонитида (Klofak et al., 1999, fig. 1a), *з–е* – гониатитида (Tanabe et al., 2001, fig. 1, 2), *ж* – цератида (Landman et al., 2001, fig. 7b), *з, и* – юрского аммонита (ориг.).

как в настоящее время нет данных по ряду отрядов и подотрядов (из палеозойских – это пролеканиты, климении, каменноугольно-пермские торноцератида и большая часть гониатитов).

У взрослого животного в последних одном-двух оборотах находилась жилая камера, в которой размещалось тело моллюска. Оно крепилось к стенкам раковины с помощью мускулов. Передний конец тела со ртом и руками имел выход в устье. Устье раковины могло быть самой разнообразной формы: открытое, суженное, почти закрытое, с киями, с выростами различной формы на боковых и вентральной сторонах. Очень часто наблюдаются резкие изменения в форме оборота на его предустьевом участке: расширение, уплощение, распространены глубокие приустьевые пережимы.

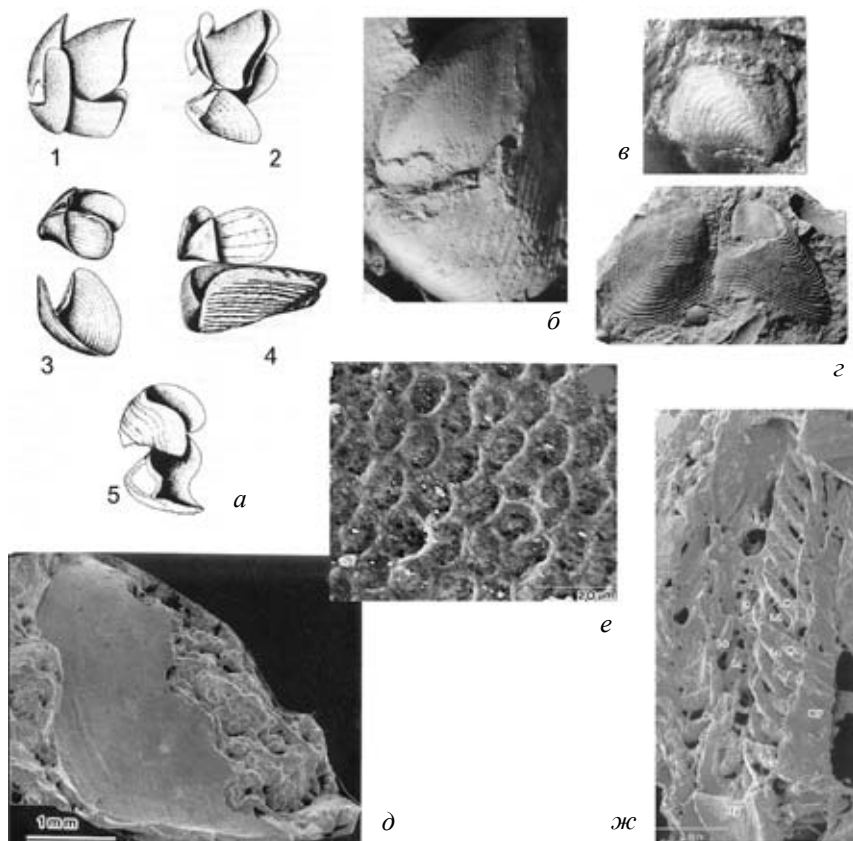


Рис. 5. Челюстной аппарат. *a* – строение челюстного аппарата головоногих: 1 – *Serpia* sp. (совр.), 2 – *Nautilus* sp. (совр.), 3 – *Psiloceras* sp. (н. юра), 4 – *Hildoceras* sp., (н. юра), 5 – *Gaudriceras* sp. (в. мел.) ( по: Lehmann, 1981, fig. 2); *б-г* – позднекаменноугольные гониатиты Южного Урала: *б* – верхняя и нижняя челюсти *Prothalassoceras* sp. ( $\times 15$ ), *в* – верхняя челюсть ( $\times 33$ ), *г* – нижняя челюсть ( $\times 11$ ) (по: Догужаева, 1999, табл. 1); *д-ж* – фосфатизированные челюстные элементы верхнекаменноугольного гониатита из Оклахомы: *д*, *е* – верхняя челюсть, *ж* – радула с семью зубами в каждом ряду (по: Tanabe et al., 2001, fig. 4 (2, 6), fig. 5 (1)).

Иногда в сохранившихся жилых камерах или рядом с ними находят остатки челюстных аппаратов. Поскольку такие находки чаще встречаются у мезозойских аммонитов, они лучше изучены и описаны (Lehman, 1981; Kruta et al., 2011; Tanabe, 2011 и др.). В то же время имеются очень представительные данные и по палеозойским формам (Tanabe, Mapes, 1995; Догужаева, 1999; Tanabe et al., 2001 и др.). Так же как у современных головоногих, у аммоноидей имелись нижняя и верхняя челюсти и радула – терка, покрытая семью рядами зубчиков (в отличие от наутилуса, имеющего «широкую» радулу с девятью рядами зубчиков). У современных цефалопод эти структуры имеют белково-хитиновый состав и располагаются внутри глобулярного органа, называемого буккальной массой, в передней части пищеварительной систе-



мы. С помощью окружающих мускулов челюстной аппарат выполняет свои функции. Внутри жилых камер аммонитов иногда сохраняются фоссилизированные остатки буккальной массы, это особенно интересно, когда можно определить, к какому виду принадлежит раковина. Буккальная масса включает верхнюю и нижнюю челюсти и радулу, но чаще только часть челюстного аппарата. К настоящему времени находки челюстей известны у 43 родов, а радулы – только у девяти (рис. 5,а–ж). Возможно, это связано как с особенностями сохранности, так и с несовершенством методик препарирования.

Недавно Крута и др. (Kruta et al., 2011) на трехмерной модели, созданной при помощи рентгено-томографии жилой камеры гетероморфного аммонита *Vaculites* показали, что в буккальной массе сохранились следующие структуры. Нижняя челюсть с парой кальцитовых пластин (известных как аптихи), разделенных медианной щелью. Пластины покрывают подстилающий хитиновый слой. Верхняя челюсть гораздо меньших размеров, чем нижняя, а на радуле (размером примерно 6х7 мм) имеются мелкие, копьевидные зубчики с высокими краевыми саблевидными зубами. Среди зубчиков радулы видны остатки изопод (ракообразные) и личиночные раковины донных гастропод. Поскольку изоподы живут в водном столбе как зоопланктон, был сделан вполне объективный вывод, что бакулитес тоже жил в толще воды и питался зоопланктоном. Второй вывод, что, судя по строению нижней и верхней челюсти и форме зубов радулы, аммониты не могли хватать крупную жертву и измельчать ее представляется менее обоснованным, поскольку разные группы аммонитов имели различное строение челюстей. По имеющимся данным (Tanabe, 2011), верхняя челюсть практически одинакова для разных родов. Она состоит из пары широко открытых внутренних пластин и короткой редуцированной внешней пластины. Нижняя челюсть, наоборот, сильно отличается по форме, структуре и степени развития внешнего кальцитового элемента. Нижние челюсти некоторых аммонитов (особенно литоцератид и филлоцератид) похожи на нижние челюсти современных и ископаемых наутилид как по своей общей форме и структуре, так и по наличию переднего кальцитового утолщения с острым клювом (Lehman, 1981) (рис. 5,а). Это сходство может быть интерпретировано как конвергентная адаптация к падале-хищному типу питания. Того же мнения придерживается и Захаров (1983). Он пишет, что аммоноидеи могли питаться преимущественно бентосом и падалью, но при этом не исключает, что суточные миграции в толще воды были связаны с частичным питанием планктоном. При постепенном накоплении фактического материала становится понятным, что на всем протяжении своей истории существовали аммоноидеи с различными типами челюстного аппарата, который и определял конкретный тип питания для каждой группы.

Важной характеристикой скелета являются и размеры раковины, которые для каждого таксона аммоноидей были достаточно стабильными. В ос-

новном раковины палеозойских групп обычно составляли 3–10 см в диаметре, для мезозойских эти значения были несколько больше, до нескольких десятков сантиметров. На этом фоне достаточно редко отмечаются явления гигантизма. Среди меловых аммонитов известны находки особей необычно больших размеров, что хорошо согласуется с правилом Копа – тенденцией к увеличению размеров в процессе филогенеза. Но иногда встречаются аномально крупные экземпляры, величину которых нельзя объяснить этим правилом. Существует несколько интерпретаций явления гигантизма. Согласно одной из них (Stevens, 1988), это происходит, когда глубоководные формы по каким-то причинам перебираются жить на мелководье, такое изменение условий обитания вызывает чрезмерное увеличение размеров. Подобный случай описан К. Клюгом (Klug, 2002). Очень крупные эмские и эйфельские аммоноидеи найдены в мелководных фациях из Марокко. Они имеют все признаки полноценных взрослых особей, поэтому он не связывает их гигантизм с какой-либо патологией. В других районах, в более глубоководных фациях размеры этих видов значительно меньше.

Зафиксированы случаи проявления гигантизма у палеозойских аммоноидей, которые обусловлены другими причинами. Американские палеонтологи (Manger et al., 1999) в одном из местонахождений Мидконтинета (США) среди массы взрослых аммоноидей обычного размера обнаружили несколько экземпляров того же вида без признаков полной зрелости, но ненормально крупных, в три-семь раз превышающих стандартный диаметр. Авторы назвали это случаем патологического гигантизма; они предположили, что гиганты не смогли достигнуть половой зрелости из-за поражения паразитами, что и обусловило их непрерывный рост. Такой вывод был сделан по аналогии с современными гастроподами, у которых паразиты вызывают кастрацию, которая является причиной аномально больших размеров.

Изменчивость. Слабой стороной исследований эмбриональных стадий раковины аммоноидей является очень небольшое количество материала, пригодного для проведения подобного анализа. Часто выводы, полученные на одном-двух экземплярах одного вида, переносятся на семейство или даже отряд, т. е. на весь таксон высокого ранга. В этом вопросе должна проявляться определенная осторожность. Немногочисленные работы, проведенные на массовом материале, показывают, что изменчивость некоторых признаков эмбриональной раковины существуют даже в пределах одного вида. В этом отношении очень полезна работа Танабэ и др. (Tanabe et al., 2003), в которой изучается внутри- и внешневидовая изменчивость элементов внутреннего строения 14 видов меловых аммонитов из отрядов *Phylloceratina*, *Lytoceratina* *Ammonitida*. Исследования этих авторов показали, что количественные характеристики, такие как размер протоконха и аммонителлы, длина просифона, угол аммонителлы имеют умеренную изменчивость внутри вида. Размер колебаний иногда превышает различия между видами, поэтому эти харак-

теристика не годятся для применения в систематике высоких таксонов, но в ряде случаев они помогают диагностировать виды. Гораздо меньше вариаций внутри видов в отношении качественных характеристик, таких как форма цекума и просифона, наличие дополнительных нитей просифона и начального положения сифона. Исследование показало, что у одних групп эти признаки стабильны на надсемейственном уровне (*Ammonitida*), но у других работают только на видовом уровне (*Lytocera*).

В целом, анализируя данные о таксономическом и филогенетическом значении признаков строения эмбриональной раковины, стоит отметить, что многие авторы (Друщиц, Хиами, 1970; Захаров, 1971; Bandel et al., 1982; House, 1965; Landman et al., 1996, 1999; Kłofak et al., 1999; Shigeta et al., 2001; Tanabe et al., 2003; Kłofak, Landman, 2010 и др.) считают их очень ценными для понимания общего филогенеза как всего подкласса аммоноидей, так и для реконструкции развития отдельных его стволов (групп отрядного и подотрядного ранга). Такие признаки, как положение и форма цекума, строение и размеры просифона (например, просифон у гониатитов короткий изогнутый, а у аммонитов – длинный и прямой), положение сифона (краевое вентральное, дорсальное, центральное или субцентральное, постоянное или изменяющееся в онтогенезе) являются диагностическими для таксонов отрядного ранга. Вместе с этим наличие одинаковых структур эмбриональной раковины аммоноидей указывает на их родство и общность происхождения от бактриитоидей.

Кроме исследования филогенеза основных стволов подкласса, реконструкция ранних стадий дает возможность судить о структуре популяций и биогеографии, например, почему некоторые аммоноидеи ограничены в своем распространении по сравнению с другими. Эти связи могут приводить к более широким эволюционным выводам, таким как долгожительство видов и их вымирание (Landman et al., 1996).

Аммониты вымерли на границе мела и палеогена, это время совпадает с резким исчезновением сразу нескольких групп планктона. Крута и др. (Kruta et al., 2011) полагают, что этот коллапс пищевых цепей привел к вымиранию аммонитов с нижними челюстями аптихового типа, которые зависели от планктона как пищевого ресурса. Однако лито- и филлоцератиды, скорее всего, обладали типом питания современного наутилуса, но при этом вымерли в то же время. Причины того, что все аммониты вымерли в конце мела, а наутилиды пережили это массовое вымирание, до сих пор обсуждаются. Лаптиховский и др. (Laptikhovskiy et al., 2013) разрабатывают гипотезу о связи терминального вымирания аммонитов с их эмбриональной стадией. Вылуплявшиеся аммониты имели раковину размером от 0.5 до 1.8 мм, что гораздо меньше, чем у современных и вымерших наутилитид. Есть достоверные свидетельства, что аммониты откладывали большое число мелких яиц и что ювенильные особи питались мелким планктоном.

Резкое снижение массы планктона в конце мела серьезно влияло на выживание вылупившейся молодежи, так же как и на взрослых, для которых планктон был основной пищей.

Обозначенный выше круг вопросов должен быть разработан на гораздо более представительном материале, чем это было сделано до настоящего времени. Для этого необходимо проводить систематические исследования внутреннего строения аммонителлы для всех групп аммоноидей. Также нужно пополнять данные по микро-орнаментации аммонителлы, которые в настоящее время явно недостаточны для обоснования филогенетических выводов. Необходим поиск новых объектов для исследований всех структур постэмбриональной раковины. Чем более полными будут наши знания о строении и способах формирования скелета аммоноидей, тем более обоснованными будут выводы об эволюции этой группы в самом широком смысле.

Работа подготовлена при поддержке Программы № 28 Президиума РАН, Проект «Сопряженность морфогенетических изменений в сообществах цефалопод и радиолярий с биосферными кризисами фанерозоя».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С.* 1988. Палеонтологические аспекты биоминерализации / Современная палеонтология. Ред. В.В. Меннер, В.П. Макридин. М.: Недра. С. 253–258.
- Богословская М.Ф.* 1959. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей // Палеонтол. журн. № 1. С. 49–57.
- Богословский Б.И.* 1969. Девонские аммоноидеи. 1. Агониатиты. Тр. ПИН АН СССР. Т. 124. 328 с.
- Богословский Б.И.* 1976. Ранний онтогенез и происхождение климений // Палеонтол. журн. № 2. С. 41–50.
- Догужаева Л.А.* 1999. Челюстной аппарат позднекаменноугольных аммоноидей Южного Урала / Ископаемые цефалоподы. Новейшие достижения в их изучении. Ред. А.Ю. Розанов, А.А. Шевырев. М.: ПИН РАН. С. 68–87.
- Друщиц В.В., Богословская М.Ф., Л.А. Догужаева.* 1976. Эволюция септалльных трубок у аммоноидей // Палеонтол. журн. № 1. С. 41–56.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* 1981. Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ. 238 с.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* 1974. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. № 1. С. 42–53.
- Друщиц В.В., Хиами Н.* 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов некоторых раннемеловых аммонитов // Палеонтол. журн. № 1. С. 35–47.
- Захаров Ю.Д.* 1971. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммоноидей раннего мезозоя // Палеонтол. журн. № 1. С. 27–36.
- Захаров Ю.Д.* 1972. Формирование цекума и просифона у аммоноидей // Палеонтол. журн. № 2. С. 64–70.

- Захаров Ю.Д.* 1983. Рост и развитие аммоноидей и некоторые проблемы экологии и эволюции / Систематика и экология головоногих моллюсков. Ред. Я.И. Старобогатов, К.Н. Несис. Л.: ЗИН. С. 26–31.
- Леонова Т.Б., Бойко М.С.* 2011. Ревизия пермского семейства аммоноидей *Thalassoceratidae* Hyatt, 1900 // Палеонтол. журн. № 6. С. 7–16.
- Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W.* 1957. Mesozoic Ammonoidea / Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea. Univ. Kansas press. P. 80–441.
- Bandel K.* 1986. The ammonitella: A model of formation with the aid of the embryonic shell of archaegastropods // *Lethaia*. V. 19. P. 171–180.
- Bandel K., Landman N.H., Waage K.M.* 1982. Micro-ornament on early whorls of Mesozoic ammonites: implications for early ontogeny // *J. paleont.* V. 56. № 2. P. 386–391.
- Barskov I.S.* 1996. Phosphatized blood vessels in the siphuncle of Jurassic ammonites // *Bull. Inst. Oceanographique. Monaco. N. spec.* 14.4. P. 335–341.
- Birkelund T.* 1981. Ammonoid shell structure / The Ammonoidea / the evolution, classification, mode of life and geological usefulness of major fossil group. Eds M.R. House, J.R. Senior. Acad. Press. London, N.Y., Toronto, Sydney, S.Francisco. P. 177–214.
- Boiko M.S.* 2005. Late Paleozoic Ammonoids with a Nonventral Siphuncule // *Paleontol. j.* V. 39. Suppl. 5. P. 607–614.
- House M.R.* 1965. A study in the Tornoceratidae: the succession of Tornoceras and related genera in the North American Devonian // *Philosoph. trans. roy. soc. L. Ser. B. Biol. sci.* V. 250. № 763. P. 79–130.
- Klofak S.M., Landman N.H., Mapes R.H.* 1999. Embryonic development of primitive ammonoids and the monophyly of the Ammonoidea / Advancing res. liv. fossil Cephalopods. Eds F. Oloriz, F.J. Rodriguez-Tovar. Kluwer Academic/Plenum publ. N-Y. P. 23–45.
- Klofak S.M., Landman N.H.* 2010. Internal features of the ammonitella of some Tornoceratids from the Cherry Valley Limestone, New York State, USA // *Abstr. «Cephalopods – present and past».* Dijon. P. 55.
- Klug Ch.* 2002. Conch parameters and Habitats of Emsian and Eifelian Ammonoids from the Tafilalt (Morocco) and their Relation to Global Events // *Ber. geol. bundesanst. Wien.* Bd 57. P. 523–538
- Kruta I., Landman N., Rouget I.* et al. 2011. The Role of Ammonites in the Mesozoic Marine Food Web Revealed by Jaw Preservation // *Science*. V. 331. № 6013. P. 70–72.
- Kulicki C.* 1979. The ammonite shell: its structure, development and biological significance // *Paleont. pol.* V. 39. P. 97–142.
- Kulicki C., Doguzhaeva L.A.* 1994. Development and calcification of the ammonitella shell // *Acta paleontol. pol.* V. 39. P. 17–44.
- Landman N.H., Bizzarini F., Tanabe K.* et al. 2001. Micro-ornamentation on the embryonic and postembryonic shells of Triassic ceratites (Ammonoidea) // *Amer. malacol. bull.* V. 16. № 1–2. P. 1–12.
- Landman N.H., Mapes R.H., Tanabe K.* 1999. Internal features of the embryonic shells of Late Carboniferous *Goniatitina* / Advancing res. liv. fossil Cephalopods. Eds F. Oloriz, F. Rodriguez-Tovar. Kluwer Academic/Plenum publ. N.Y., Boston, Dordrecht, London, Moscow. P. 243–261.

- Landman N.H., Tanabe K., Shigeta Ya.* 1996. Ammonoid embryonic development / Ammonoid paleobiology. Eds N. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis. Topics in Geobiology. V. 13. Plenum press. N.Y. P. 343–405.
- Laptikhovskiy V.V., Rogov M.A., Nikolaeva S.V., Arkhipkin A.I.* 2013. Environmental impact on ectocoelate cephalopods reproductive strategies and evolutionary significance of cephalopod eggs size // Bull. geosci. Czech geol. surv. V. 88(1). P. 83–93.
- Lehman U.* 1981. Ammonite jaw apparatus and soft parts / The Ammonoidea/ the evolution, classification, mode of life and geological usefulness of major fossil group. Eds M.R. House, J.R. Senior. Acad. Press. London, N.Y., Toronto, Sydney, S.Francisco. P. 274–287.
- Manger W.L., Meeks L.K., Stephen D.A.* 1999. Pathologic gigantism in Middle Carboniferous Cephalopods, Southern Midcontinent, United States / Advancing res. liv. fossil Cephalopods. Eds F. Oloriz, F.J. Rodriguez-Tovar. Kluwer Academic/Plenum publ. N-Y. P. 77–89.
- Shevyrev A.A.* 2005. Heteromorph Ammonoids of the Triassic: a Review // Paleontol. zhourn. V. 39. Suppl. 5. P. 614–628.
- Shigeta Ya., Zakharov Yu.D., Mapes R.H.* 2001. Origin of the Ceratitida (Ammonoidea) inferred from the early internal shell features // Paleontol. res. V. 5. № 3. P. 201–213.
- Stevens G.R.* 1988. Giant Ammonites: A review / Cephalopods – present and past. Eds J. Wiedmann, J. Kullmann. Stuttgart. P. 141–166.
- Tanabe K.* 2011. The Feeding Habits of Ammonites // *Science*. V. 331. № 6013. P. 37–38.
- Tanabe K., Kulicki C., Landman N.H., Mapes R.H.* 2001. External features of embryonic and early postembryonic shells of a Carboniferous goniatite *Vidrioceras* from Kansas // Paleontol. res. V. 5. № 1. P. 13–19.
- Tanabe K., Kulicki C., Landman N.H.* 2008. Development of the embryonic shell structure of Mesozoic Ammonoids // *Novitates of Amer. mus. nat. hist.* № 3621. 19 p.
- Tanabe K., Landman N.H., Mapes R.H., Faulkner C.J.* 1993. Analysis of a Carboniferous embryonic ammonoid assemblages from Kansas, USA – Implication for ammonoid embryology // *Lethaia*. V. 26. P. 215–224.
- Tanabe K., Landman N.H., Yoshioka Yu.* 2003. Intra- and interspecific variation in the early internal shell features of some Cretaceous ammonoids // *J. paleontol.* V. 77. № 5. P. 876–887.
- Tanabe K., Mapes R.H.* 1995. Jaws and radula of the Carboniferous ammonoid *Craenoceras* // *J. paleontol.* V. 69. № 4. P. 703–707.

## STRUCTURAL FEATURES OF AMMONOID SKELETON

**T.B. Leonova**

There is a review of the current data on the structure of the skeleton of the Ammonoids. The changes in the structure and methods of formation of individual structures (walls shell, initial cameras (with prosiphon and caecum), siphuncle, septas, jaw apparatus) in the process of evolution of the group are considered. Different variants of morpho-functional interpretation of the features of these structures are given. Prospective directions in the study of the skeleton of the Ammonites are identified.

УДК 551.733.1:564.8

## **ПЕРВИЧНЫЙ СЛОЙ У НЕКОТОРЫХ БРАХИОПОД ПОДТИПА RHYNCHONELLIFORMEA**

© 2014 **А.А. Мадисон**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*  
*sunnyannmad@yahoo.com*

В статье сделан литературный обзор основных типов микро- и наноструктуры первичного слоя современных и ископаемых брахиопод подтипа *Rhynchonelliformea*.

*Ключевые слова:* брахиоподы, *Rhynchonelliformea*, микроструктура, наноструктура, первичный слой.

Стенка раковины замковых брахиопод может состоять из одного, двух или трех слоев. Количество слоев в стенке раковины и их структура используются в систематике брахиопод для характеристики таксонов высокого ранга, при этом достаточно подробно описываются и используются в систематике только вторичный и третичный слои. Связано это с тем, что первичный слой тонкий, находится снаружи, подвергается перекристаллизации в первую очередь и у ископаемых брахиопод сохраняется не всегда. Кроме того, было высказано предположение, что у ископаемых замковых брахиопод первичный слой мог быть не минерализованным (Williams, 1997, с. 275). Поэтому данные по первичному слою, даже если они есть, в систематике обычно не учитываются.

Несмотря на то, что современное оборудование позволяет достаточно легко изучить микроструктуру раковины (по сравнению, например, с методом изучения микроструктуры по репликам) и практика показала, что при целенаправленном изучении первичный слой находится достаточно часто (напр., Комаров 1997; Smirnova, 2012), данных по первичному слою замковых брахиопод не так много. Не было попыток обобщить данные по развитию разных типов первичного слоя хотя бы внутри одного отряда; но можно предположить, что значимость микроструктуры первичного слоя

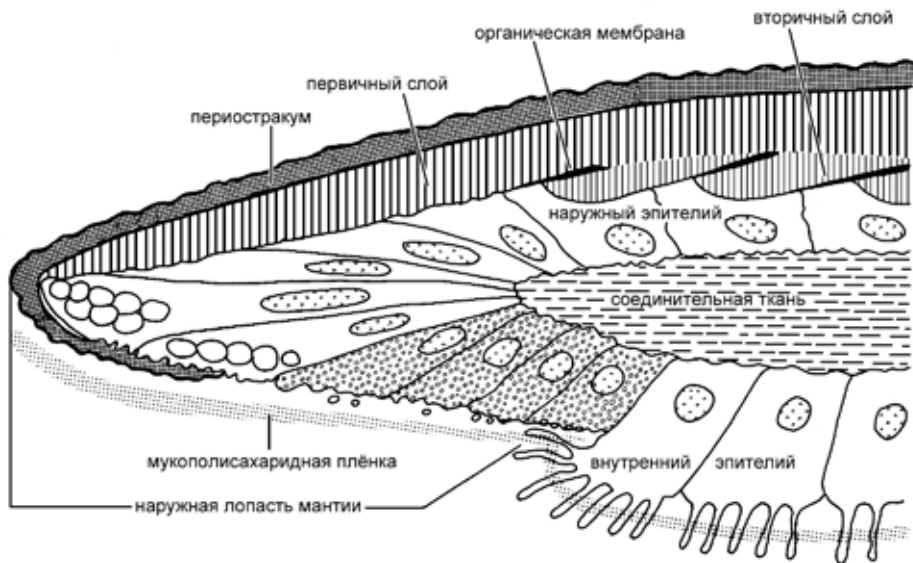


Рис. 1. Схема строения края раковины у *Notosaria* (по Williams, 1984).

как таксономического признака, так же как и для других слоев раковины, должна оцениваться для каждой группы отдельно. Несмотря на явное морфологическое разнообразие элементов первичного слоя терминология для них не разработана. В настоящей статье мы сделаем краткий обзор описанных к настоящему времени структурных разновидностей первичного слоя брахиопод подтипа *Rhynchonelliformea*.

Режим секреции раковины у современных брахиопод впервые был изучен А. Уильямсом (Williams, 1966, 1968, 1971). Было установлено, что секретирующие клетки кубического эпителия зарождаются в складке внутреннего лепестка мантии у переднего края и сразу начинают секретировать мукополисахаридную пленку и периостракум (рис. 1). Затем, по мере зарождения новых клеток, они, как на ленте конвейера, перемещаются сначала на передний край, где начинают выделять минерализованные элементы первичного слоя, и затем, на небольшом расстоянии от переднего края, начинается секреция элементов вторичного слоя (обычно фибр). Периостракум, первичный и вторичный слои отделены друг от друга протеиновой мембраной. Таким образом, каждая клетка последовательно выделяет мукополисахаридный слой, периостракум, ограниченный двумя протеиновыми мембранами, элементы первичного слоя и элементы вторичного и третичного слоев, причем элементы вторичного и третичного слоев заключены в протеиновые оболочки и отделены таким образом от первичного слоя и друг от друга. Площадь поперечного сечения структурных элементов вторичного слоя (фибр и призм) соответствует площади секре-



тирующей поверхности клеток наружного эпителия, тогда как элементы первичного слоя в разы меньше. Вторичный и третичный слои могут быть сложены фибрами, призмами или пластинами (четкой привязки номера слоя к определенному типу структурных элементов нет). Граница между первичным и вторичным слоями хорошо выражена на ископаемом материале, что является свидетельством сходного типа секреции и у ископаемых брахиопод. Внутри первичного слоя протеиновых оболочек нет, и поэтому нет границ между элементами, выделенными разными клетками. Таким образом, к элементам первичного слоя относятся элементы, выделенные мантией у края створки до того, как края клеток наружного эпителия начали образовывать протеиновые оболочки.

Канальцы, пронизывающие первичный слой, Уильямс (Williams, 1968) интерпретировал как следы микроворсинок. Наружная поверхность клеток кубического эпителия неровная; периостракум соединяется с этими клетками микроворсинками и скоплениями микроворсинок. Когда начинается секреция первичного слоя, то в первую очередь зерна кальцита появляются на участках между микроворсинками. Секреция продолжается, кристаллиты растут и соприкасаются, будучи не разделенными межклеточными границами, но микроворсинки при этом сохраняются, и первичный слой получается пронизанный канальцами (микропорами) (Williams, 1968). Количество рядов клеток кубического эпителия в зоне, отвечающей за секрецию первичного слоя, обычно постоянно. Так, например, у *Terebratulina caputserpentis* (Linnaeus) оно равно пятнадцати (Williams, 1966).

Если ранее исследования раковины проводились на микроструктурном уровне, то за последние десять лет проводится интенсивное изучение скелета беспозвоночных на наноструктурном (или ультраструктурном, см. Барсков, 1974) уровне. Проведены подобные исследования на атомном силовом микроскопе и для раковин современных замковых брахиопод, опубликовано уже более двадцати работ на эту тему. Установлено, что элементарной единицей скелета брахиопод являются наногранулы, которые в разных слоях отличаются по размеру и структурированности. У других типов беспозвоночных животных с карбонатным скелетом, рано появившихся в палеонтологической летописи (моллюски, кораллы), базовым биоминеральным элементом скелета также являются изометрично-округлые гранулы размером менее 100 нм (Cusack et al., 2010).

**Первичный микрогранулярный** слой современной взрослой раковины *Terebratulina retusa* (Linnaeus) представлен очень мелкими зернами (обычно 50–100 нм в диаметре) и образует корку, хорошо отделенную от элементов вторичного слоя. Гранулы на фотографиях, полученных на атомном световом микроскопе, неравномерно окрашены и имеют темные и светлые зоны, что свидетельствует о том, что состав гранул неоднороден. Предполагается, что темные зоны представляют собой смешение органических оболочек

и аморфного карбоната кальция (Cusack et al., 2010). Несмотря на то, что слой не структурирован, исследования показали, что кристаллографические оси первичного и вторичного слоев перпендикулярны поверхности раковины, т. е. совпадают (у краниид они параллельны поверхности раковины) (Cusack et al., 2009). Фибры вторичного слоя также сложены из слоев гранул, перпендикулярных или наклонных к длине фибры. Рост фибры осуществляется путем добавления таких слоев. Длина фибры (ее морфологическая ось) параллельна поверхности раковины, но кристаллографическая ось слагающего фибру кальцита перпендикулярна ее длине и поверхности раковины. Направление кристаллографической оси выдержано в пределах одной фибры, но может несколько отличаться в соседних. Для структур, которые, хотя и являются единым (цельным) кристаллом, тем не менее, состоят из однотипно кристаллографически ориентированных гранул, был предложен термин «мезокристаллы». Упорядоченная кристаллографическая ориентация известна и для других беспозвоночных, например, так образован перламутр моллюсков (Cusack et al., 2008). По-видимому, кристаллографическая ориентировка первична в осуществлении биологического контроля вида над биоминерализацией (Cusack et al., 2010).

На поверхности первичного слоя *T. retusa* местами выделяются крупные треугольные структуры длиной до 1 мкм, сложенные мелкими изометричными гранулами. В некоторых случаях эти треугольные структуры расположены более или менее упорядоченно. Гранулы внутри фибры вторичного слоя также могут образовывать треугольные зерна, заключенные в органические оболочки (Cusack et al., 2008), т. е. имеется некоторое структурное сходство между способами упаковок гранул первичного и вторичного слоев. Такие треугольные упаковки наногранул пока известны только у теребратулид.

Однако гранулы ринхонеллиды *Notosaria nigricans* (Sowerby) расположены иначе, чем у *T. retusa*. На ультраструктурном уровне фибры *N. nigricans* состоят из стерженьков, наклоненных к длинной оси фибры. Сами же стерженьки сложены преимущественно из изометрично-округлых, местами из треугольных гранул (<50 нм), заключенных в оболочки и также неоднородных по составу. Из таких же стерженьков сложен и первичный слой *N. nigricans*. Стерженьки в первичном слое ориентированы перпендикулярно к поверхности раковины. Это может означать, что способ компоновки гранул выдерживается для первичного и вторичного слоев, по крайней мере, внутри одного вида, а внешне сходные фибры могут отличаться способами внутренней упаковки наногранул. Теребратулиды с их более крупными (>50 нм), собранными в треугольные упаковки гранулами, появились позже ринхонеллид (Cusack et al., 2013).

Первичный слой представителей другого подтипа брахиопод с кальцитовой раковинной, краниид *Neocrania anomala* (Müller), также сложен

гранулами, однако скомпонованы эти гранулы в стерженьки, из которых сложены ромбические пластины. Стерженьки внутри одной пластины параллельны друг другу; если пластины вторичного слоя краниид растут по спирали, то пластины первичного слоя имеют простой радиальный рост (Cusack, Williams, 2001). Таким образом, механизмы биоминерализации у брахиопод с кальцитовой раковиной неоднородны. Из лофофорат секреция скелета у брахиопод имеет ряд общих черт с мшанками, в частности, у мшанок первичный слой также может быть образован игольчатым или гранулярным кальцитом (кроме того, у них известен ромбический первичный слой) (Williams, 1984).

У ископаемых брахиопод известны три типа первичного слоя: внешне неструктурированный микрогранулярный, мелкокристаллический (игольчатый, столбчатый, призматический) и (редко) ламеллярный. Можно предположить, что при отсутствии протеиновых оболочек между кальцитовым материалом, выделяемым отдельными клетками, различия в строении первичного слоя связаны с разными способами компоновки наногранул. Наноструктура раковины ископаемых брахиопод неизвестна, поэтому ниже будет описана только микроструктура первичного слоя.

Гранулярный первичный слой отвечает наиболее ранним стадиям онтогенеза, что показано как на современном, так и на ископаемом материале. Из современных брахиопод наиболее ранние стадии развития были изучены Стикером и Ридом для *Terebratalia transversa* (Sowerby) (Stricker, Reed, 1985). Ими было показано, что в первые сутки после метаморфоза образуется первичная («протегулярная» по их терминологии) раковина, которая сложена скрытокристаллическим кальцитом. В последующие дни начинается секреция фибр, и на внутренней поверхности четырехдневной раковины выделяются два участка, сложенные скрытокристаллическим кальцитом: задний участок, отвечающий первичносформированной раковине, и передний край. Из ископаемых брахиопод сохранившийся первичный слой на первичносформированной раковине известен для ордовикских ринхонеллят (Мадисон, 2009). Это наиболее мелкие из известных ископаемых брахиопод с кальцитовой раковиной, и их онтогенез, по-видимому, был сходен с онтогенезом современных теребратулид. Их раковинки также двухслойные, первичносформированной раковине отвечает примакущечный участок шириной до 200 мкм, сложенный гранулярным кальцитом; остальная раковина сложена ювенильными фибрами (табл. I, фиг. 1, 2). Однако, в отличие от микрогранулярного первичного слоя на взрослой раковине, этот кальцит нельзя назвать скрытокристаллическим. Крупные, изометричные зерна (табл. I, фиг. 4) появились, вероятно, в результате диагенеза, тогда как округлые зерна диаметром 2–3 мкм (табл. I, фиг. 3) представляют, скорее всего, оригинальную микроструктуру первичносформированной раковины. Аналогичная микроструктура первичной

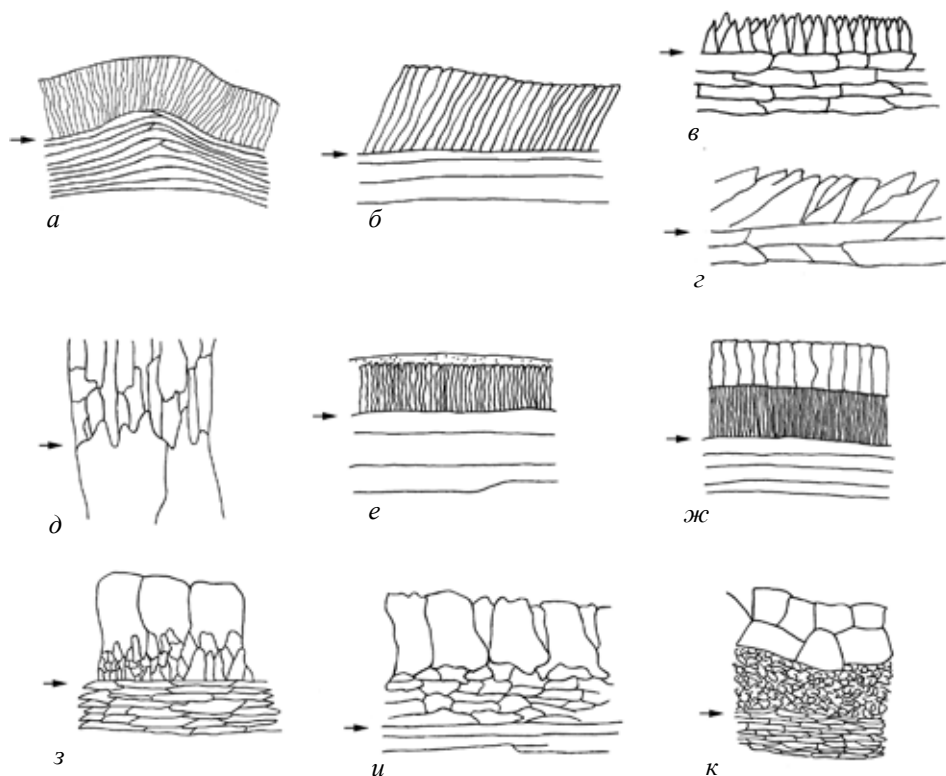


Рис. 2. Схема строения первичного слоя: 1а – у спириферид *Cyrtospirifer disjunctus* (Sow.); 1б – у агиририд *Composita ambigua* (Sow.); 1в – у атрипид *Spinatrypa (Isospinatrypa) aspera araxica* Komarov; 1г – у современных теребратулид *Griphus vitreus* (Born); 1д – у куторгинид *Kutorgina cf. paucicornata* Lermontova; 1е – у ринхонеллид *Sulcirhynchia beriasensis* (Lobacheva); 1ж – у ринхонеллид *Belbekella airgulensis* Moisseev; 1з – у атрипид *Punctatrypa (Punctatrypa) olgae* Nalivkin; 1и – у ортотетид *Oxoplecia gouldi* Ulrich, Cooper; 1к – у ринхонеллид *Septaliphoria guerassimovi* Moisseev; стрелкой отмечена граница между первичным (сверху) и вторичным (снизу) слоями.

раковины известна и для строфоменид (Bassett et al., 2008). Размер гранул на взрослой раковине, вероятно, не должен превышать 100 нм; более крупные зерна следует считать или результатом диагенеза, или же сохранившимся способом упаковки.

Обычно (за исключением тецидеид) мощность микрогранулярного слоя невелика (несколько десятков микрон), и он выглядит как корка на поверхности структурированного вторичного слоя (табл. I, фиг. 6).

**Мелкокристаллический (игольчатый, столбчатый, призматический) первичный слой** выглядит структурированным по сравнению с микрогранулярным. Слой может быть сложен из кристаллитов, ориентированных перпендикулярно (рис. 2,а) или под небольшим углом по отно-

шению к поверхности вторичного слоя (рис. 2б). Толщина продолговатых структурных элементов, слагающих первичный слой, может варьировать и становиться примерно равной их высоте. Кристаллиты могут быть игольчатыми, столбчатыми или же призматическими высотой 5–20 мкм и толщиной до 25 мкм. Призматические кристаллиты могут быть расположены одним слоем (рис. 2,з, и) или же двумя плотно соприкасающимися подслоями (рис. 2,к). Кроме того, кристаллиты первичного слоя могут иметь заостренные верхушки (рис. 2,в), или же иметь треугольные очертания (рис. 2,е). Причем треугольные элементы, по-видимому, не образовались в результате диагенеза, а являются оригинальной структурой, так как известны и на современном материале (Gaspard, 1991). В отличие от третичного призматического слоя, фибры вторичного слоя не являются продолжением игольчатых кристаллов и четко от них отделены.

Из наиболее древних брахиопод подтипа *Rhynchonelliformea* сохранившийся первичный слой из удлинённых кристаллитов встречен у кембрийских куторгинид, у которых он имеет мощность до 90 мкм и сложен кристаллитами длиной до 10–15 мкм и диаметром 4–6 мкм; поперечные сечения кристаллитов четырех-, пяти-, шестиугольные, или изометричные. Вторичный слой при этом также призматический, стержневидные кристаллиты переходят из одного слоя в другой, и граница между обоими слоями отмечена только достаточно резким увеличением толщины кристаллитов – диаметр кристаллитов вторичного слоя 10–15 мкм (рис. 2,е; Ушатинская, Малаховская, 2006). Поскольку все элементы обоих слоев ориентированы перпендикулярно поверхности раковины и плавно переходят друг в друга (ориентировка фибр параллельно поверхности раковины является следствием описанного выше способа наращивания раковинного вещества), то можно предположить, что и секреторный режим мантии куторгинид отличался от такового всех остальных ринхонеллят (Малаховская, 2008).

Хорошо выражен мелкокристаллический слой у девонских атрипид. Его толщина варьирует от 10 до 60 мкм, иногда до 130 мкм и неизменна в пределах одного вида и одной раковины. Кристаллиты, слагающие мелкокристаллический слой, могут быть игольчатыми, удлинённо-овальными, субкубическими с длиной 6.1–34 мкм и шириной 0.8–11.5 мкм. Их ширина может быть одинаковой по всей длине, они могут иметь заостренные верхушки (при длине 10–18, ширина меняется от 3.8 до 7.6 мкм), или же они равномерно расширяются к нижней части и могут иметь треугольные очертания (Комаров, 1997). Сходный первичный слой известен для теребратулид (Смирнова и др., 1983).

**Комбинированный первичный слой.** Часто первичный слой ископаемых брахиопод представляет собой комбинацию гранулярного и кристаллического подслоев, причем кристаллический подслой может быть как наружным, так и внутренним (рис. 2,д). У современных брахиопод первичный слой,

состоящий из двух подслоев, неизвестен. Однако его формирование нельзя объяснять диагенетическими процессами, так как, например, из тех же местонахождений, откуда были получены экземпляры спириферин с двуслойным первичным слоем, были получены и теребратулиды, заключенные в такую же породу и имеющие аналогичные фибры во втором слое. Их первичный слой неперекристаллизованный, микрогранулярный. Следовательно, двусоставность первичного слоя спириферин оригинальна (Mackinnon, 1974).

Хорошо изучено строение первичного слоя у раннемеловых ринхонеллид, у которых он отличается значительным разнообразием. Есть формы с однослойным первичным слоем из мелкокристаллического кальцита (*Septaliphoria semenovi* Moisseev; Смирнова, 1984, табл. V, фиг. 2). У *Burrirhynchia polygona* (d'Orbigny) он состоит из двух подслоев: верхний плотный микрогранулярный подслоем толщиной 4–5 мкм, покрывающий в виде сплошной корки поверхность обеих створок, и нижний игольчатый подслоем из тонких кристаллов, плотно прилегающих друг к другу и перпендикулярных к поверхности створки (табл. I, фиг. 6, 8). Высота кристаллов 12–15 мкм, толщина 1.5–2.5 мкм. Сходный первичный слой развит у *Sulcirhynchia renauxiana* (Smirnova, 2012) и *Sulcirhynchia berriasensis* (Lobacheva) (табл. I, фиг. 7). [Аналогичное строение имеет первичный слой девонских и юрских спириферид (табл. I, фиг. 9; рис. 2,а; Mackinnon, 1974; Oleneva, 2013)]. У *Cyclothyris dagestanica* Smirnova нижний подслоем менее плотный, чем верхний, состоит из кристаллов неправильной формы размерами 4–5 мкм. Поверхность нижнего подслоема при отсутствии верхнего подслоема имеет чешуйчатый рельеф, где чешуйками являются концы кристаллов с заостренными треугольными очертаниями шириной 2–4 мкм (Smirnova, 2012). *Belbekella airgulensis* Moisseev имеет первичный слой, состоящий из двух мелкокристаллических подслоев, причем верхний подслоем состоит из более крупных столбчатых кристаллов, а нижний представлен игольчатыми кристаллитами (табл. I, фиг. 10; рис. 2,ж).

Д. МакКиннон, изучивший комбинированный первичный слой у лиасовой *Spiriferina walcotti* (Sowerby) описывает два подслоема: наружный микрогранулярный и внутренний мелкокристаллический, состоящий из вертикальных кристаллитов длиной около 10 мкм. Он отмечает, что кристаллиты наклонены к заднему краю, но перпендикулярны наблюдаемой изотопической границе первичного и вторичного слоев (Mackinnon, 1974). Дж. Армстронг (Armstrong, 1968) предположил, что образование кристаллитов связано с образованием органических мембран, а наличие микрогранулярного подслоема связано с переходной фазой между секрецией периостракума и образованием более структурированных кристаллитов. Двуслойность первичного слоя он объясняет так: сначала зерна кальцита, откладываемые на внутреннюю поверхность периостракума, были разделены сетью тончайших мембран, протягивающихся от периостракума

вовнутрь и производившихся одновременно с кристаллитами клетками эпителия. После того, как был отложен достаточно мощный прослой микрогранулярного кальцита, клетки начинали секретировать меньше органики, и множество мембран отделялись от эпителиальных клеток. Секреция продолжалась, но теперь кристаллиты начинали сливаться, и второй прослой начинал выглядеть более структурированным. Начиная с определенного момента вся секреция органики оказывалась сосредоточенной в выпуклом секторе плазмалеммы, и начиналась секреция фибр вторичного слоя. Эта интерпретация позволяет объяснить формирование первичного слоя, у которого верхний подслой состоит из более мелких компонентов, однако остается неясным, как формировались такие разновидности первичного слоя, у которого верхний подслой представлен призматическими или столбчатыми элементами, значительно более толстыми, чем структурные элементы нижнего подслоя (рис. 2, ж–к).

Другой тип комбинированного первичного слоя состоит из верхнего подслоя из крупных призматических или изометричных кристаллов, подстилающихся гранулярным слоем. Он известен у ринхонеллид *Septaliphoria guerassimovi* (рис. 2, к), у которых верхний подслой состоит из двух рядов крупных кристаллитов, подстилающихся микрогранулярным подслоем (Смирнова, 1984, 2010). У атрипид *Punctatrypa (Punctatrypa) olgae* (Nalivkin) первичный слой состоит из двух подслоев: внешнего, сложенного одним рядом призматических кристаллитов (размер 10–25 мкм), и внутреннего гранулярного (5–18.3 мкм), состоящего из мелких изометричных элементов, без отчетливой ориентировки (рис. 2, з). Гранулы нижнего подслоя не мелкие и, скорее, напоминают изометричные зерна. Переход между слоями постепенный, их суммарная мощность 55–60 мкм (Комаров, 1991). Сходное строение имеет первичный слой ортотетид *Oxoplecia gouldi* Ulrich, Cooper, однако у них граница между подслоями первичного слоя более резкая (табл. I, фиг. 11; рис. 2, и; Wright, 1970).

Во всех этих случаях граница между первичным и вторичным слоями резкая. Однако в некоторых случаях [напр., *Belbekella adducta* (Смирнова, 1984, табл. VII, фиг. 2)], вторичный слой сложен призмами. Отличать первичный призматический слой от вторичного призматического слоя следует, вероятно, по типу границы: призмы вторичного слоя могут плавно переходить в фибры третичного слоя. [Вопрос о том, что вторичный слой может быть призматическим, а третичный – фиброзным, и что, следовательно, термин «вторичный» не является синонимом термина «фиброзный», был подробно рассмотрен Т.Н. Смирновой (Smirnova, 2012)].

Первичный слой миоценовых теребратулид *Megathyris detruncata* (Gmelin, 1788) имеет разную структуру на разных створках: на спинной створке он сложен игольчатым кальцитом, расположенным перпендикулярно или наклонно к границе с фиброзным, а на брюшной створке –

нечетко перпендикулярным, неравномерно-зернистым кальцитом (Смирнова и др., 1983).

Наибольшее развитие первичный слой получил у современных тецидеид, у которых стенка раковины сложена почти целиком из первичного слоя. Эволюция микроструктуры раковины тецидеид происходила в сторону редукции вторичного фиброзного слоя (Смирнова, 1980). В позднем триасе и юре их раковина, как и раковины многих других брахиопод, состояла из двух слоев: первичного микрокристаллического и вторичного фиброзного. Затем в раннем мелу произошла редукция фиброзного слоя сначала в спинной створке, а затем и в брюшной; в настоящее время фиброзный слой приурочен только к элементам внутреннего скелета (зубы и приямочные гребни). Таким образом, у современных тецидеид стенка раковины сложена почти целиком из первичного слоя, представленного двумя подслоями: наружным игольчатым и внутренним гранулярным. Кристаллиты игольчатого слоя имеют 2.5–4 мкм в толщину и 15 мкм в длину. По структуре раковины тецидеидные брахиоподы являются высокоспецифичной группой, и описание особенностей строения их стенки раковины не входит в задачу настоящей статьи.

Двуслойный первичный слой может неоднократно обнаруживаться в одних отрядах и отсутствовать в других. Так, например, у атиридид не обнаружено двуслойного первичного слоя. Исследованные экземпляры имеют либо микрогранулярный, либо игольчатый первичный слой, кристаллиты которого наклонены под небольшим углом к границе с фиброзным слоем (рис. 1,б). Мощность первичного слоя может быть до 85 мкм (Грунт, 1982).

**Ламинарный первичный слой** получил наименьшее распространение и изучен хуже всего. По-видимому, в пределах подтипа Rhynchonelliformea он характеризует только отдельных строфоменат. В результате обследования сорока родов строфоменид было предположено, что их первичный слой сложен такими же фибрами, что и вторичный, а отличие между ними заключается лишь в том, что во вторичном слое содержатся талеолы. Подобный первичный слой был описан Уильямсом для *Vimuria* (Williams, Rowell, 1965; Williams, 1970). Однако на нашем материале по строфоменидам ламинарного первичного слоя обнаружено не было; впервые были обнаружены фрагменты игольчатого первичного слоя у ордовикских строфоменид (*Bilobia*), у которых он маломощный и сложен кристаллитами длиной около 5 и толщиной 1–1.5 мкм; также наблюдался микрогранулярный слой у *Biseptata briani* Madison (табл. I, фиг. 5). Кроме того, у строфоменид известен гранулярный первичный слой на участке, отвечающем первично сформированной раковине (Bassett et al., 2008), что также наблюдалось на нашем материале. У биллингселлид (предковая группа для строфоменид) первичный слой состоит из кристаллитов длиной до 10 мкм и толщиной 1–2 мкм (Williams, 1970).

Автор приносит искреннюю благодарность Т.Н. Смирновой за ценные консультации и предоставленные фотоматериалы.



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С. 1974. Об уровнях структуры скелетной ткани и терминологии структуры скелета моллюсков // Палеонтол. журн. № 3. С. 125–130.
- Грунт Т.А. 1982. Микроструктура раковины брахиопод отряда Athyridida // Палеонтол. журн. № 4. С. 21–35.
- Комаров В.Н. 1991. Об особенностях микроструктуры стенки раковины Punctatúra olgae Nalivkin (Atrypida, Brachiopoda) // ДАН. Т. 321. № 5. С. 1091–1094.
- Комаров В.Н. 1997. Девонские атрипиды Закавказья. М.: Наука. 200 с.
- Малаховская Я.Е. 2008. Микроструктура стенки раковины рода Kutorgina Billings (Brachiopoda, Kutorginida) // Палеонтол. журн. № 5. С. 27–36.
- Смирнова Т.Н. 1980. Микроструктура раковины раннемеловых Bosquetella (Brachiopoda) и ее значение для систематики // Палеонтол. журн. № 3. С. 43–51.
- Смирнова Т.Н. 1984. Раннемеловые брахиоподы. М.: Наука. 200 с.
- Смирнова Т.Н., Чэнь Синьюй. 2010. Структура раковины раннемеловых (берриасбарремских) ринхонеллид Дагестана // Палеонтол. журн. № 4. С. 35–37.
- Смирнова Т.Н., Зезина О.Н., Попель-Барчик Э. 1983. О структуре раковины, морфогенезе и распространении мегатириид (брахиоподы) // Палеонтол. журн. № 2. С. 45–53.
- Ушатинская Г.Т., Малаховская Я.Е. 2006. Первые брахиоподы с карбонатным скелетом: появление, расселение, строение стенки раковины / Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: ПИН РАН. С. 177–192.
- Armstrong J.D. 1968. Microstructure of the shell of a Permian spiriferid brachiopod // Austr. j. earth sci. V. 15. Iss 2. P. 183–188.
- Bassett M.G., Popov L.E., Egerquist E. 2008. Early ontogeny of some Ordovician–Silurian strophomenate brachiopods: significance for interpreting evolutionary relationships within early Rhynchonelliformea // Fossils and Strata. № 54. P. 13–20.
- Cusack M., Dauphin Y., Chung P. et al. 2008. Multiscale structure of calcite fibres of the shell of the brachiopod Terebratulina retusa // J. structur. biol. V. 164. № 1. P. 96–100.
- Cusack M., Chung P., Dauphin Y., Pérez-Huerta A. 2010. Brachiopod primary layer crystallography and nanostructure // Spec. pap. palaeontol. V. 84. P. 99–105.
- Cusack M., Williams A. 2001. Evolutionary and diagenetic changes in the chemicо-structure of the shell of cranioid brachiopods // Palaeontology. V. 44. Pt 5. P. 875–903.
- Gaspard D. 1991. Growth stages in articulate brachiopod shells and their relation to biomineralization // Brachiopods through time. Proc. 2 intern. brach. Congr., Univ. Otago. Balkema. P. 167–174.
- Mackinnon D.I. 1974. The shell structure of spiriferide Brachiopoda // Bull. brit. mus. nat. hist. Geol. V. 25. № 3. P. 187–261.
- Madison A.A. 2009. Structure of the first-formed shell of the Middle Ordovician orthid-like brachiopods from the Leningrad Region // Paleontol. j. V. 43. № 11. P. 1469–1476.
- Oleneva N.V. 2013. Microornamentation and types of punctation in the Devonian spiriferids of the East European Platform // Paleontol. j. V. 47. Iss 1. P. 44–56.

- Pérez-Huerta A., Cusack M., McDonald S. et al.* 2009. Brachiopod punctae: A complexity in shell biomineralisation // *Journ. structur. biol.* V. 167. № 1. P. 62–67.
- Pérez-Huerta A., Dauphin Y., Cusack M.* 2013. Biogenic calcite granules – Are brachiopods different? // *Micron.* V. 44. P. 395–403.
- Smirnova T.N.* 2010. Shell microstructure in Mesozoic articulate brachiopods // *Paleontol. j.* V. 44. № 9. P. 1209–1216.
- Smirnova T.N.* 2012. Early Cretaceous Rhynchonellids of Dagestan: System, Morphology, Stratigraphic and Paleobiogeographic Significance // *Paleontol. j.* V. 46. № 11. P. 1197–1296.
- Stricker S.A., Reed C.G.* 1985. The protegulum and juvenile shell of a Recent articulate brachiopod: patterns of growth and chemical composition // *Lethaia.* V. 18. P. 295–303.
- Williams A.* 1966. Growth and structure of the shell of living articulate brachiopods // *Nature.* V. 211. P. 1146–1148.
- Williams A.* 1968. Evolution of the shell structure of articulate brachiopods // *Spec. pap. palaeontol.* № 2. P. 1–55.
- Williams A.* 1970. Origin of laminar-shelled articulate brachiopods // *Lethaia.* V. 3. P. 329–342.
- Williams A.* 1971. Comments on the growth of shell of articulate brachiopods // *Smithson. contrib. paleobiol.* № 3. P. 47–67.
- Williams A.* 1984. Lophophorates // *Biology of the integument.* V. 1. Invertebrates. Berlin. P. 728–745.
- Williams A.* 1997. Shell structure // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H (Revised).* V. 1. Lawrence: Univ. Kansas press. P. 267–295.
- Williams A., Rowell A.J.* 1965. Morphology // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H.* V. 1. Lawrence: Univ. Kansas press. P. H57–H138.
- Wright A.D.* 1970. A note on the shell structure of the triplesiacean brachiopods // *Lethaia.* V. 3. P. 423–426.

## Объяснение таблицы I

Фиг. 1–4. Микроструктура ювенильных раковин ортидовидных брахиопод: (1) экз. ПИН, № 4921/448, целая раковина, вид со стороны спинной створки, первичносформированная раковина из гранулярного кальцита четко отделена от фиброзной брэфической раковины; (2) экз. ПИН, № 4921/499, гранулярный первичный слой на первичносформированной раковине, в левом нижнем углу видны ювенильные фибры; (3) экз. ПИН, № 4921/466, гранулярный кальцит на первичносформированной раковине; (4) экз. ПИН, № 4921/498, слегка перекристаллизованный гранулярный кальцит на первичносформированной раковине; Ленинградская обл., Путиловский карьер; Геккерев Горб, нижняя линза; средний ордовик, волховский горизонт.

Фиг. 5. *Biseptata briani* Madison, экз. ПИН, № 4921/587, микрогранулярный первичный слой, покрывающий коркой фибры вторичного слоя.

Фиг. 6, 8. *Burrirhynchia polygona* (d'Orbigny): (6) экз. ПИН, № 4898/2913, первичный слой, лежащий коркой на вторичном слое; (8) экз. ПИН, № 4898/2914, первичный слой, состоящий из тонкого верхнего гранулярного подслоя и нижнего игольчатого подслоя; Южный Дагестан, р. Цмурчай (по Smirnova, 2012); нижний мел, верхний апт.

Фиг. 7. *Sulcirhynchia berriasensis* (Lobacheva), экз. ПИН, № 4898/41, первичный слой, состоящий из тонкого верхнего гранулярного подслоя и нижнего игольчатого подслоя; Центральный Крым, с Балки; нижний мел, берриас.

Фиг. 9. *Cyrtospirifer disjunctus* (Sowerby); экз. ВНИГНИ, № 2901, изгиб первичного слоя из микрогранулярного и игольчатого подслоев и вторичного слоя на месте струйки; Морсово, скв. Р-1, гл. 458-460 м; верхний девон, верхний фран, семилукский горизонт (по Oleneva, 2013).

Фиг. 10. *Belbekella airgulensis* Moisseev, экз. ПИН, № 4898/4151, первичный слой из двух мелкокристаллических подслоев, верхний подслоем из более крупных столбчатых кристаллов, нижний подслоем игольчатый; Центральный Крым, с Балки; нижний мел, берриас.

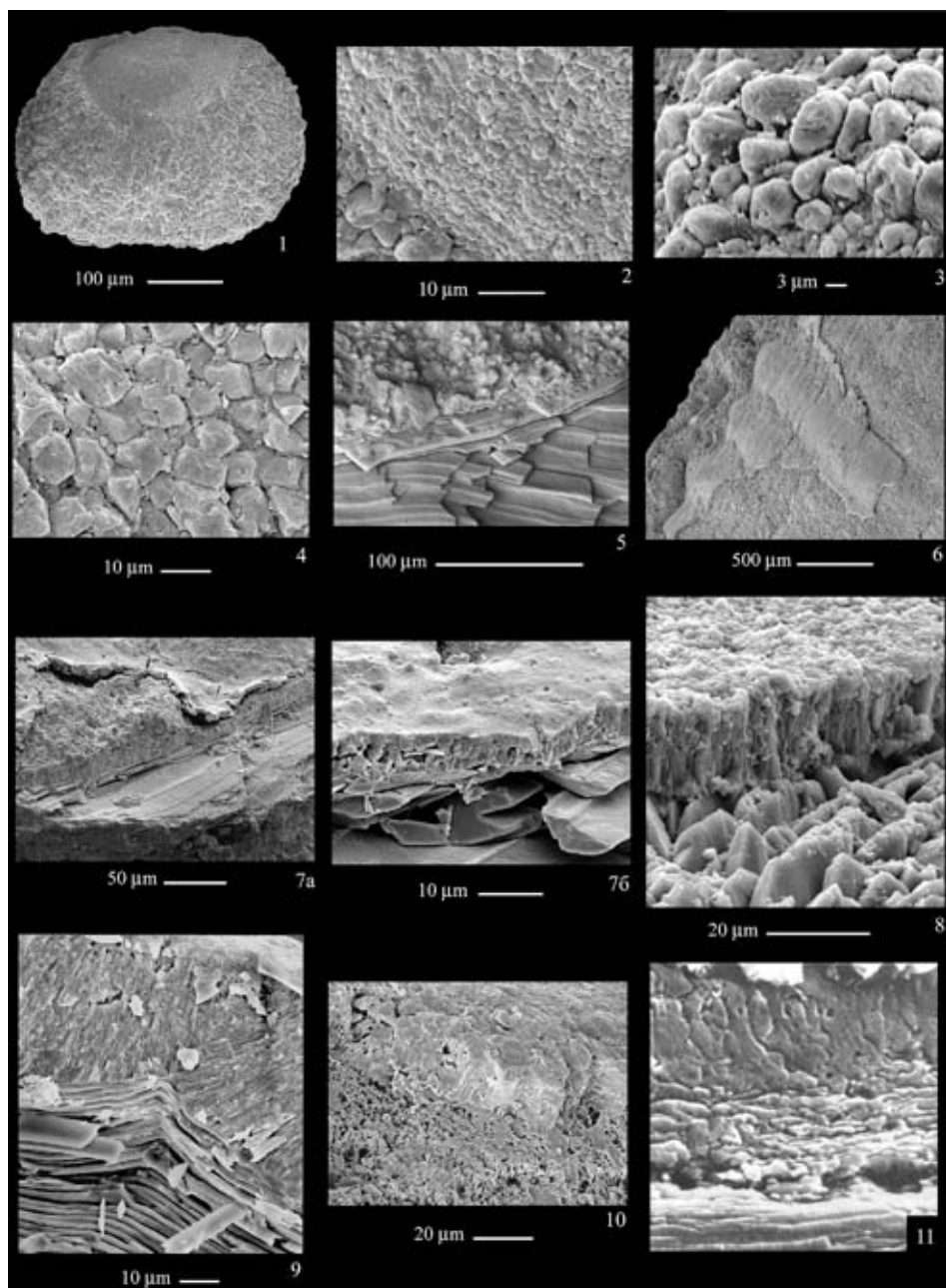
Фиг. 11. *Oxoplectia gouldi* Ulrich, Cooper, первичный слой из верхнего подслоя из призматических кристаллитов, подстилающихся гранулярным слоем, × 2600; Bromide Formation, Spring Creek, Oklahoma (по Wright, 1970).

## PRIMARY SHELL LAYER OF SOME BRACHIOPODS OF THE SUBPHYLUM RHYNCHONELLIFORMEA

A. A. Madison

Main types of the micro- and nanostructure of primary layer of some brachiopods of the subphylum Rhynchonelliformea are described basing on the literary data.

*Key words:* brachiopods, Rhynchonelliformea, microstructure, nanostructure, primary layer.



УДК 564.814:551.732(571.1/5)

## С ЧЕМ МОГЛИ БЫТЬ СВЯЗАНЫ РАЗЛИЧИЯ В МИНЕРАЛЬНОМ СОСТАВЕ РАКОВИН У ДРЕВНИХ БРАХИОПОД

© 2014 Г.Т. Ушатинская

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
[gushat@paleo.ru](mailto:gushat@paleo.ru)

Тип Brachiopoda отделился от общего ствола многоклеточных животных гораздо раньше начала кембрия и прошел долгий путь эволюции еще до появления у его раннекембрийских представителей минерального скелета. В докембрии брахиоподы, вероятно, разделились на две линии, которые различались по характеру потребляемой пищи, что определило различия в составе пищеварительных ферментов. В венде происходил рост концентрации кислорода в морской воде, это стимулировало ускорение радиации животных, а сложившиеся палеогеографическая и палеоэкологическая обстановки к началу кембрия, химизм морской воды и господствующие температуры благоприятствовали строительству у многих из них минерального скелета. Появление в это время у двух разных линий брахиопод (Linguliformea и Rhynchonelliformea) раковин – у первой из фосфата кальция, а у второй карбонатных, скорее всего, объясняется их биохимическими различиями и связанными с ними пищевыми предпочтениями.

Брахиоподы являются чуть ли не единственным типом животных, в состав которого входят организмы как с карбонатной, так и с фосфатной раковиной. Возможно, другой подобной группой являются остракоды, к которым предположительно относят фосфатокопин, тоже имеющих покровы из фосфата кальция. Самые ранние брахиоподы известны на Сибирской платформе в разрезе Улахан-Сулугур на р. Алдан (рис. 1). На табл. I, фиг. 1, 2 показаны брюшная и спинная створки рода *Aldanotreta*, обладавшего фосфатной раковиной и относящегося к классу Linguliformea, вероятно,

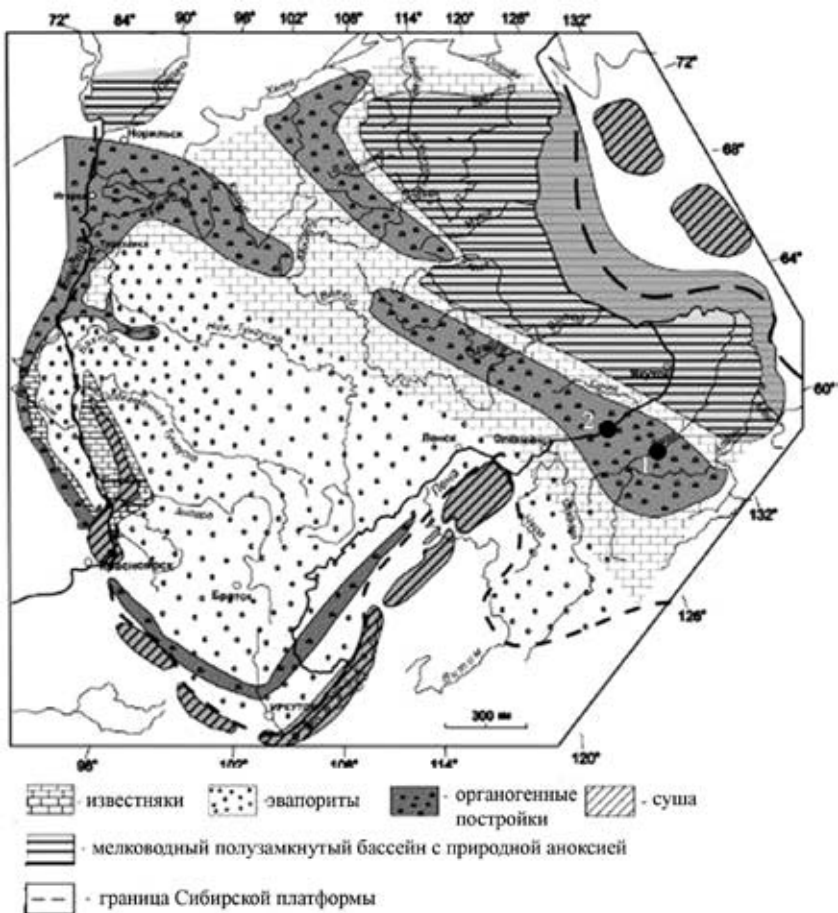


Рис. 1. Палеогеография Сибирской платформы в раннем кембрии (из: Лучинина и др., 2013): 1 – разрез Улахан-Сулугур на р. Алдан; 2 – разрезы Жури́нский мыс (на правом берегу) и Ой-Муран (на левом берегу) среднего течения р. Лены.

из отряда Paterinida, которые обнаружены в 20 см и в 70 см выше подошвы пестроцветной свиты, в нижней зоне томмотского яруса – *sunnaginicus*. Более древних брахиопод пока нигде в мире не известно. Так что Сибирская платформа, скорее всего, является их родиной. Первые брахиоподы с карбонатной раковиной (из семейства Nisusiidae, класс Rhynchonelliformea) обнаружены в том же разрезе, но уже в 30 м выше основания пестроцветной свиты в верхней части томмотского яруса в зоне *regularis* (табл. I, фиг. 3). В верхней части томмотского и почти на всем протяжении атдабанского ярусов в среднем течении р. Лены в разрезе Жури́нский мыс встречен еще один род из того же отряда патеринид, близкий к *Aldanotreta* – *Cryptotreta* (табл. I, фиг. 4). Со средней части атдабанского яруса в разрезе Ой-Муран

начинает встречаться род *Obolella* из отряда Obolellida, принадлежащего классу Rhynchonelliformae – брахиоподам с карбонатной раковиной (рис. 1, табл. I, фиг. 5). В Забайкалье, в верхней части атдабанского яруса тоже встречены оболеллиды (роды *Bicia* и *Magnicanalis*), иногда наблюдались их массовые скопления на поверхностях напластования, так называемая «ракушечная мостовая» (табл. I, фиг. 6). В аналогах атдабанского яруса Южного Китая, в лагерштеттах формации Ченджиянг (Chengjiang) известны около 10 родов брахиопод, преимущественно с фосфатной раковиной (Zhang et al., 2008). То есть в первой половине раннего кембрия, в томмотском и атдабанском веках брахиоподы становятся достаточно заметной группой фауны в морских сообществах, насчитывая в своем составе около 15 родов, принадлежавших двум классам – Linguliformea и Rhynchonelliformea.

Оба класса живут и в современных морях. Оба они (как живущие сейчас, так и раннекембрийские), хотя и имеют раковины разного состава, состоят из двух двусторонне-симметричных створок – брюшной и спинной. Судя по отпечаткам внутреннего строения, мягкое тело у них и сейчас, и в кембрии располагалось в задней части раковины, внутри створки были выстланы мантией, внешний слой которой секретировал раковину, у всех имелся фильтрующий орган – лофофор, все они были сидячими животными, прикреплявшимися ко дну ножкой и, как и сейчас, по всей видимости, сестонофагами. Но имеются существенные различия между классами, помимо состава раковины. Карбонатные ринхонеллиформеа (ранее их называли Articulata) для жесткого сочленения створок в брюшной створке имеют зубы или заменяющие их выступы, а в спинной – зубные ямки или бороздки, у многих из них есть карбонатные поддержки для лофофора. У фосфатных Linguliformea жесткое сочленение отсутствует, створки соединены сложной системой мускулов, поддержек у лофофора нет ни у кого (Основы палеонтологии, 1960).

Работы по эмбриологии брахиопод, осуществленные еще в XIX в. А.О. Ковалевским, а позже N. Yatsu (1902), S. Chuang (1968, 1977), В.В. Маляховым (1983), С. Nielsen (1991) показали, что оба класса брахиопод (и третий – Craniaformea, первые представители которого известны из ордовика) характеризуются примитивным недетерминированным радиальным дроблением яйца, из-за чего, главным образом, они и считались ближе стоящими ко вторичноротым, чем большинство остальных беспозвоночных (Иванова-Казас, 1995). Но уже после дробления яйца постэмбриональное развитие у классов различается. У лингулиформей отсутствует головная лопасть, очень рано появляется органическая раковина, органом движения служит лофофор. Собственно, это не личинка, а планктотрофная молодая брахиоподка. То есть у них превращение во взрослое животное происходит без метаморфоза, а значит, по определению, личиночная стадия у них отсутствует. Животное может находиться в толще воды до месяца, плавая

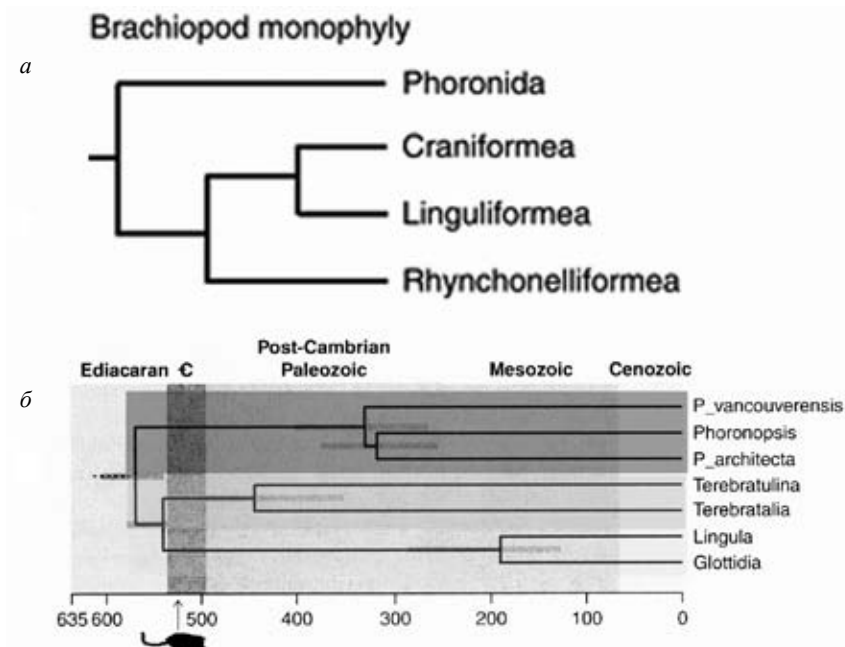


Рис. 2. *a* – предполагаемое соотношение трех классов брахиопод и форонид (из Sperling et al., 2011); *b* – предполагаемое время расхождения брахиопод и форонид, подсчитанное с использованием «молекулярных часов»; стрелка указывает время массового появления скелетных организмов (по: Sperling et al., 2011).

с помощью лофофора. Ножка закладывается на поздних этапах развития при оседании на дно и является выростом вентральной лопасти мантии. У ринхонеллиформей личинка лецитотрофная, и это именно личинка, она называется умбеллярия. У нее выделяется головная лопасть, средний, мантийный отдел с щетинками-сета и задний отдел, который при оседании на дно превращается в ножку. Она плавает в толще воды 1–2 дня, движение осуществляется с помощью ресничек, покрывающих наружный эпителий, который при метаморфозе оказывается внутри. Головная лопасть атрофируется (Williams et al., 1997). Скорее всего, так было и в кембрии.

В связи с такими различиями возникает вопрос, когда же разошлись эти линии брахиопод, если почти с самого начала кембрия основные черты у каждого класса уже определились. То есть вполне можно сказать, что в начале кембрия брахиоподы, как, впрочем, и остальные скелетные организмы, *не появились, а получили возможность быть обнаруженными*, благодаря возникновению минерального скелета.

Ответ на этот вопрос пытаются дать молекулярно-филогенетические исследования (Cohen, 2000; Sperling et al., 2011). По их данным получается, что внутри брахиопод все три выделяемые сейчас класса (Linguliformea, Craniiformea, Rhynchonelliformea), скорее всего, монофилетичны (рис. 2,*a*).



Наиболее близкой к ним сестринской группой являются Phoronida, червеподобные зарывающиеся животные, обладающие лофофором. Надо сказать, что в Основах палеонтологии 1960 г. том Брахиоподы сопровождается кратким приложением на двух страницах с характеристикой форонид, которую написал Р.Ф. Геккер. Ископаемых форонид не известно. То есть это заключение о родстве форонид и брахиопод на основании молекулярно-филогенетических исследований – не открытие, а подтверждение предыдущих морфо-функциональных исследований.

Для того чтобы понять, когда же произошло отделение брахиопод от форонид и разделение первых на классы, Сперлинг с соавторами (Sperling et al., 2011) привлекли концепцию «молекулярных часов». Она основывается на том, что генетические различия (расстояния) между двумя видами должны быть приблизительно пропорциональны времени, когда они разошлись от их последнего общего предка. То есть по молекулярным часам пытаются рассчитать время дивергенции организмов независимым путем. Конечно, эти подсчеты очень и очень приблизительны. Но, тем не менее, в ряде случаев эта концепция помогает в построении филогенетических деревьев. Обычно при подсчетах используется кладистический анализ. К сожалению, его данные не всегда находятся в соответствии с тщательным морфо-функциональным анализом. По мнению цитируемых авторов, расхождение брахиопод и форонид произошло около 578 млн. л. н. (рис. 2,б). То есть до кембрийского взрыва, когда были найдены первые брахиоподы с минеральной раковиной (~535 млн. л.), прошло более 40 млн. л. Это достаточно длительное время (равное всему ордовику или 2/3 кайнозоя). За это время, по всей вероятности, у предковых брахиопод появилась мантия (у форонид мантии нет), вероятно, из разных первичных закладок у *Linguliformea* и *Rhynchonelliformea* образовалась ножка (у *Craniiformea* она вообще не появилась), разошлись линии с фосфатным и карбонатным типом секреции, начали складываться различные типы микроструктуры раковины. Весь этот длинный путь эволюции привел к тому, что с начала кембрия брахиоподы сперва в небольшой мере, а с ордовика и в течение большей части палеозоя стали одной из доминирующих групп морского дна.

Но с чем же могли быть связаны столь сильные различия в составе раковины? Напомним, что у *Linguliformea* минеральная часть раковины состоит из фосфата кальция, близкого к минералу франколиту –  $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{F},\text{OH})$ , а у *Rhynchonelliformea* – из кальцита или реже из арагонита –  $\text{CaCO}_3$ . Для строительства известкового скелета, кроме растворенного в воде углекислого газа, требуются ионы  $\text{Ca}^{+2}$ , а для фосфатного скелета, помимо ионов  $\text{Ca}^{+2}$ , необходимы ионы  $\text{PO}_4^{3-}$  или же растворенные в воде органические соединения фосфора. Оба эти элемента – кальций и фосфор, абсолютно необходимы любым организмам в их жизненном цикле, и входили в состав

мягкого тела задолго до появления скелета. Фосфор способствует делению клеток, нормализует обмен веществ, является источником энергии и проч., кальций – регулирует процессы роста и деятельности клеток всех видов тканей, влияет на обмен веществ и проч. Без фосфора и кальция ни одно живое существо бы не выжило.

Представляется важным выяснить, существуют ли различия в обмене веществ брахиопод с фосфатной и с карбонатной раковиной, которые могли бы отразиться на выделении этими группами двух разных минералов в процессе строительства минерального скелета. Оказалось, что современные лингулиформеа и ринхонеллиформеа резко различаются физиологически, что можно понять по характеру потребляемой ими пищи.

По данным С. Чуанга (Chuang, 1959), в желудке и кишечнике *Lingula unguis* – брахиоподы с фосфатной раковиной – содержатся углеводолитические ферменты – *амилаза*, *протеаза* и *липаза*, способные разлагать целлюлозу. Присутствие таких ферментов дает возможность этим животным питаться растительной пищей. Не удивительно, что лингулиды освоили литоральную область и обитают в ее пределах уже на протяжении более 400 млн. л. Напротив, изученные современные представители ринхонеллиформей (с карбонатными раковинами) почти не имели в желудках водорослевых клеток. Такие брахиоподы, содержащиеся в аквариумах, чрезвычайно отрицательно реагируют на введение туда фитопланктона. (McCammon, 1969; Зезина, 1976). Сначала они выводят его из мантийной полости с помощью слизи, что служит крайним способом защиты лофофора, а значит, и пищеварительного тракта, от нежелательных поступлений, а при длительном получении – совсем перестают питаться, захлопывают раковину и гибнут. Питаются же современные карбонатные брахиоподы агрегатами бактериальных клеток или скоплениями органического вещества животного происхождения.

Ч.М. Пан и Н. Ватабе (Pan, Watabe, 1988) исследовали пути поступления кальция и фосфора в фосфатную раковину брахиоподы *Glottidia pyramidata* и установили, что кальций, который участвует в обмене веществ и идет на строительство раковины, попадает туда через лофофор, главным образом, путем диффузии прямо из морской воды. Любопытно, что скорость поступления кальция в раковину *Glottidia* близка той, что тоже поступает из морской воды в кальцитовую раковину двустворки *Argopecten*. Главным же источником фосфора служит пища, а не фосфор, растворенный в морской воде.

Вернемся теперь к самому началу кембрия. Как мы уже выяснили, Сибирская платформа – родина как фосфатных, так и карбонатных брахиопод. На реконструкциях, показывающих расположение материков в раннекембрийское время, в том числе и на той, что приводится в данной работе, Сибирская платформа находилась в приэкваториальных широтах (Буш и др., 2008) (рис. 3). На ее территории в раннекембрийском эпиконтинентальном теплом, мелком море, скорее всего, уже обитало две их предковых

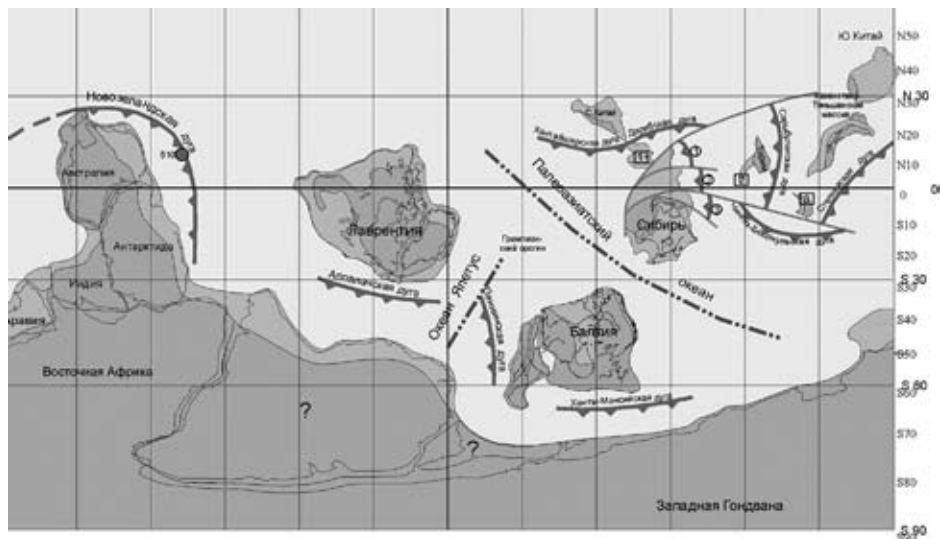


Рис. 3. Глобальная палинспатическая реконструкция на 510+15 ма; цифрами в квадратах обозначены: 1 – Тувино-Монгольский массив, 2 – Цайдам, 3 – Джунгарский массив; цифрами в кружках обозначены: 1 – Западный Саян, 2 – Кузнецкий Алатау, 3 – Салаир (по: Буш и др., 2008).

ветви – одна, в пищеварительном тракте которой имелись углеводолитические ферменты, а другая – без них или с малым их количеством. Первые могли питаться водорослями, а вторые, как бы мы теперь сказали – ели животные белки. В это же время в самом начале томмотского века сравнительно недалеко от Сибирской платформы – в Хубсугульском бассейне Монголии (на рис. 3 он находится в пределах Тувино-Монгольского массива), в районе Каратау в Казахстане (на рис. 3 он находится в пределах Казахстано-Тяньшаньского массива), в Южном Китае накапливались мощные фосфоритовые толщи. Это была одна из самых грандиозных эпох фосфатонакопления на Земле. По данным А.Ю. Розанова (1979), содержание фосфат-иона в раннекембрийском море Сибирской платформы тоже было повышено, хотя здесь нет крупных фосфоритовых местонахождений. А это, конечно, должно было вызвать бурное развитие фитопланктона, да еще к тому же его клетки были переполнены волютиновыми зернами, содержащими полифосфаты. Об этом говорят наши эксперименты с *Microcoleus chthonoplastes* (рис. 4) (Герасименко, Ушатинская, 2002). И вот любителям растительной пищи пришлось искать механизм выведения лишнего фосфора из организма, так как любой даже такой полезный для живых существ продукт как органический фосфат, в большом количестве вреден, иначе говоря, по словам И.С. Барскова, им требовалась *детоксификация*. Судя по преобладанию карбонатно-глинистых осадков в данном регионе и по широкому развитию здесь же археоциат, ионов кальция в окружа-

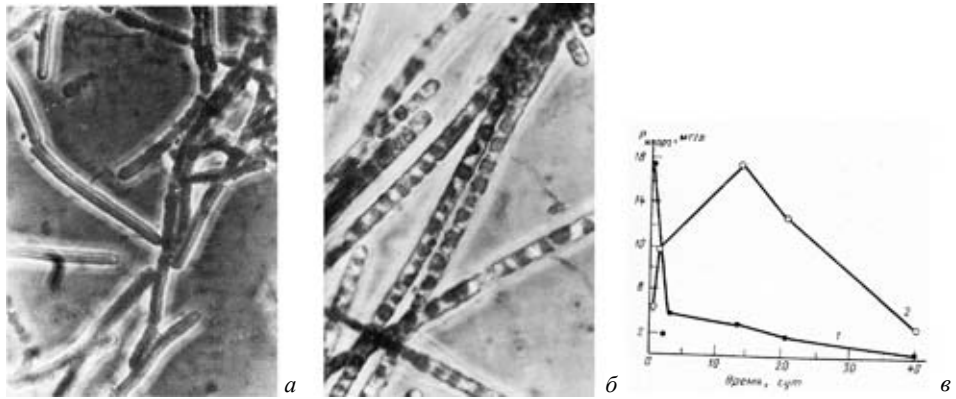


Рис. 4. Современные цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes*: а – трихомы, не содержащие волютиновых гранул; б – трихомы, наполненные волютиновыми гранулами из полифосфата; в – динамика потребления  $P_{\text{неорг.}}$  клетками *M. chthonoplastes* при концентрации фосфора в среде 18 мг/л; 1 – содержание фосфора в среде, 2 – содержание фосфора в клетках (Герасименко, Ушатинская, 2002).

ющей среде тоже было предостаточно. В результате предки брахиопод начали разгружать ионы, содержащие фосфор, поближе к поверхности – в наружный эпителий мантии, где в вакуолях они соединялись с ионами кальция, образуя мельчайшие кристаллиты фосфата кальция и так невольно укрепляя покровные структуры. Вполне возможно, что сначала они откладывали этот фосфат про запас, как волютиновые гранулы у цианобактерий. Но в результате эти укрепленные минеральным веществом покровные структуры стали началом появления у фосфатных брахиопод минерального скелета. Возможно, сначала это были островки отдельных покрытых минеральными бляшками участков, как, например, пластинки *Microdictyon* на поверхности у лобоподий (Chen et al., 1995), а позже эти участки образовали сплошной покров. Собственно, и сейчас фосфатная раковина у лингулиформей состоит наполовину из органики, а наполовину из плотно слившихся тончайших кристаллитов фосфата кальция, погруженных в органический матрикс (рис. 5) (Watabe, Pan, 1984).



Рис. 5. Схема строения слоев, составляющих раковину у *Glottidia pyramidata*: р – первичный органоминеральный слой, m – минеральные слои, состоящие из фосфата кальция, С – органические (хитиновые) слои, заключающие стержни из фосфата кальция (по: Watabe, Pan, 1984).

Появление скелета у первых карбонатных брахиопод, может быть, произошло немного позднее, чем у фосфатных – во второй половине томмотского века. А может быть, мы просто еще не нашли их остатков в самых низах томмота. Вполне возможно, что оно тоже было связано с изменением экологической обстановки. Мы помним, что воды были насыщены как фосфором, так и кальцием. Карбонатные брахиоподы растительность, обогащенную фосфором, в пищу не употребляли, но избыток кальция они могли получать, пропуская с помощью лофофора насыщенную им воду через себя. И, значит, они тоже должны были избавляться от его губительных излишков, которые могли разгружаться в наружный эпителий. Кстати, по сведениям, которые приводит А.В. Марков, ссылаясь на исследования Jackson et al., 2007, уже древнейшие губки, которые считаются последним общим предком всех животных, жившие задолго до кембрийской скелетной революции, обладали ферментами типа *карбоангидразы*, способствующими образованию минеральных скелетов. Бурное развитие фитопланктона вызывает увеличение рН воды, а высокий рН, в свою очередь, инициирует кристаллизацию кальцита, что тоже подтверждено нашими экспериментами (Ushatinskaya et al., 2006). Так что в наружном слое внешнего эпителия излишки кальция, да еще в присутствии ферментов, могли соединиться с ионами  $\text{CO}_3^{-2}$ , которыми были насыщены воды, образуя арагонит или кальцит. Так появилось тонкое минеральное покрытие. А дальше можно предположить, что это новоприобретение оказалось полезным.

В течение раннего кембрия постепенно увеличивалось давление хищников, это связывают как с постепенным увеличением количества кислорода в окружающей среде, так и с увеличением разнообразия экологических обстановок в мелководных морях кембрия. В атдабанское время распространились трилобиты, хищными, вероятно, были и лобоподии. На раковинах раннеботомских брахиопод мы находим многочисленные следы сверления каких-то хищников или паразитов. А когда эти сверлильщики поселялись на мягких без покрытия телах, они, вероятно, приносили гораздо больше вреда. На раковинах кембрийских фосфатных брахиопод есть и залеченные следы от укусов (табл. I, фиг. 7, 8).

Но не только давление хищников могло закрепить приобретение наружной раковины у брахиопод. Например, из атдабана северо-западной Монголии мною был описан брахиоподоподобный организм – *Zhegallina* (Ушатинская, 2004) (рис. 6, *a–e*). Он имел две билатерально-симметричных створки, висцеральная полость занимала заднюю часть раковины, мягкое тело было заключено в мантию, о чем свидетельствуют отпечатки клеток на внутренней поверхности створок. Сзади в одной створке есть пологая выемка, возможно, для прохода ножки, у другой – задний край почти прямой. По форме мягкое тело очень напоминает мягкое тело некоторых палеозойских фосфатных брахиопод (рис. 6, *e, ж*). По периферии его имеется несколько

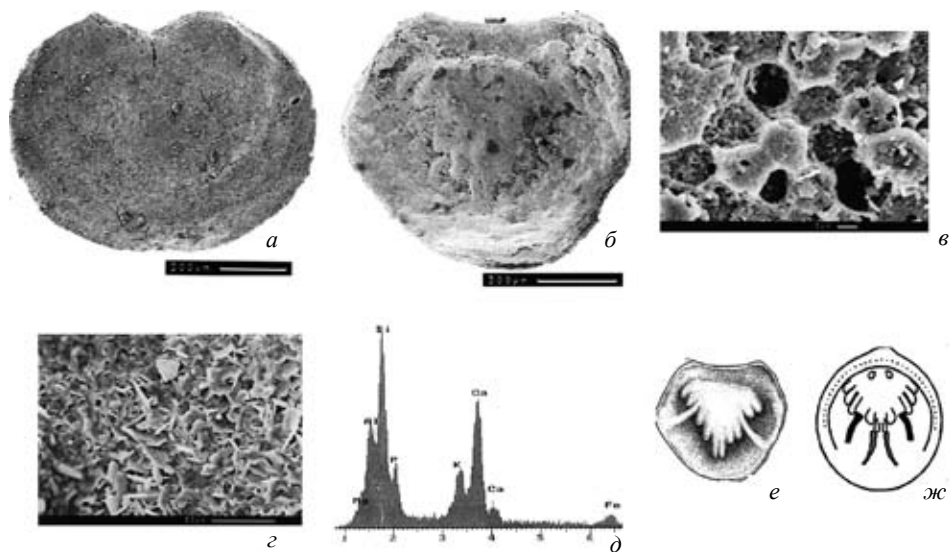


Рис. 6. *Zhegallina antiqua* Ushatinskaya, 2004: *a* – экз. № 3302/5102; брюшная створка, *б* – голотип № 3302/5109; спинная створка изнутри с минерализованным слепком мягкого тела; *в* – экз. № 3302/5112; участок внутренней поверхности спинной створки с хорошо сохранившимися слепками клеток внешнего эпителия мантии; *г* – экз. № 3302/5111; участок наружной поверхности спинной створки с игольчатыми кристаллитами иллита; *д* – энерго-дисперсионный спектр на участке поверхности экз. № 3302/5111; *е, ж* – прорисовки внутреннего строения спинных створок у *е* – *Zhegallina antiqua* и *ж* – *Paterula* (ордовик, по: Williams et al., 1997, fig. 384, 3) (Ушатинская, 2004).

ко пар симметричных овалов, которые, вероятно, принадлежали местам прикрепления мускулов. Но у всех створок отсутствуют обособленные макушки и ареи. По всей вероятности, створки при жизни были органическими, возможно, хитиновыми, после смерти они были замещены глинистым минералом – иллитом (рис. 6,д). То есть животное было бесскелетным, если скелетом считать первично минеральный покров. Представляется, что с органическим составом покровов и было связано отсутствие макушек и арей, которые обычно служат для более прочного закрепления раковин на дне, и могли обособиться как жесткие структуры только у минеральных створок. У раннекембрийских брахиопод с минеральной раковиной эти структуры уже присутствуют. То есть приобретение минеральной раковины помогло их хозяевам решать важные для них проблемы: защита от хищников, укрепление положения на дне, приподнимание переднего края над дном для лучшего улавливания пищи. Кстати, форма, размеры (ширина, длина) арей, размеры внутренних септальных валиков, даже величина отверстия для прохода ножки – все, что является принадлежностью минеральной раковины, у древних лингулиформей очень пластично, меняясь как от вида к виду, так и внутри вида, чего не скажешь о строении васкулярной системы, которое постоянно даже для семейств (Конева, Ушатинская, 2010).

Таким образом, как и многие другие многоклеточные, брахиоподы отделились от общего ствола многоклеточных животных гораздо раньше начала кембрия и прошли долгий путь эволюции еще до появления у них минерального скелета. В докембрии они разделились на две линии, которые различались по характеру потребляемой пищи. В венде происходил рост концентрации кислорода в морской воде, в начале кембрия в приэкваториальной части Земли в пределах теперешней Сибирской платформы сложилась палеогеографическая и экологическая обстановки, включая химизм и господствовавшую температуру морей, которые благоприятствовали приобретению многими животными минерального скелета. В результате брахиоподы научились строить минеральный скелет, но каждая линия – в соответствии со своими биохимическими возможностями.

Автор приносит глубокую благодарность инженеру Лаборатории электронной микроскопии А.В. Кравцеву, оказывавшему постоянную помощь при работе на сканирующем микроскопе.

Работа была поддержана грантом РФФИ (проект № 13-04-00322), Научной школой Президента РФ: НШ 65493.2010.4, и Программой Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буш В.А., Хераскова Т.Н., Самыгин С.Г.* 2008. Заложение и ранние стадии развития Палеоазиатского океана // Тез. докл. на 33 Межд. геол. конгр. Осло. Файл “Materials of 33 IGC International Geological Congress, Oslo, 2008”.
- Воронова Л.Г., Дроздова Н.А., Есакова Н.В.* и др. 1987. Ископаемые нижнего кембрия гор Макензи (Канада). М.: Наука. 88 с.
- Герасименко Л.М., Ушатинская Г.Т.* 2002. Эксперименты по фоссилизации / Бактериальная палеонтология. Ред. А.Ю. Розанов. М.: ПИН РАН. С. 59–65.
- Зезина О.Н.* 1976. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 138с.
- Иванова-Казас О.М.* 1995. Сравнительная эмбриология животных. С.-Петербург: Наука. 565 с.
- Ковалевский А.О.* 1951. Наблюдения над развитием Brachiopoda. Избр. работы. М. С. 267–386.
- Конева С.П., Ушатинская Г.Т.* Новые виды брахиопод отряда Acrotretida из кембрия Центрального Казахстана // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 34–43.
- Лучинина В.А., Коровников И.В., Новожилова И.В., Токарев Д.А.* 2013. Биофации раннего кембрия Сибирской платформы по бентосу (хиолиты, мелкораквинная проблематика, археоциаты, трилобиты и известковые водоросли) // Стратиграфия. Геол. корреляция. Т. 21. № 2. С. 3–21.

- Малахов В.В. 1983. Строение личинок замковой брахиоподы *Cnismatocentrum sakhalinensis parum* // Эволюционная морфология животных. Л.: Наука. С. 147–155. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 109).
- Основы палеонтологии. Мшанки. Брахиоподы. 1960. М.: Изд-во АН СССР. 343 с.
- Розанов А.Ю. 1979. Некоторые проблемы изучения древнейших скелетных организмов // Бюлл. МОИП. Отд. геол. Вып. 3. С. 62–69.
- Ушатинская Г.Т. 2004. Древнейшая брахиопода с органическим покровом из нижнего кембрия Монголии // Палеонтол. журн. № 4. С.10–16.
- Chen Jin-Yuan, Zhou Gui-Qing, Ramsköld L. 1995. The Cambrian Lobopodian Microdiction sinicum // Bull. brit. mus. nat. hist. № 5. P. 1–93.
- Chuang S.H. 1959. The structure and function of the alimentary canal in *Lingula anatine* // Pros. zool. soc. London. V. 132. P. 283–311.
- Chuang S.H. 1968. The larvae of *Discinid* (Inarticulata, Brachiopoda) // Biol. bull. V. 135. № 2. P. 263–272.
- Chuang S.H. 1977. Larval development in *Discinisca* (Inarticulata, Brachiopoda) // Amer. zool. V. 17. P. 39–52.
- Cohen B.L. 2000. Monophyly of brachiopods and phoronids: reconciliation of molecular evidence with Linnaean classification (the subphylum Phoronoformea nov.) // Proc. r. soc. London. B. V. 267. P. 225–231.
- Jackson D.J., Macis L., Reitner J. et al. 2007. Sponge paleogenomics reveals an ancient role for carbonic anhydrase in skeletogenesis // Science. V. 316. P. 1893–1895.
- McCammon H.M. The food of articulate Brachiopods // J. paleontol. 1968. V. 43. № 4. P. 976–985.
- Nielsen Cl. 1991. The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O.F. Muller) and its phylogenetic significance // Acta zool. V. 72?. № 1. P. 7–28.
- Pan C.M., Watabe N. 1988. Update and transport of shell material in *Glottidia piramidata* Stimpson (Brachiopoda: Inarticulata) // J. exp. mar. biol. and ecol. V. 118. P. 257–268.
- Sperling E.A., Pisani D., Peterson K.J. 2011. Molecular paleobiological insights into the origin of the Brachiopoda // Evolution and development. V. 13. № 3. P. 290–303.
- Watabe N., Pan C.M. 1984. Phosphatic shell formation in Atremate brachiopods // Amer. zool. V. 24. P. 977–985.
- Williams A., Brunton C.H.C., Carlson S.J. et al. (45 names). 1997. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H Brachiopoda. Geol. soc. Amer. and Univ. Kansas. Lawrence. V. I. 539 p.
- Yatsu N. 1902. On the development of *Lingula anatine* // J. coll. sci. Tokyo. V. 17. P. 1–112.
- Zhang Z., Robson S.P., Emig Ch., Shu D. 2008. Early Camdrian radiation of brachiopods: A perspective from South China // Sci. direct. Gondwana res. V. 14. P. 241–254.



## Объяснение таблицы I

Фиг. 1. *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 4194/51, брюшная створка; р. Алдан, разрез Улахан-Сулугур, 0.7 м от основания пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *sunnaginicus*.

Фиг. 2. *Aldanotreta sunnaginensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 4194/53, спинная створка; р. Алдан, разрез Улахан-Сулугур, 0.2 м от основания пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *sunnaginicus*.

Фиг. 3. *Nisusia* ? sp., экз. ПИН, № 4194/65, спинная створка; р. Алдан, разрез Улахан-Сулугур, 30 м от основания пестроцветной свиты; нижний кембрий, томмотский ярус, зона *regularis*.

Фиг. 4. *Cryptotreta neguertchenensis* Pelman, 1977, экз. ПИН, № 4194/60; среднее течение р. Лены, Журинский мыс; нижний кембрий, томмотский ярус, пестроцветная свита, зона *lenaicus*.

Фиг. 5. В небольшой нише среди археоциат видна прикрепленная ножкой раковина *Obolella* sp. (указана стрелкой), передний край приоткрыт; экз. ПИН, шлиф 3848/710; среднее течение р. Лены, Ой-Муран; атдабанский ярус, пестроцветная свита.

Фиг. 6. На поверхности напластования видно скопление створок рода *Magnicanalis* sp. (отряд *Obolellida*); Забайкалье, пос. Георгиевка; атдабанский ярус, быстринская свита.

Фиг. 7. *Linnarssonina* cf. *rowelli* Pelman, 1973; GSM, N 90227/260: *a* – спинная створка снаружи со следами сверления, вероятно, паразитов; *b* – след, оставленный на створке сверлильщиком, увеличено; Канада, горы Макензи, Северо-Западные территории; нижний кембрий, верхняя часть зоны *Bonnina-Olenellus* (Воронова и др. 1987).

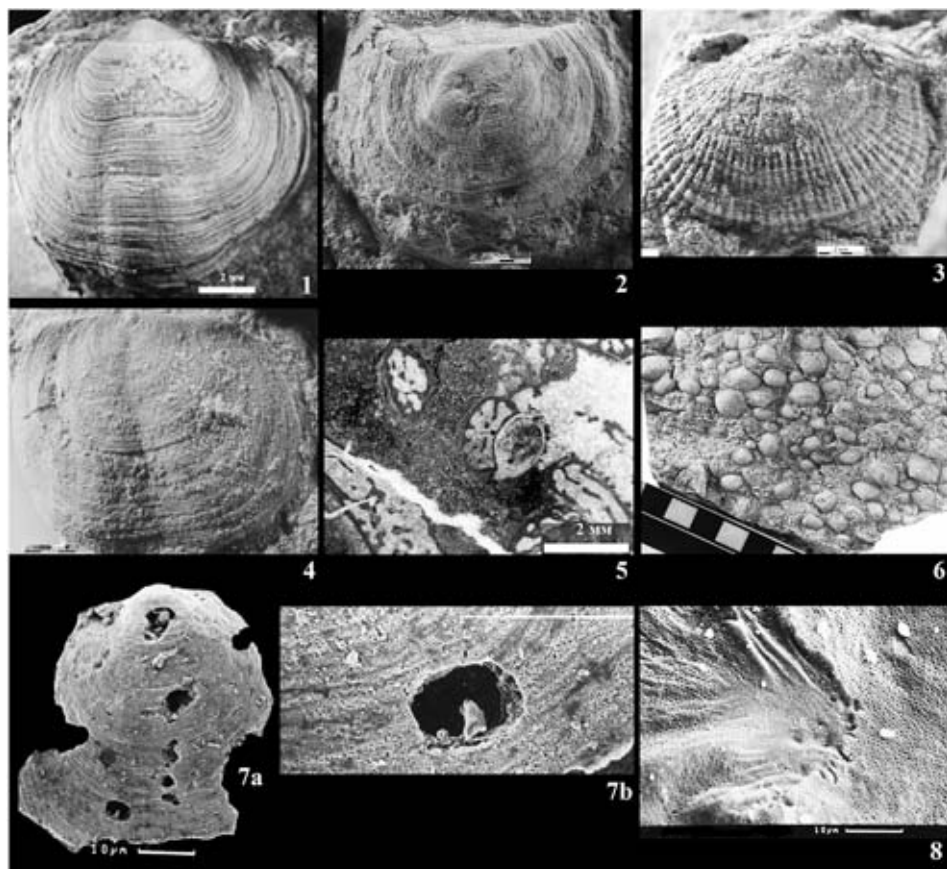
Фиг. 8. *Fossuliella* sp., экз. ПИН, № 4511/120, участок поверхности спинной створки с оставшимся и, вероятно, залеченным при жизни следом от укуса хищника; Сибирская платформа, левый берег р. Мене; верхняя часть среднего кембрия.

## WHAT MIGHT CAUSE THE DIFFERENCES IN COMPOSITION OF VALVES OF THE EARLIEST BRACHIOPODS?

G.T. Ushatinskaya

Phylum *Brachiopoda* evolved from the other *Metazoa* long before the beginning of the Cambrian and had have a long evolution way before the origin of the mineral skeleton in Early Cambrian representatives. According to their food preferences, brachiopods divided into two groups probably in Precambrian that determined the differences in digestive enzyme compositions. The increasing concentration of oxygen in sea water in the Vendian period stimulated the rates of animal radiation as well as paleogeographic and paleoecological conditions, prevalent temperatures and sea water chemistry favored the development of mineral skeletons to the beginning of the Cambrian period. The origin of calcium phosphate and calcium carbonate shells in two different groups of brachiopods *Linguliformea* and *Rhynchonelliformea* respectively – is most likely due to the biochemical differences related to their food preferences.

*Key words:* Cambrian, brachiopods, food, emzymes, sleleton, phosphatic, carbonatic.



## **ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СКЕЛЕТА ИГЛОКОЖИХ**

**А.И. Кокорин, Г.В. Миранцев, С.В. Рожнов**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*  
*korveng@gmail.com, gmirantsev@gmail.com, rozhnov@paleo.ru*

По литературным данным подготовлен обзор современного состояния изученности процессов формирования скелета иглокожих. Описан процесс развития и особенности строения скелета у разных групп иглокожих, приведены морфологические, гистологические и молекулярно-генетические сведения по процессу скелетогенеза, а также современные данные по изучению генно-регуляторных сетей (GRN), управляющих этим процессом. В целом можно говорить о значительной консервативности механизмов скелетогенеза на уровне генов, генно-регуляторных сетей и популяций клеток, задействованных в нем. В то же время механизм формирования скелета иглокожих уникален и не встречается у других таксономических групп.

### **ВВЕДЕНИЕ**

Скелет иглокожих уникален для животного мира. Его строение и структура – одна из самых характерных синапоморфий и часть плана строения типа Echinodermata. Как правило, скелет представлен большим количеством отдельных табличек, или склеритов. У голотурий склериты сильно уменьшены в размерах и почти не играют роли в питании и движении, но у всех остальных иглокожих таблички крупные, хорошо развиты и покрывают все тело животного. Они могут только прилегать друг к другу (тесселятное соединение) или черепицеобразно налегать краями друг на друга (имбрикатное соединение), иногда таблички полностью срастаются между собой, образуя прочный панцирь (как, например, у неправильных морских ежей). Часто скелетные элементы иглокожих соединяются между собой подвижно, посредством связок и мускулов, что позволяет скелету не только выполнять опорную функцию, но и принимать участие в движении и добывании пищи. Вдобавок иглокожие обладают так называемой мутабельной соединительной тканью, которая может по необходимости стано-

виться мягкой или жесткой без мускульных сокращений и, следовательно, почти без затрат энергии. Характер сочленения, тип возможных движений отражается на структуре скелета, поэтому его детальное изучение важно для функционально-морфологических исследований и реконструкции образа жизни ископаемых иглокожих.

Скелет иглокожих хорошо распознается в ископаемом состоянии и обладает следующими характерными особенностями:

1) Химический состав. В отличие от филогенетически близких хордовых, которые для построения скелета используют фосфат кальция  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ , иглокожие обладают скелетом из кальцита  $\text{CaCO}_3$  с высоким процентным содержанием магния (до 15 %; последнее может варьировать в разных таксонах и частях скелета).

2) Кристаллические свойства. Скелетные элементы иглокожих представляют собой монокристаллы и поэтому раскалываются согласно характерной кальцитовой спайности.

3) Строение. Скелет иглокожих пористый, он организован в виде стереома, трехмерной кальцитовой решетки. Это позволяет обеспечить высокую прочность скелетных элементов при низком весе.

4) Происхождение. В отличие от других групп животных, скелет иглокожих формируется в мезодерме, причем иногда его формирование начинается до появления собственно мезодермы.

Среди современных животных скелет с такими свойствами встречается только у иглокожих, и все ископаемые скелетные остатки с такими свойствами также относят обычно к иглокожим. Но у некоторых раннепалеозойских животных, например, у стилофор, такой скелет является единственным признаком, который позволяет их отнести к этому типу. Предположение, что такой скелет мог быть и у животных с признаками хордовых, привело к созданию кальцихордатной теории, разные варианты которой активно развивал английский палеонтолог Р. Джеффрис (Jefferies, 1986). Можно по-разному относиться к убедительности филогенетических и морфологических построений этого автора, но трудно отрицать, что при становлении типов животных признаки их планов строения (в том числе и стереомный скелет) могли комбинироваться в разных сочетаниях. Скелетные элементы иглокожих хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, нередко играя пороодообразующую роль (например, они слагают криноидные известняки). Массовость, хорошая сохранность и богатство морфологии скелетных элементов иглокожих определяют важное значение этой группы для изучения эволюции живого мира, филогенетических построений и некоторых задач эволюционной биологии развития. Хотя большая часть исследований ископаемых иглокожих касается взрослых животных, необходимо понимать механизмы построения их скелета в индивидуальном развитии, механизмы регуляции его развития и генетические факто-

ры, ответственные за образование скелета. Краткому обзору этих вопросов и посвящена данная работа.

Следует отметить, что вопросы молекулярных механизмов и генетической регуляции образования скелета изучены явно недостаточно, несмотря на то, что морские ежи уже больше столетия являются излюбленным модельным объектом для эмбриологов. Те немногие сведения, которыми мы располагаем, почерпнуты в основном из работ по этой группе; сведения о других классах еще более отрывочны.

### ПРОЦЕСС ФОРМИРОВАНИЯ СКЕЛЕТА

Как было указано выше, за формирование скелета у иглокожих отвечают мезодермальные клетки. В зависимости от группы, это либо клетки первичной мезенхимы, так называемые РМС, *primary mesenchyme cells* (у неправильных морских ежей, выселяются на стадии бластулы), либо вторичной мезенхимы (SMC, *secondary mesenchyme cells*) – у всех остальных. Процесс образования скелета можно разделить на следующие стадии:

- формирование синцития;
- образование интрасинцитиальной вакуоли;
- выделение органического матрикса в вакуоль;
- отложение карбоната кальция, формирование спикулы;
- рост спикулы;
- формирование стерома (рис.1).

Процесс образования скелета у иглокожих начинается с объединения нескольких клеток. Амебоидные клетки скелеобразующей мезенхимы (мы подробно остановимся на ее происхождении ниже) образуют выросты, и выросты разных клеток соединяются друг с другом. Тела клеток при этом не сливаются, т.е. клетки участвуют в образовании синцития только псевдоподиями (Gliznitsa, Dautov, 2011).

Затем в области соединенных псевдоподий образуется так называемая интрасинцитиальная вакуоль. Существует две основные точки зрения на природу интрасинцитиального пространства: с одной стороны, это пространство очень похоже на вакуоль и, возможно, ей и является; с другой

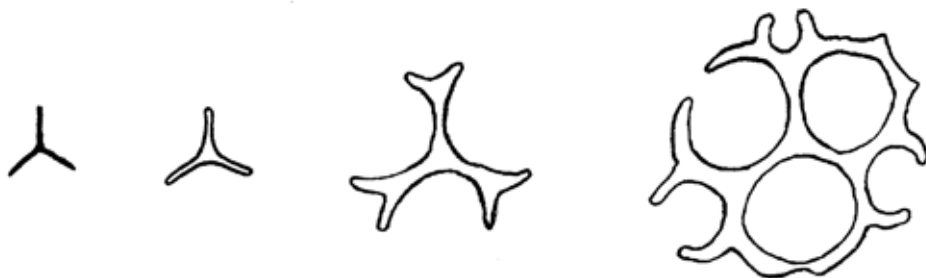


Рис. 1. Формирование решетки стереома из спикулы; по: Федотов, 1951, с изм.

стороны, в ряде работ утверждается, что мембрана вокруг спикулы фактически является наружной клеточной мембраной и, следовательно, топологически спикула находится вне клетки, хотя и обернута плазматическими мембранами нескольких скелетогенных клеток (Gilbert, Wilt, 2011). Стоит отметить, что в любом случае спикула в ходе своего роста сравнительно быстро выходит за пределы клетки, и уже сформированный скелет является внеклеточным, органическое вещество только заполняет поры в стереоме.

После образования вакуоли начинается выделение органического матрикса. Несмотря на

то, что он играет огромную роль в формировании скелета, его структура, функции и состав изучены недостаточно. Известно, что пространственная организация и химический состав матрикса – ключевые параметры, определяющие процесс биоминерализации. В состав органического матрикса входит несколько десятков различных белков (в основном N-гликозилированных), в частности, SM27, SM30, SM50 (Ameye et al., 2001). Большинство из них имеют лектиновый домен С-типа; такие белки широко распространены в природе, как правило, они связывают углеводы в присутствии ионов кальция. Белки органического матрикса формируются в клетках первичной мезенхимы. Исследования показывают, что в клетке все белки, которые имеют отношение к формированию спикулы, находятся либо в аппарате Гольджи, либо в везикулах, которые направляются к интрасинцитиальной вакуоли. В отличие от кальция, белки выделяются в той части вакуоли, которая находится ближе к конкретной клетке, и не транспортируются далеко. Кроме того, скелетообразующие клетки выделяют белки и коллаген в бластоцель, однако по составу они полностью отличны от белков спикулы: коллаген, к примеру, выделяется в бластоцель, но не найден в составе органического матрикса (Wilt et al., 2008). Пространственно органический матрикс организован в несколько концентрических слоев из фибриллярного материала (обычно в три), которые, как правило, окружают сайт кальцификации (Ameye et al., 1998).

После формирования органического матрикса начинается отложение кальцита и собственно формирование спикулы (рис. 2). Непосредствен-

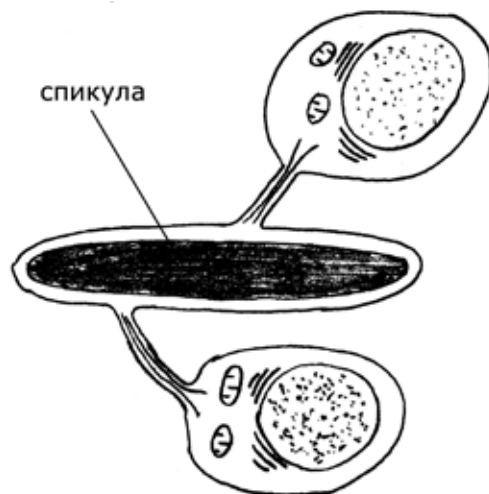


Рис. 2. Формирование спикулы в интрасинцитиальной вакуоли; по: Märkel et al., 1986, схематизировано.

но начало кальцификации запускается сигналом лиганда VEGF (vascular endothelial growth factor, фактор роста эндотелия сосудов, сигнальный белок, у млекопитающих отвечающий за образование сосудов в эмбриональном развитии) и FGF (fibroblast growth factor, фактор роста фибробластов) который продуцируется небольшим числом эктодермальных клеток, пространственно ассоциированных с центрами скелетогенеза (Gilbert, Wilt, 2011). Скелетогенные клетки продуцируют рецепторы VEGF.

Кальций и, по всей видимости, магний, присутствующие в скелете, происходят из морской воды, в которой плавает личинка; исследования указывают на резкое повышение потребления кальция из окружающей воды в ходе гастрюляции и на повышение концентрации кальция в бластоцели перед началом скелетогенеза (Nakano et al., 1963). Введенный в среду радиоактивный изотоп кальций-45 поглощается клетками и выделяется в спикуну, причем это выделение продолжается долгое время после отмывки среды от изотопа, следовательно, внутриклеточное депо кальция (по всей видимости, это гладкий эндоплазматический ретикулум) в РМС способно запасать внушительные его количества (Wilt et al., 2008). В случае, если личинка развивается в воде, обедненной кальцием, вместо нормального скелета развивается масса неорганизованных спикул (Okazaki, 1956) и нарушается формирование самого эмбриона.

Перед началом формирования спикулы в клетках отмечается наличие значительного числа вакуолей, содержащих аморфный карбонат кальция (amorphous calcium carbonate, ACC), нестабильную фазу  $\text{CaCO}_3$ , стабилизированную, однако, белками и присутствием магния. Затем содержимое этих вакуолей начинает выделяться в интрасинцитиальное пространство. В нем ACC сперва откладывается в виде ромбоэдра, из которого затем начинают расти и удлиняться три луча, после чего в определенный момент аморфный карбонат кальция кристаллизуется. Этот процесс регулируется белками органического матрикса (Raz et al., 2003). Вакуоли, содержащие аморфный карбонат кальция, перестают встречаться в клетках после того, как начинается формирование спикулы; вероятно, после этого кальций накапливается в вакуолях, содержащих перенасыщенный раствор солей. Во время роста спикулы в основном нарастают по концам, и немного – в объеме. Интересно, что изолированные микромеры формируют *in vitro* спикулы таким же образом и такими же темпами, как и в интактном эмбрионе (Okazaki, 1975).

Исходя из общих соображений ясно, что скелетообразующие клетки должны иметь очень активные транспортеры кальция с высокой емкостью и низким сродством к нему. Ингибиторы ионных транспортов действительно полностью останавливают рост спикулы, кроме того, ингибиторы металлопротеаз останавливают удлинение спикулы, хотя и не влияют на начальное образование кальцитовых элементов, однако конкретные бел-

ки-переносчики до сих пор не выделены. Заслуживает внимания тот факт, что у млекопитающих металлопротеазы также функционально связаны с VEGF, способствуя прорастанию сосудов в тканях.

### ФОРМИРОВАНИЕ СКЕЛЕТА В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

Развитие скелета у иглокожих изучено преимущественно на представителях подкласса Euechinoidea, у которых оно протекает следующим образом. Непосредственно перед инвагинацией архентерона (первичной кишки) часть эпителиальных клеток (потомки больших микромеров, клеток, расположенных на вегетативном полюсе зародыша) преобразуются в подвижные амeboидные и выселяются из стенки бластулы в бластоцель (рис. 3.4), после чего несколько часов ползают по ней, а также сопровождают архентерон во время его роста. Эти клетки называются первичными мезенхимальными клетками (PMC), в отличие от вторичных мезенхимальных клеток (SMC), которые выселяются из крыши архентерона после его инвагинации (рис. 3.5). PMC позже формируют массив в вегетативной части бластоцеля, после чего соседние клетки соединяются, формируя синцитий, в котором начинается образование спикул. У некоторых видов появление сайтов кальцификации в PMC начинается еще раньше, фактически на стадии бластулы (Wilt, 1999). Сформировавшиеся спикулы выполняют роль личиночного скелета, поддерживая длинные руки эхиноплютеуса, облегчающие его парение в толще воды (морские ежи имеют планктонную личинку).

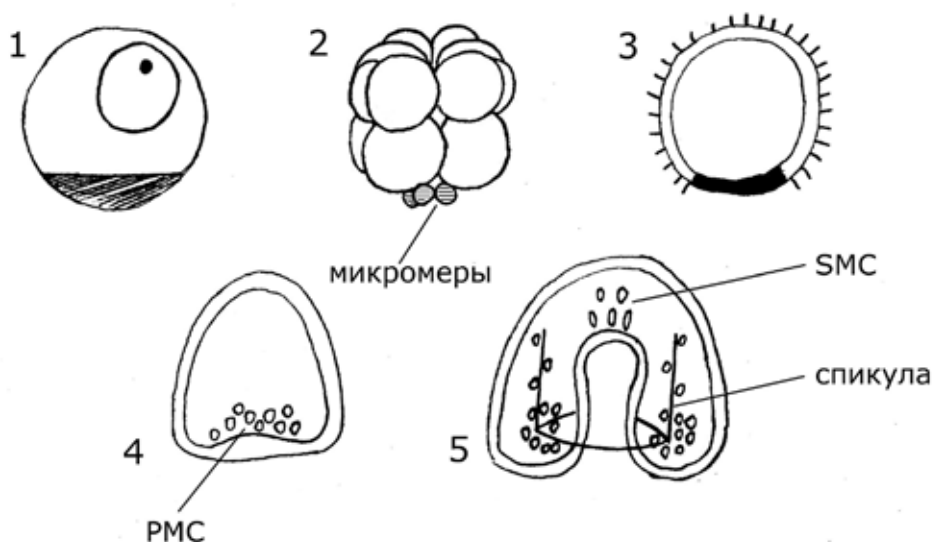


Рис. 3. Раннее эмбриональное развитие неправильного морского ежа: 1 – зигота, 2 – стадия 16 клеток, 3 – бластула (черным отмечены потомки микромеров), 4 – выселение первичных мезенхимальных клеток, 5 – ранняя гастрюла; PMC – первичные мезенхимальные клетки, SMC – вторичные мезенхимальные клетки; по: Gilbert, Wilt, 2011, схематизировано.



На стадии восьмирукого плютеуса личинка начинает метаморфоз, в ходе которого часть ларвальной передней кишки и часть клеток-потомков «малых микромеров» формируют зачаток ювенильной особи. Личиночные же структуры при этом начинают резорбироваться, в конце концов оставляя только ювенильную особь. Дефинитивные скелетные структуры (пластинки панциря, иглы) появляются в зачатке довольно рано, еще до полной резорбции личинки.

Ясно, однако, что эта схема, характерная для эуэхиноидей, не может быть общей не только для всех иглкожих (многие из которых, как морские звезды, голотурии, морские лилии, не имеют личиночного скелета, а офиуры, хотя и имеют последний, лишены микромеров), но и для всех морских ежей. Вторая их современная группа, подкласс *Perischoechinoidea* (представлен четырьмя вымершими и одним современным отрядом *Cidaroida*, он древнее и, по всей видимости, примитивнее, чем *Euechinoidea*), не имеют первичных мезенхимальных клеток (то есть клетки не выселяются в blastocoel до гастрюляции). Таким образом, возник сложный вопрос о соотношении РМС и клеток дефинитивного скелетогенеза и возникновении РМС.

Одна из первых попыток ответить на него была предпринята в 1988 году, когда были получены свидетельства того, что клетки, образующие эмбриональный скелет цидароидного морского ежа *Eucidaris tribuloides*, гомологичны первичным мезенхимальным клеткам эуэхиноидных ежей (Wray, McClay, 1988), с теми отличиями, что *Eucidaris* имеет гораздо меньше скелетообразующих клеток и они формируют иначе устроенный скелет. В 2007 году в опытах по трансплантации (Yajima, 2007) было показано, что в случае пересадки РМС от одного вида другому (виды намеренно отличались по структуре скелета) скелет донорского типа формировался только на стадии четырехрукого плютеуса; в случае же пересадки SMC, то есть вторичных мезенхимальных клеток, донорский скелет формировался на стадии шести-, восьмирукого плютеуса и частично переходил в дефинитивный скелет. Таким образом, было показано, что клетки первичной мезенхимы участвуют в образовании скелета только на очень ранних стадиях, не позднее четырехрукого плютеуса, а дефинитивный скелет, по всей видимости, формируется клетками вторичной мезенхимы (и, возможно, какими-то еще). По крайней мере часть молекул, специфических для РМС и принимающих участие в скелетогенезе, в частности, антигены P4, mspl30 и ряд белков органического матрикса спиккулы, экспрессируются и в дефинитивных скелетообразующих клетках (Yajima, Kiyomoto, 2006), следовательно, по крайней мере часть механизмов скелетообразования универсальна для всего жизненного цикла морских ежей. Неясным однако, остается, являются ли клетки дефинитивного скелетогенеза потомками тех же больших микромеров или же механизмы кальцификации запускаются у них независимо.

В значительной степени свет на родословную скелетообразующих клеток пролило изучение генно-регуляторных сетей, GRN (gene regulatory network). Эти сети представляют собой совокупность большого числа фрагментов ДНК, опосредованно (при помощи мРНК, различных транскрипционных факторов или других продуктов экспрессии генов) взаимодействующих друг с другом. Эти исследования достаточно трудоемки, однако позволяют установить реальные механизмы клеточной дифференцировки, а также детали осуществления тех или иных функций клеток. Именно благодаря этим исследованиям удалось показать, что в РМС целиком активируется и используется точно та же генно-регуляторная сеть, которая отвечает за биоминерализацию в клетках дефинитивного скелетогенеза, в частности, хорошо исследованные гены *Sm27*, *Sm30*, *Sm50*, *Msp130* (Gao, Davidson, 2008). Другой сети, которая отвечала бы за биоминерализацию, в клетках первичной мезенхимы не обнаружено. Таким образом, перед нами классический пример гетерохронии, механизм которой был выявлен на молекулярном уровне: уже существующая генетическая программа, отвечающая за формирование дефинитивного скелета, запускается в гораздо более ранней линии клеток, позволяя раньше начать формирование личиночных спикул (они выполняют опорную функцию, поддерживая руки эхиноплютеуса, помогающие ему парить в толще воды). Так, в эмбриогенезе цидароидного морского ежа *Cidaris blakei* формирование скелета начинается на восьмые сутки (и это относительно быстро), тогда как у большинства эуэхиноидей до этого момента проходит не более 72 часов (Bennett et al., 2012).

РМС подявляют формирование скелета во всей остальной, нескелетообразующей мезодерме (NSM, non-skeletogenic mesoderm); показано, что нарушения экспрессии одного гена, *Lvalx1*, может быть достаточно для того, чтобы запустить программу формирования скелета в NSM (Ettensohn et al., 2007).

В работе Эттенсона (Ettensohn, 2009) предполагается, что в линии морских ежей подобный эволюционный скачок (включение генно-регуляторной сети на более ранней стадии развития) произошел два раза. Сначала предковая программа дефинитивного скелетогенеза была встроена в поздний эмбрион, благодаря чему и появилась такая личинка, как эхиноплютеус; свидетельством этого перехода являются цидароидные морские ежи, которые имеют личиночный скелет, но лишены первичных мезенхимальных клеткок. Вышеописанная же гетерохрония была вторым скачком, который неясным пока образом связан с происхождением подкласса Euechinoidea.

В упоминавшейся выше работе Гао и Дэвидсона (Gao, Davidson, 2008) приводятся также сравнительные данные по экспрессии ряда генов в центрах биоминерализации Echinoidea и Asteroidea на ювенильной стадии развития. Они идентичны: и в той, и в другой группе экспрессируются гены *Ets1*, *Alx1*, *Neh* и не экспрессируется *Tbr*. Ранее были получены данные о том, что некоторые базовые, фундаментальные элементы GRN морских

ежей присутствуют у морских звезд в почти идентичном виде (трехгенная петля усиления, состоящая из генов *Bra*, *FoxA* и *GataE*), и что в общих чертах генетическая регуляторная сеть не менялась в обоих филетических линиях по меньшей мере с кембрия (Hinman et al., 2003).

Недавнее прочтение полных геномов некоторых видов иглокожих, в частности, *Strongylocentrotus purpuratus*, позволяют утверждать, что многие из генов, отвечающих за биоминерализацию, связаны в тесные кластеры и, по всей видимости, в недавнем прошлом были многократно дублированы (Bottjer et al., 2006). Однако пока неясно, происходила ли такая дубликация в других группах иглокожих, и если да, то не могла ли она происходить независимо.

## СТРУКТУРА СТЕРЕОМА КАК ОТРАЖЕНИЕ ЕГО ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ

Трехлучевые спикулы своими концами соединяются в стереомный скелет каждого скелетного элемента в соответствии с кристаллографическими осями кальцита и с будущими функциональными особенностями данного участка скелета. Поэтому каждый скелетный элемент обладает свойствами монокристалла кальцита, а его стереомная структура обладает особенностями, отражающими конкретные функции данного участка скелетного элемента и особенности его роста.

Структура стереома, как правило, неоднородна: размеры пор и толщина стержней, формирующих стереом, варьируются в зависимости от типа мягких тканей, которые крепятся к этой части скелета. Кроме того, пространственное расположение стереома с разной архитектурой в скелерите зависит от направления и скорости роста таблички. При жизни животного поровое пространство стереома заполняется соединительной тканью – стромой. В целом строение стереома хорошо отображает строение прилегающих мягких тканей, благодаря чему, имея только изолированные (в том числе и фоссилизированные) таблички с сохранившейся структурой стереома, можно реконструировать расположение некоторых мягких тканей, а также выявить особенности роста скелетных элементов.

Со скелетными элементами морских лилий ассоциированы по меньшей мере четыре типа тканей: мускульная, нервная, лигаментная и недифференцированная мезодермальная ткань. М. Ру (Roux, 1975) были выделены два основных типа микроструктуры стереома в стеблях современных морских лилий, которые соответствовали разным лигаментным тканям: 1) регулярная сетчатая структура, или альфа ( $\alpha$ ) стереом; 2) неправильной сетчатой структурой, или бета ( $\beta$ ) стереом. Альфа-стереом состоит из параллельных галерей, которые пронизаны коллагеновыми волокнами, идущими параллельно вдоль всего скелетного элемента. В стебле эти галереи параллельны осевому каналу. Из альфа-стереома состоит большин-

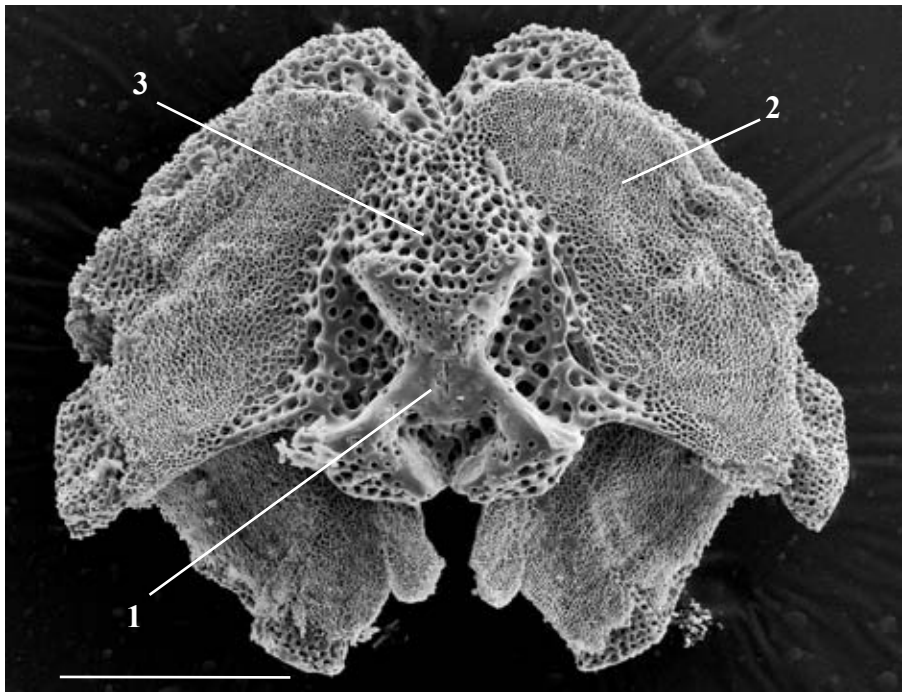


Рис. 4. Позвонок *Ophiura robusta* с проксимальной стороны: 1 – сочленовная поверхность, 2 – область прикрепления межпозвонковых мускулов, 3 – нормальный стереом; масштабная линейка 200 мкм; SEM, ориг.

ство типов сочленений брахиолой рук и члеников стеблей. Бета-стереом преимущественно слагает среднюю часть стебля, он растет неравномерно и поэтому в нем иногда проявляются линии нарастания. Помимо этого, их бета-стереома состоит сизигиальный кренулярий (тип неподвижного сочленения с хорошо развитыми радиальными ребрами).

В скелетных элементах морских ежей было выявлено десять различных типов строения стереома: прямолинейный, микроперфорированный, лабиринтный, ламинарный, галерейный, пучковый, неперфорированный, сетевидный, просто перфорированный и неравномерно перфорированный (Smith, 1980).

Склериты офиур также достаточно ярко демонстрируют неоднородность структуры стереома в зависимости от функциональной нагрузки конкретного участка. На примере позвонков (они составляют внутренний осевой скелет луча, каждый является гомологом пары слитых амбулакров) видно, что наиболее плотный, почти сплошной стереом наблюдается в местах сочленения с соседними склеритами (рис. 4.1). В местах прикрепления межпозвонковых мышц стереом также характеризуется мелкими ячейками (рис. 4.2); также на этих участках иногда заметны кольца нарастания (Gage,

1990). Наиболее рыхлая структура наблюдается в местах, где к скелетному элементу примыкает соединительная или покровная ткань (рис. 4.3).

Несмотря на обычно плохую сохранность структуры стереома у нижнепалеозойских иглокожих из-за диагенетических изменений, уже у самых ранних форм удалось обнаружить дифференциацию и вариацию в строении стереома. На изолированных табличках стилокона кембрийской стилофоры *Ceratocystis* было отмечено присутствие шести различных типов структур стереома (Clausen, Smith, 2005). В этой же работе было показано, что придаток (стилофор) не являлся пищесборной рукой, хотя при этом отдельные слагающие его скелетные элементы, судя по сходству со структурой стереома у современных иглокожих, обладали мускульным сочленением.

На данный момент предполагается, что мускульное сочленение впервые появилось у морских лилий в начале девона. Для подтверждения присутствия мускульного типа сочленения в руках нижнекаменноугольных кладидных морских лилий В. Аусичем и Т. Баумиллером (Ausich, Baumiller, 1993) был предложен метод, основанный на тафономии. Время распада мускулов и связок после смерти животного различается: мускулы распадаются значительно быстрее, чем связки. Таким образом, в ходе посмертных изменений у морских лилий с мускульным сочленением рук они должны были разъединяться до распада члеников стебля (которые обладают лигаментным сочленением), в то время как у морских лилий с лигаментным сочленением рук время распада кроны и стебля должно быть приблизительно одинаковым.

Рядом авторов было также предложено присутствие мускульного сочленения в стеблях ископаемых морских лилий. Однако у современных морских лилий сократительные волокна обнаружены только в боковых придатках стебля – в циррах. С. Donovan (Donovan, 1989) пришел к выводу, что мускульное сочленение вряд ли присутствовало в стеблях ископаемых морских лилий. Единственными стебельчатыми иглокожими, имевшими мускульные сочленения в стебле, были, по-видимому, глиптоцистидные ромбиферы.

Ископаемые скелетные элементы иглокожих всегда подвержены диагенетическим изменениям, затрудняющим изучение их микроструктуры. Поэтому было разработано несколько методик для выявления структуры стереома ископаемых склеритов, основанных, как правило, на их обработке различными кислотами. В ходе разработки одной из методик было использовано 12 различных кислот, и наилучшие результаты дало использование разбавленной (1/6) муравьиной кислоты (Lapham, Ausich, Lane, 1976). Для скелетных элементов, добытых из глинистых отложений, была разработана особая методика, связанная с обработкой их в плавиковой кислоте (Sevastopulo, Keegan, 1980). Данная методика была успешно опробована на нижнекаменноугольном материале из Северной Америки.

Строение микроструктуры стереома некоторых элементов скелета, например, игл морских ежей может служить диагностическим признаком при определении некоторых близкородственных родов. Так, были показаны различия в ультраструктуре первичных игл двух близких родов семейства *Strongylocentrotidae*: *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus* (Винникова, Дроздов, 2011). Представители рода *Mesocentrotus* отличаются от остальных видов структурой сердцевины иглы, ширина которой больше высоты ребер, сердцевина у них более однородная, не образует правильных концентрических колец.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На сегодняшний день существует достаточно данных по биоминерализации у позвоночных, иглокожих, моллюсков и некоторых других групп, чтобы заключить, что основные белки органического матрикса одной группы не присутствуют в других (Gilbert, Wilt, 2011); так, например, белки SM30 и SM50 не найдены ни у позвоночных, ни у моллюсков. Механизм формирования скелета, присутствующий у иглокожих, уникален для этого типа и не встречается у других. Однако имеющиеся данные не дают оснований предполагать, что скелет возник в жесткой связи с другими синапоморфиями иглокожих, как то амбулакральная система и пятилучевая симметрия. В пользу этого свидетельствуют и палеонтологические данные: ряд групп, обладающих несомненно иглокожным скелетом, не имеют всех или некоторых других синапоморфий типа (различные *Nomalozoa*, в частности, билатерально-симметричный *Stenoimbricata spinosa*). Исходя из того, что планы строения основных подтипов иглокожих формировались в раннем кембрии, логично предположить, что планы строения самих типов формировались еще раньше и, вероятно, очень быстро. А до того, как эти планы строения были сформированы, признаки высокого ранга (то есть признаки, которые сегодня характеризуют тип) могли комбинироваться довольно свободно в разных группах, тем более что их генетическая основа была, во-первых, в высшей степени пластичной, а во-вторых, сходной для всех вторичноротых. Поэтому, вероятно, не имеет особого смысла спорить о принадлежности того или иного организма к определенному типу – этих типов еще не было как таковых, и группы, близкие к предкам хордовых, могли обладать стереомным скелетом.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 12-04-01750-а и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 28 «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винникова В.В., Дроздов А.И. 2011. Ульстраструктура игл правильных морских ежей семейства Strongylocentrotidae // Зоол. журнал. Т. 90. № 5. С. 573–579.
- Федотов Д.М. 1951. Тип иглокожих. Руководство по зоологии. Т. 3. Ч. 2. М.: Советская наука. С. 460–591.
- Ameys L., Compère P., Dille J., Dubois P. 1998. Ultrastructure and cytochemistry of the early calcification site and of its mineralization organic matrix in *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) // Histochem. and Cell Biol. V. 110. P. 285–294.
- Ameys L., De Becker G., Killian C. et al. 2001. Proteins and Saccharides of the Sea Urchin Organic Matrix of Mineralization: Characterization and Localization in the Spine Skeleton // J. of Struct. Biol. V. 134. P. 56–66.
- Ausich W.I., Baumiller T.K. 1993. Taphonomic method for determining muscular articulations in fossil crinoids // Palaios. V. 8. № 5. P. 477–484.
- Bennett K.C., Young C.M., Emler R.B. 2012. Larval development and metamorphosis of the deep-sea cidaroid urchin *Cidaris blakei* // The Biol. Bull. V. 222. № 2. P. 105–117.
- Bottjer D.J., Davidson E.H., Peterson K.J., Cameron R.A. 2006. Paleogenomics of echinoderms // Science. V. 314. № 5801. P. 956–960.
- Clausen S., Smith A.B. 2005. Palaeoanatomy and biological affinities of a Cambrian deuterostome (Stylophora) // Nature. V. 438. № 7066. P. 351–354.
- Donovan S.K. 1989. The improbability of a muscular crinoid column // Lethaia. V. 22. №. 3. P. 307–315.
- Ettensohn C.A., Kitazawa C., Cheers M.S. et al. 2007. Gene regulatory networks and developmental plasticity in the early sea urchin embryo: alternative deployment of the skeletogenic gene regulatory network // Development. V. 134. № 17. P. 3077–3087.
- Ettensohn C.A. 2009. Lessons from a gene regulatory network: echinoderm skeletogenesis provides insights into evolution, plasticity and morphogenesis // Development. V. 136. № 1. P. 11–21.
- Gage J.D. 1990. Skeletal growth markers in the deep-sea brittle stars *Ophiura ljunmani* and *Ophiomusium lymani* // Marine Biol. V. 104. №. 3. P. 427–435.
- Gao F., Davidson E.H. 2008. Transfer of a large gene regulatory apparatus to a new developmental address in echinoid evolution // Proc. of the Nat. Acad. of Sci. V. 105. № 16. P. 6091–6096.
- Gilbert P.U.P.A., Wilt F.H. 2011. Molecular aspects of biomineralization of the echinoderm endoskeleton // Molecular Biomineralization. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 199–223.
- Gliznitsa L.A., Dautov S.Sh. 2011. Cell Differentiation during the Larval Development of the Ophiuroid *Amphipholis kochii* Lütken, 1872 (Echinodermata: Ophiuroidea) // Rus. J. of Marine Biol. V. 37. № 5. P. 384–400.
- Hinman V.F., Nguyen A.T., Cameron R.A., Davidson E.H. 2003. Developmental gene regulatory network architecture across 500 million years of echinoderm evolution // Proc. of the Nat. Acad. of Sci. V. 100. №. 23. P. 13356–13361.
- Jefferies R.P.S. 1986. The ancestry of the vertebrates. London: British Museum (Natural History). 376 p.

- Lapham K.E., Ausich W.I., Lane N.G.* 1976. A technique for developing the stereom of fossil crinoid ossicles // *J. Paleont.* V. 2. № 50. P. 245–248.
- Märkel K., Röser U., Mackenstedt U., Klostermann M.* 1986. Ultrastructural investigation of matrix-mediated biomineralization in echinoids (Echinodermata, Echinoidea) // *Zoomorphology.* V. 106. №. 4. P. 232–243.
- Nakano E., Okazaki K., Iwamatsu T.* 1963. Accumulation of Radioactive Calcium in Larvae of the Sea Urchin *Pseudocentrotus depressus* // *Biol. Bull.* V. 125. P. 125–132
- Okazaki K.* 1956. Skeleton formation of sea urchin larvae. I. Effect of Ca concentration of the medium // *Biol. Bull.* V. 110. № 3. P. 320–333.
- Okazaki K.* 1975. Spicule formation by isolated micromeres of the sea urchin embryo // *Amer. Zoologist.* V. 15. № 3. P. 567–581.
- Raz S., Hamilton P.C., Wilt F.H.* et al. 2003. The transient phase of amorphous calcium carbonate in sea urchin larval spicules: the involvement of proteins and magnesium ions in its formation and stabilization // *Adv. Funct. Mater.* V. 13. № 6. P. 480–486.
- Roux M.* 1975. Microstructural analysis of the crinoid stem // *Univ. Kansas Paleont. Contrib.* V. 75. P. 1–7.
- Sevastopulo G.D., Keegan J.B.* 1980. A technique for revealing the stereom structure of fossil crinoids // *Palaeontology.* V. 23. №. 4. P. 749–756.
- Smith A.B.* 1980. The structure and arrangement of echinoid tubercles // *Phil. Trans. of the Royal Soc. of London. Series B, Biol. Sci.* V. 289. № 1033. P. 1–54.
- Wilt F.H.* 1999. Matrix and mineral in the sea urchin larval skeleton // *J. of Struct. Biol.* V. 126. № 3. P. 216–226.
- Wilt F.H., Killian C.E., Hamilton P., Croker L.* 2008. The dynamics of secretion during sea urchin embryonic skeleton formation // *Exp. Cell Res.* V. 314. P. 1744–1752.
- Wray G.A., McClay D.R.* 1988. The origin of spicule-forming cells in a ‘primitive’ sea urchin (*Eucidaris tribuloides*) which appears to lack primary mesenchyme cells // *Development.* V. 103. № 2. P. 305–315.
- Yajima M., Kiyomoto M.* 2006. Study of larval and adult skeletogenic cells in developing sea urchin larvae // *The Biol. Bull.* V. 211. № 2. P. 183–192.
- Yajima M.* 2007. A switch in the cellular basis of skeletogenesis in late-stage sea urchin larvae // *Dev. Biol.* V. 307. № 2. P. 272–281.

## GENERAL FEATURES OF ECHINODERM SKELETON FORMATION

### A.I. Kokorin, G.V. Mirantsev, S.V. Rozhnov

According to literature, a brief review of the contemporary data on the echinoderm skeleton formation was prepared. Process of embryonic development and peculiarities of the skeleton structure in different groups of echinoderms are described, using the morphological, histological and molecular data. Recent studies on the gene regulatory networks and their influence on the biomineralization and skeleton formation are also included. In general we can say that skeletogenic mechanisms are highly conservative within echinoderms, both on molecular and cellular levels of embryo. But at the same time skeleton formation mechanism of echinoderms is unique and could not be found outside this phylogenetic line.



УДК: 593.95

## СКЕЛЕТ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

© 2014 А.Н. Соловьев

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*  
*ansolovjev@mail.ru*

Скелет морских ежей, как и других иглокожих, – внутренний, мезодермический. Скелетные элементы, включая иглы, покрыты однослойным эпидермисом, и функционально скелет является наружным по отношению к основному телу животного. По составу скелет представляет собой высокомагнезиальный кальцит. Количество магния отличается в различных частях скелета одного организма. Оно зависит также от температуры морской воды. Но генетический контроль на относительно низком таксономическом уровне является в этом отношении определяющим фактором. У представителей разных таксономических групп, обитающих в одних температурных условиях, содержание магния отличается весьма значительно. Весьма специфична губчатая или решетчатая микроструктура – стереом; другую микроструктуру имеют только некоторые элементы челюстного аппарата. Кристаллографически каждый скелетный элемент является монокристаллом кальцита с определенной ориентировкой оптических осей. Закладка скелета происходит у личинки на стадии поздней бластулы. Личиночный скелет весьма специфичен и отличается иногда даже у видов одного рода. Развитие дефинитивного скелета либо связано с элементами скелета личиночного, либо он закладывается независимо в амниотической полости на левой стороне личинки.

Скелет морских ежей, как и других классов иглокожих, всегда внутренний мезодермального происхождения. В большинстве случаев, включая иглы, скелетные элементы покрыты только тонким эпидермальным слоем и таким образом функционально скелет является наружным по отношению к основному телу животного (рис. 1). Отдельные части скелета всегда построены из  $\text{CaCO}_3$ . Минеральная форма – всегда кальцит, а магнезиаль-

214

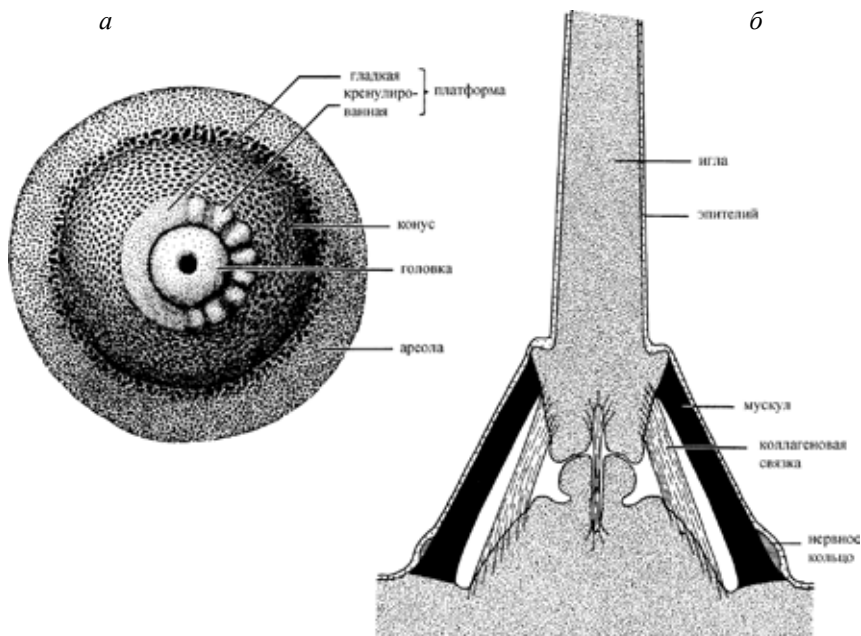


Рис. 1. *а* – туберкул, *б* – поперечное сечение туберкула и части иглы с соединительной мягкой тканью (виден однослойный эпителий, покрывающий скелет); (Smith, 1964).

ная составляющая в нем обычно значительно больше, чем у большинства беспозвоночных.

Скелет состоит из большого числа растущих элементов – амбулакральных и интерамбулакральных пластинок, а новые элементы появляются в течение онтогенеза. Скелетные элементы могут соединяться подвижно (иглы) или образуют жесткую структуру (панцирь).

За некоторым исключением, каждый скелетный элемент оптически представляет собой монокристалл.

Эндоскелет морских ежей является предметом исследований многих дисциплин и с разных, весьма противоположных, точек зрения. Биологи интересуются эндоскелетом морских ежей, так как исключительная функциональная специализация его частей контрастирует, например, с относительной простотой функций раковины у двустворчатых и брюхоногих моллюсков. У иглокожих, в том числе – морских ежей, элементы скелета играют роль в широком разнообразии физиологических процессов. К тому же эти животные являются подходящими объектами для физиологических исследований, так как по этой группе имеется много эмбриологических, биохимических и экологических данных. Значительный биомедицинский интерес к эндоскелету морских ежей связан с его большим сходством с костями и зубами млекопитающих.

С другой стороны, эндоскелет важен для геологов, так как он хорошо сохраняется в ископаемом состоянии, обычно хорошо сохраняя свою первоначальную кристаллографическую структуру.

Кристаллографическая структура сама по себе представляет интерес для минералога, так как в ней проявляются явления кристаллического роста и ориентации, не наблюдающиеся у других групп беспозвоночных животных. Палеоэкологи периодически делают попытки использовать элементарный состав скелетов ископаемых иглокожих (и представителей других типов) как индикаторов солености и температуры морских бассейнов геологического прошлого.

## СОСТАВ

Наиболее полны данные по скелетному магнию и поэтому они заслуживают особого внимания. Как уже было сказано, магниезная составляющая скелета иглокожих достаточно высокая и таким образом сравнима с таковой кораллиновых водорослей, известковых губок и октокораллов. Было показано, что магний, главным образом в форме  $MgCO_3$  находится в твердом растворе с  $CaCO_3$ . Так как замещение магнием кальция влияет на размер кальцитовый кристаллической решетки, количество магния может быть легко определено путем рентгено-структурного анализа (полагая, что изменение размера решетки полностью зависит от замещения магнием). Это обеспечивает особенно ценный аналитический инструмент, так как исключается возможность загрязнения образца органической тканью или посторонним материалом.

Разными авторами впервые отмечалась корреляция между содержанием магния в кальцитовом скелете иглокожих и температурой морской воды. Было показано, что большее количество магния найдено у видов, обитающих в более теплых водах. Однако всегда в этих исследованиях обнаруживалась значительная вариабельность, которая не могла быть объяснена влиянием температуры. Д.М. Рауп (Raup, 1966) отметил, что вариабельность содержания магния несомненно является функцией специфической части скелета. Например, показано, что иглы морских ежей, особенно крупные первичные иглы, содержат меньше магния, чем пластинки основной части скелета. Ясно также, что содержание магния контролируется генетически, вероятно на относительно низком таксономическом уровне.

В таблице 1 показаны данные измерений для фауны морских ежей атолла Энвенток. Все формы, по существу, обитают в одинаковых температурных условиях. Отметим, что эхинометриды особенно выделяются по содержанию магния. Во всех случаях анализировались только интерамбулакральные пластинки для того, чтобы минимизировать вариации, связанные с положением пробы в скелете. Для этих определений использовался рентгено-структурный анализ.

**Таблица 1.** Весовой процент  $MgCO_3$  в интерамбулакральных пластинках 15 видов морских ежей с атолла Эниветок (Raup, 1966).

Семейство, род, вид	% $MgCO_3$
Spatangidae	
<i>Maretia planulata</i> (Lamarck)	8.4
Toxopneustidae	
<i>Tripneustes gratilla</i> (Linnaeus)	9.8, 9.7
Temnopleuridae	
<i>Mespilia globulus</i> (Linnaeus)	10.4
Diadematidae	
<i>Echinothrix calamaris</i> (Pallass)	10.4
<i>E. diadema</i> (Linnaeus)	10.6
<i>Diadema savignyi</i> (Audouin)	10.8
Brissidae	
<i>Metalia spatangus</i> (Linnaeus)	10.4
<i>M. dicrana</i> Clark	11.8
<i>Rhinobrissus hemiasteroides</i> A. Agassiz	11.3
Cidaridae	
<i>Eucidaris metularia</i> (Blainville)	11.6
Parasaleniiidae	
<i>Parasalenia gratiosa</i> A. Agassiz	12.2
Echinometridae	
<i>Echinometra mathaei</i> (Blainville)	13.5
<i>Heterocentrotus trigonarius</i> (Lamarck)	14.0
<i>Echinostrephus aciculatus</i> A. Agassiz	14.3
Echinoneidae	
<i>Echinoneus cyclostomus</i> Leske	14.9

Таким образом, можно выделить, по крайней мере, три фактора, которые коррелируют с химическим составом: температура морской воды, положение в скелете и генетическая составляющая индивидуума. Однако, ни в одном из этих случаев, как отметил Рауп, мы не можем объяснить эту корреляцию соотношением с конкретными процессами метаболизма. Следовательно, ситуация несомненно более сложная; другие внутренние и внешние факторы вероятно также играют роль. Эта проблема типична для сходных проблем, возникающих при изучении всех организмов, секретирующих известковый скелет. Нами было предпринято изучение соотношения магния и кальция в скелетах нескольких видов современных морских ежей по материалам Палеонтологического института и Института океанологии РАН (Дорофеева, Соловьев, 1987). Ниже излагаются полученные данные.

Накопление магния в скелете морских ежей, состоящем из высокомагнезиального кальцита, определяется главным образом биологическими факторами. Воздействие температуры окружающей среды невелико, и оно

**Таблица 2.** Среднее содержание магния в амбулакральных (А), ин-  
терамбулакральных (ИА) пластинках и иглах (И) современных морских  
ежей (коллекции А.Н. Соловьева и А.Н. Миронова).

Отряд	Семейство	Вид	Местонахождение, глубина (М)	Темпе- ратура воды (°С)	Mg, мас. %			И/А
					А	ИА	И	
Diadematoidea	Diadematidae	<i>Diadema</i> sp.	Тропическая обл. Атлантики, 1–2	26–29	3.42	–	2.07	0.61
		<i>Echinotrix calamaris</i> (Pallas)	Архипелаг Бисмарка, 1	24–28	2.98	2.77	1.80	0.61
		<i>Kamptosoma abissale</i> Mironov	Маскаренская котловина, 4375	0.5–1.0	1.47	1.35	–	–
		<i>Kamptosoma abissale</i> Mironov	Курило-Камчатский желоб, 5220	1.0–1.5	1.54	1.42	–	–
		<i>Kamptosoma abissale</i> Mironov	О-ва Нансей, 5600	1.0–1.5	1.50	1.41	–	–
Temno- pleu- roida	Тохорнеу- stidae	<i>Tripneustes gratilla</i> (Linné)	О. Нов. Гвинея, 1,5	26–29	2.53	2.39	–	–
Echinoidea	Echinometridae	<i>Echinometra mathaei</i> (Blainville)	О-ва Тонга, 1	26–29	3.58	3.56	–	–
	Strongylocen- trotidae	<i>Mesocentrotus nudus</i> (Agassiz)	Японское море, 2-3	4–24	1.76	1.66	1.13	0.64
		<i>Strongylocentrotus intermedius</i> (Agassiz)	Японское море, 2	4–24	1.39	1.25	0.67	0.49
Clypeo- astero- ida	Laganidae	<i>Laganum laganum</i> (Leske)	О. Нов. Ганновер, 0,5	26–29	3.67	3.56	–	–
	Dendro- asteriidae	<i>Scaphechinus mirabilis</i> (Agassiz)	Японское море, 3	4–24	2.10	1.92	–	–
Spatangoida	Loveniidae	<i>Echinocardium cordatum</i> (Pennant)	Японское море, 10	4–24	2.49	2.39	–	–
	Schiz- asteridae	<i>Brisaster</i> sp.	Зал. Аляска, 292	5	2.42	2.35	1.25	0.51
		<i>Brisaster</i> sp.	Берингово море, 525	4	2.34	2.25	1.17	0.50
		<i>Brisaster</i> sp.	Фолклендские о-ва, 720	2–3	2.25	2.20	1.08	0.47
<i>Brisaster</i> sp.		Японский желоб, 1260	1–2	2.20	2.09	1.01	0.46	
Holasteroidea	Urechini- didae	<i>Urechinus naresianus</i> (Agassiz)	Перуанский желоб, 1680	2.5–3.0	2.18	2.13	1.63	0.75
		<i>Urechinus naresianus</i> (Agassiz)	Курило-Камчатский желоб, 2800	1.5–2.0	2.15	2.04	1.61	0.74
	Pourtalesi- idae	<i>Pourtalesia vinogradovae</i> Mironov	Южно-Антильская котловина, 5800	0.2–0.5	1.25	1.20	0.88	0.73
		<i>P. heptneri</i> Mironov	Море Банда, 7350	0.5–1.5	1.30	1.23	0.93	0.75
		<i>P. laguncula berin- giana</i> Baranova	Берингово море, 2800	1–2	1.38	1.34	1.04	0.75
		<i>Echinocrepis rostra- ta</i> Mironov	Алеутский желоб, 5020	1.0–1.5	1.32	1.26	0.93	0.75

проявляется только при сравнении магнизиальности гомологичных частей скелета: амбулакральных, интерамбулакральных пластинок и игл (таблица 2). Например, понижение температуры на 1 °С в среде обитания представителей родов *Pourtalesia*, *Urechinus*, *Brisaster* и *Kamptosoma* сопровождается уменьшением концентрации магния в амбулакральных, интерамбулакральных пластинках и иглах в среднем на 0.05–0.08 %. Близкую этой величину температурного градиента содержания магния в гомологичных частях скелета тропических морских ежей установил J. Weber (1973).

Физиологические особенности морских ежей оказывают более значительное влияние на магнизиальность скелета, чем температура. В подавляющем большинстве случаев наибольшие концентрации магния содержат амбулакры, немного меньше – интерамбулакры и в 1.3–2 раза более низкие – иглы. Следует отметить, что доля магнизиальности интерамбулакров относительно амбулакров является своеобразной константой у представителей одного семейства (например, у *Pourtalesiidae* и *Schizasteridae*).

В целом у представителей разных таксонов *Echinoidea* содержание магния в амбулакрах колеблется в очень широких пределах (1.2–3.7 %), у представителей же отдельных семейств различия в магнизиальности на порядок меньше и не превышают 0.4 %. Исключение составляет лишь вид *Kamptosoma abyssale*, в амбулакрах которого содержание магния на 1.5–2.0 % меньше, чем у других исследованных видов *Diadematidae*. Кстати, некоторые исследователи считают более правильным относить род *Kamptosoma* к семейству *Echinothuriidae*.

Сравнение данных по отрядам *Echinoida* и *Clypeasteroida* позволяет предположить, что содержание магния в скелете современных представителей более молодых родов ниже, чем в скелете более древних. Так, в отряде *Echinoida* магнизиальность скелета у представителей рода *Echinometra* (палеоцен–ныне) выше, чем у представителей рода *Strongylocentrotus* (миоцен–ныне). Наиболее жесткий генетический контроль концентрации магния в кальците морских ежей осуществляется, вероятно, на родовом уровне. Однако это предположение требует более детальной проверки. Таким образом, изучение распределения магния в скелетах морских ежей может способствовать решению вопросов их систематики.

Содержание магния в биогенном карбонате морских беспозвоночных положительно коррелирует с температурой водной среды обитания. Для некоторых групп организмов были установлены количественные соотношения между этими параметрами, которые легли в основу метода определения температуры воды древних морей.

Однако использование для этих целей скелетов морских ежей и других иглокожих оказалось непригодным, так как в процессе фоссилизации содержание магния может увеличиваться (в направлении минерала доломита) или, гораздо чаще, – сокращаться (в направлении чистого кальцита).

Остальные составляющие скелета иглокожих остались почти неисследованными. Во многих случаях при исследованиях не удалось четко отделить скелет от мягких тканей, и результаты анализов поэтому трудно или даже невозможно интерпретировать. Насущной проблемой также является загрязнение. Например, Ф. Кларк и У. Уилер (Clarke, Wheeler, 1922) отметили содержание 9.93 % кремния в пробе скелета *Lytechinus anamensis*, но они отвергли эти данные из-за высокой вероятности прикрепления и проникновения кварцевых песчаных зерен в скелетные фрагменты. Такое загрязнение осадком достаточно обычно из-за пористой природы подавляющего большинства кальцита иглокожих.

### МИКРОСТРУКТУРА

Большинство элементов скелета морских ежей и других иглокожих имеют губчатую или решетчатую структуру, стереом, которая хорошо видна при увеличении 20 и выше; она часто напоминает внутреннюю структуру костей позвоночных (рис. 2). У иглокожих поровые пространства взаимно связаны и могут составлять более 50 % общего объема скелетного элемента. У живого животного поры заполнены в основном фиброзной соединительной тканью. Многие авторы описали ячеистую структуру в связи с другими исследованиями. Наиболее подробный анализ типов стереома был проведен А. Смитом (Smith, 1980).

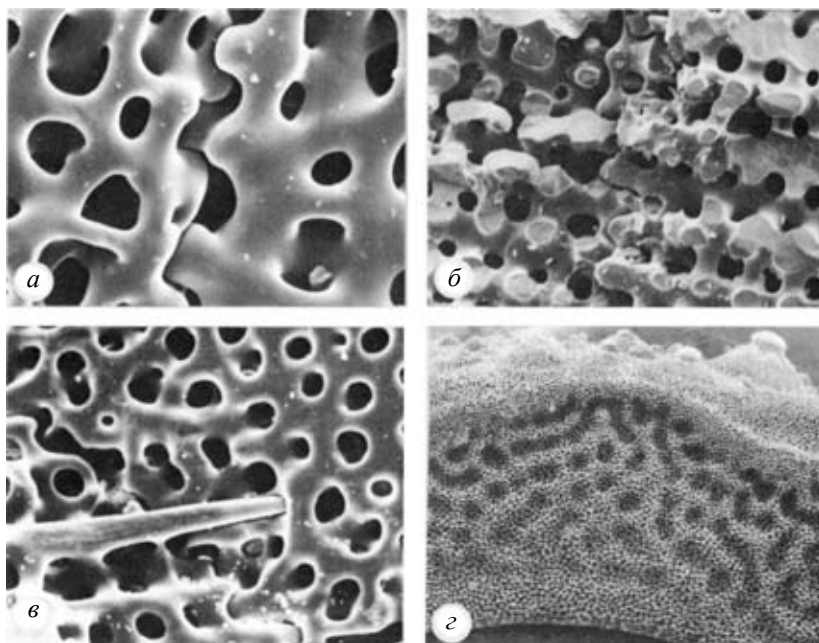


Рис. 2. Различные типы стереома морских ежей (микрофотографии, сделанные на сканирующем микроскопе: *а* –  $\times 475$ , *б* –  $\times 300$ , *в* –  $\times 300$ , *z* –  $\times 30$ ) (Smith, 1984).

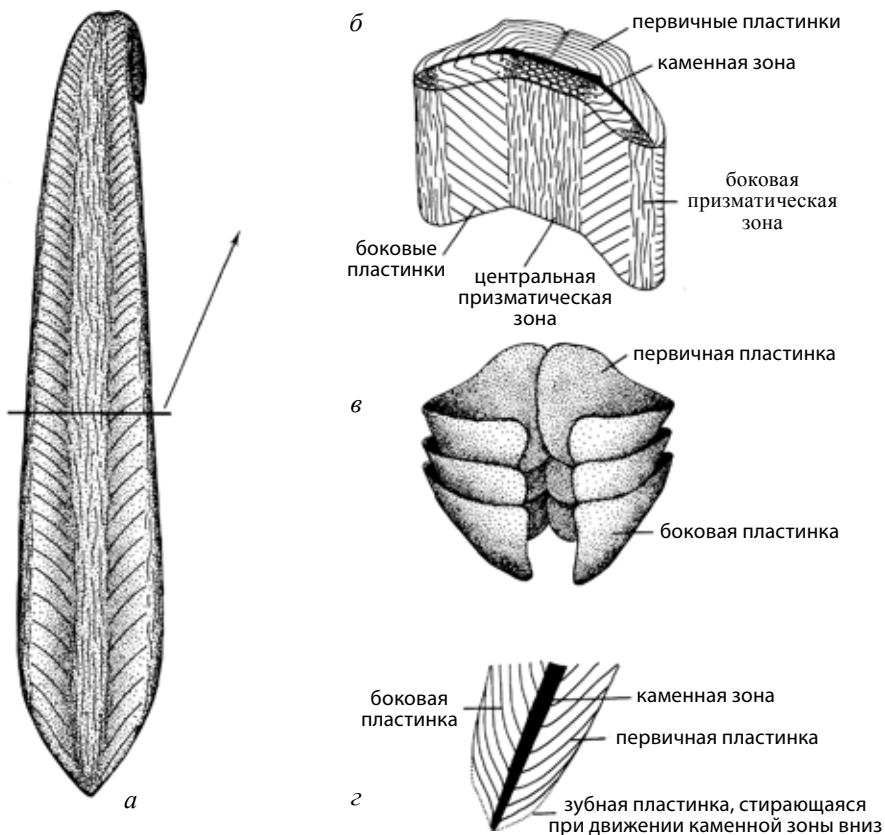


Рис. 3. Структура зуба и его самозатачивающиеся конструкции; а-в – пединоидный раннеюрский морской еж *Diademopsis*: а – осевой вид желобчатого зуба, б – блок-диаграмма, показывающая поперечное сечение в указанном направлении, в – слегка «разорванный» вид трех пар зубных пластин; г – поперечное сечение через жевательный конец зуба, показывающее, как происходит каждая «заточка», когда зуб опускается вниз (Smith, 1964).

В самой простой форме ячеистая структура представляет собой двухмерную решетку оптически сплошного кальцита. Первичным элементом обычно бывает трехлучевая спикула. На спикуле образуются выросты кальцита, которые ветвятся и соединяются, постепенно формируя пористую структуру. В пластинке морского ежа, как и в большинстве других массивных частях иглокожих, дальнейшее отложение кальцита неизбежно приводит к формированию трехмерной решетки. Рост путем периферийной аккреции продолжается и добавляет кальцит к пластинке в течение всей жизни животного, хотя и с непостоянной скоростью.

Зубы в челюстном аппарате морских ежей имеют сложную структуру, отличающуюся от структуры других частей скелета; они построены из большого числа различных элементов (рис. 3). В верхнем, относительно



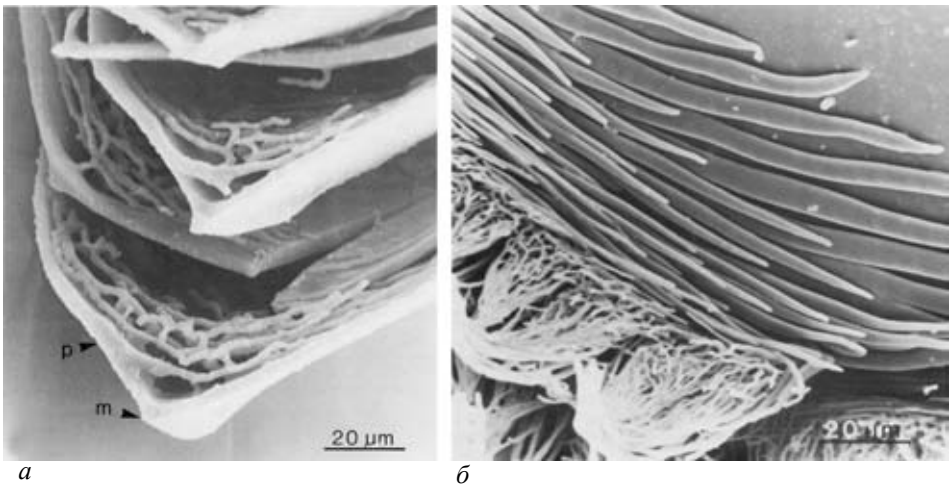


Рис. 4. SEM микрофотографии центральной пластинчато-игольчато-призматической (CLNP) системы пластин зубов *Phormosoma placenta* (а) и *Eucidaris metularia* (б) (Jensen, 1981).

мягком кончике зуба (плюмуле) формируются парные первичные пластинки. В течение роста они опускаются вниз, меняя форму от треугольной до более удлиненной. Потом начинают формироваться боковые пластинки как адаксиальные расширения первичных пластинок. Между первичными и боковыми пластинками появляются призмы и «рейки» стереома, формируя призматическую зону. По мере продолжения роста зубные пластинки спаиваются столбиками и призмами, формируя поликристаллический кальцит – мультифиброзную ткань высокой прочности. Находящаяся между первичными зубными пластинками и призматической зоной «каменная зона» – область очень тонких игольчатых кристаллов формирует поликристаллическую исключительно твердую матрицу. Первичные и боковые пластинки наклонены по направлению к центру и образуют серию встроенных друг в друга конусов. По функции это аналогично самозатачивающейся структуре долота и обеспечивает то, что зуб всегда остается острым. Очень твердая узкая каменная зона образует режущий край зуба. Он поддерживается с каждой стороны первичными и боковыми пластинками. Когда каменная зона изнашивается, давление прилагается к самой нижней паре пластинок, которые со временем стираются, полностью обнажая новый режущий край.

М. Йенсен (Jensen, 1981) детально изучила под сканирующим электронным микроскопом ультраструктуру зубов разных таксономических групп морских ежей и дала прекрасные фотографии центральной пластинчато-игольчато-призматической (CLNP) системы (рис. 4). Эти данные использованы ею в предложенной в этой же работе классификации класса Echinoidea.

## Кристаллооптические особенности скелета

Каждый скелетный элемент панциря морского ежа (амбулакральная, интерамбулакральная пластинка, пластинка апикальной системы или игла) представляет собой монокристалл кальцита, хотя в нем отсутствуют грани. В некоторых случаях скелетный элемент или его части могут состоять из субмикроскопических кристаллитов, которые однако располагаются весьма совершенно и единообразно относительно оптической оси С (рис. 5, 6). В пластинках короны оптические оси могут располагаться перпендикулярно, наклонно или тангенциально относительно поверхности пластинки (рис. 6). Первичные туберкулы морских ежей, по-видимому, состоят из мозаичных относительно крупных кристаллов (Raup, 1965) и, таким образом, они отличаются кристаллографически от пластинки, на которой расположены эти туберкулы. Рауп (Raup, 1956, 1960, 1962, 1965) показал, что ориентировка оптических осей внутри одного семейства или рода – величина постоянная. Поэтому этот признак можно использовать для уточнения систематического положения отдельных групп.

Надо сказать, что при быстром захоронении в карбонатных породах панцирь морского ежа иногда не успевает заполниться вмещающим осадком и остается пустым. В этом случае каждая пластинка скелета может

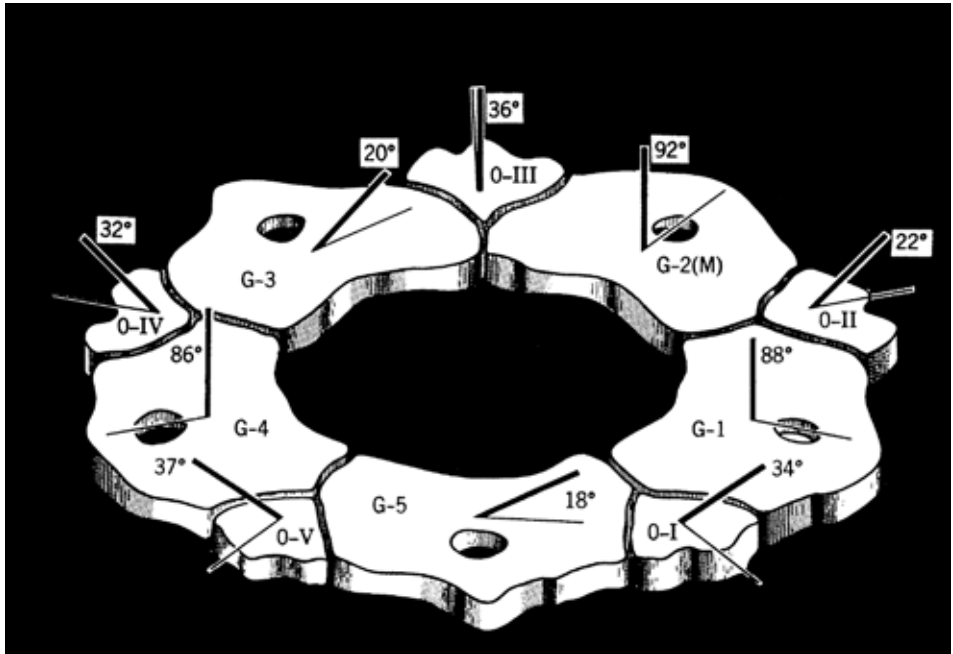


Рис. 5. Схема строения апикальной системы *Echinus esculentus*; направления осей С показаны толстыми линиями; цифры (в градусах) относятся к углу между осью С и поверхностью пластинки (Raup, 1965).

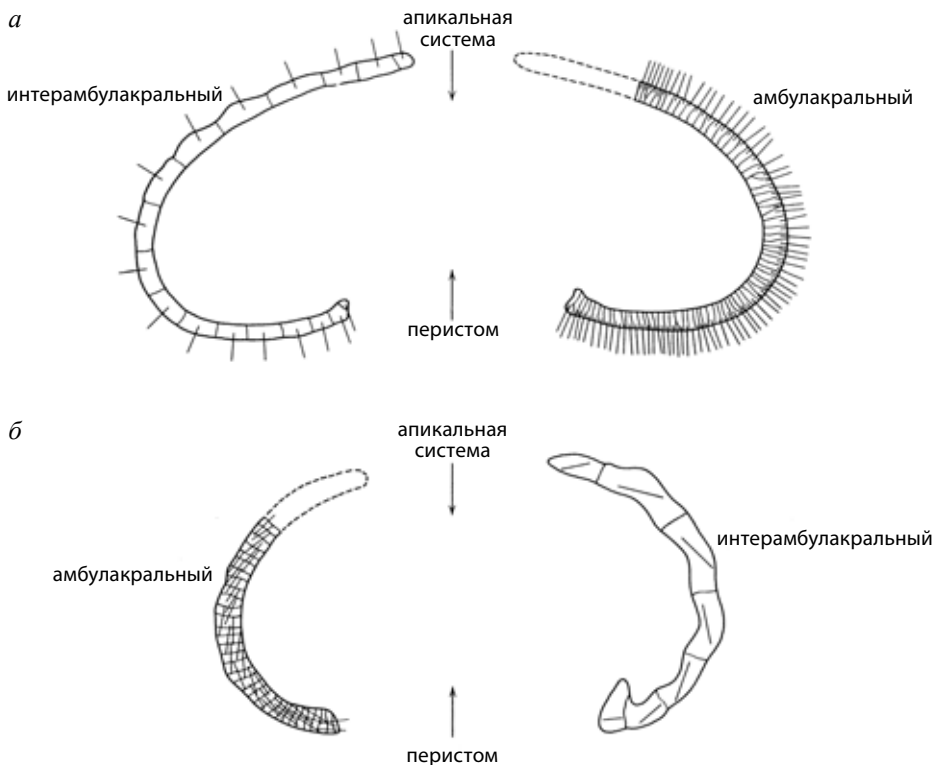


Рис. 6. Поперечное сечение панциря (короны) *Srtongylocentrotus purpuratus* (а) и *Eucidaris thouarsii* (б); показаны границы пластинок и ориентировки оптических осей С, оси С показаны прямыми линиями и находятся в плоскости диаграммы (Raup, 1962).

служить центром кристаллизации вторичного, так называемого синтаксиального кальцита, кристаллы которого образуют грани, при этом сохраняя ориентировку оптических осей этой скелетной пластинки.

### Личиночный и дефинитивный скелет

У личинок большинства современных иглокожих (кроме бипиннарий морских звезд) имеются в той или иной мере развитые скелетные элементы, но наиболее развит внутренний опорный скелет только у офиоплутеусов офиур и эхиноплутеусов морских ежей.

Личинки разных групп морских ежей значительно отличаются своей морфологией, прежде всего числом и длиной выростов – рук и строением ларвального скелета. Кальцитовый скелет впервые появляется в виде мелких гранул на стадии поздней бластулы перед гастрюляцией. Эти гранулы тесно связаны с первичными мезенхимными клетками. Однако существует разногласие – образуются ли они внутриклеточно или на органической

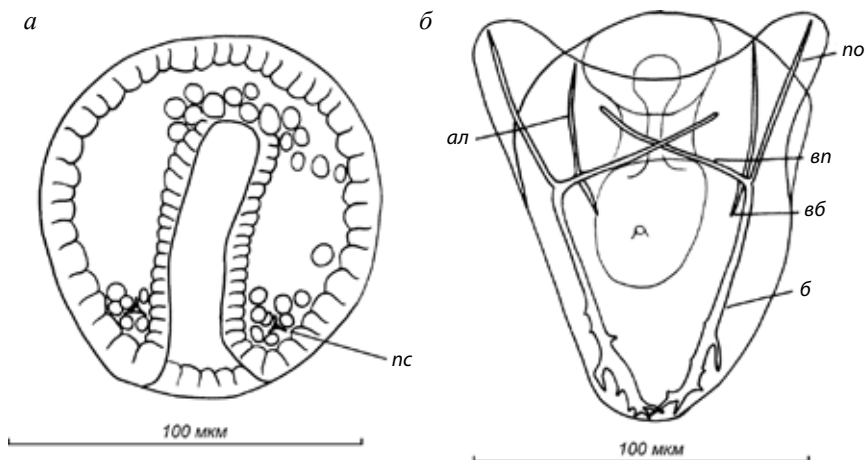


Рис. 7. *Mesocentrotus nudus*: а – гастрюла, б – ранний плутеус; ал – антеролатеральная игла, б – базальная игла, вб – вторичная базальная игла, вл – внутренняя поперечная игла, по – посторальная игла, пс – первичная спикюла (Крючкова, 1984).

матрице, связанной с мезенхимой. Рауп (Raup, 1966) считает, что последнее более вероятно. На стадии гастрюлы обычно уже хорошо видны трехлучевые спикюлы (рис. 7,а). По мере развития они усложняются, образуя «каркас» личинки, состоящий из простых или трехгранных перфорированных игл, несущих выросты и шипы и сочленяющихся друг с другом различными способами (рис. 8–11).

Отличия в строении личинки и ларвального скелета проявляются не только у крупных таксономических групп морских ежей, но и на видовом уровне, что отмечалось разными авторами (Mortensen, 1921, 1931, 1937, 1938 и др.). Это показали и наши исследования личинок, принадлежащих шести видам из Японского моря (Крючкова, Соловьев, 1975), специфичность которых показана ниже.

Наибольшим числом рук и наиболее сложным скелетом обладают представители отряда Spatangoida, одной из самых специализированных групп морских ежей. Типичной для этой группы является личинка изученного вида *Echinocardium cordatum* (Pennant)<sup>1</sup>. На рис. 8 показаны общий вид этой личинки и средняя часть скелета с обозначением основных элементов. На ранней стадии плутеус *E. cordatum* имеет две пары рук и один непарный аборальный вырост. В дальнейшем количество рук увеличивается и достигает у окончательно сформированной личинки шести пар; длина непарного

<sup>1</sup> Исследования последних лет показали, что вид *E. cordatum* распространен у атлантических побережий Западной Европы и в Средиземном море. Япономорский *Echinocardium* должен быть отнесен к другому виду.

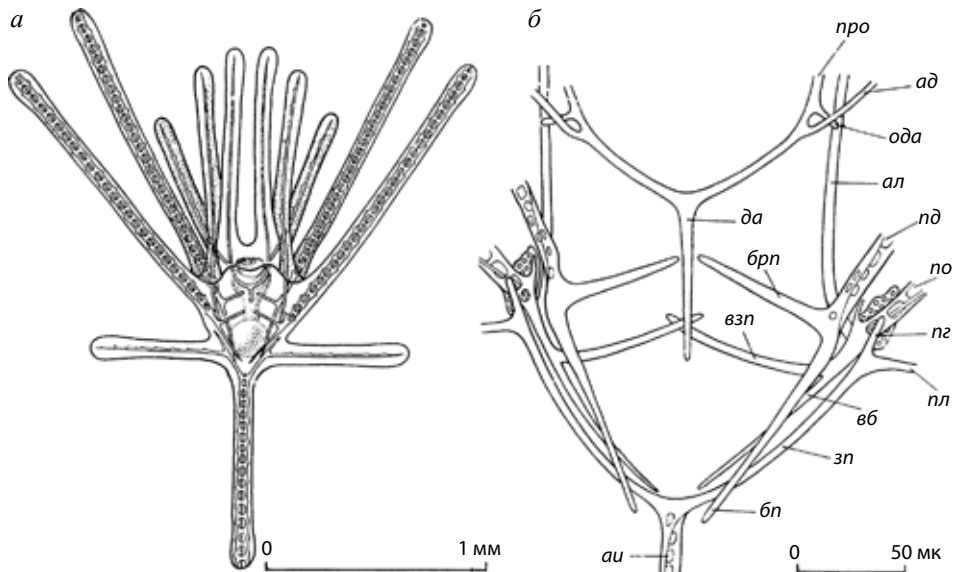


Рис. 8. Личинки *Echinocardium cordatum* (Pennant) перед началом метаморфоза: а – общий вид, б – центральная часть скелета; про – преоральная игла, ад – антердорсальная игла, ал – антеролатеральная игла, да – дорсальная арка, нл – постеродорсальная игла, по – посторальная игла, нл – постеролатеральная игла, nn – перфорированная пластинка, зп – задняя поперечная игла, ау – аборальная игла, брп – брюшная поперечная игла, вб – вторичная задняя поперечная игла, бп – базальная поперечная игла, вб – вторичная базальная игла, ода – отросток дорсальной арки (Крючкова, Соловьев, 1975).

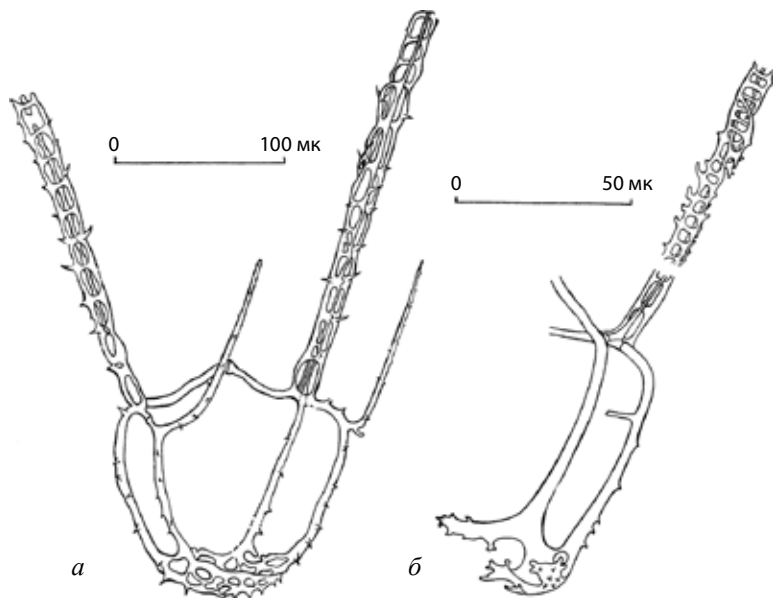


Рис. 9. Базальная «корзинка» личинки: а – *Scaphechinus griseus* (Mortensen), б – *S. mirabilis* Agassiz (4–5 суток развития) (Крючкова, Соловьев, 1975).

выроста увеличивает-ся (рис. 8,а). Скелет состоит из простых и трехгранных перфорированных игл. Тело личинки поддерживается боковыми выростами аборальной иглы, базальными и вторично-базальными иглами, имеющими выросты. В основании посторальных игл находятся перфорированные пластинки (рис. 8,б).

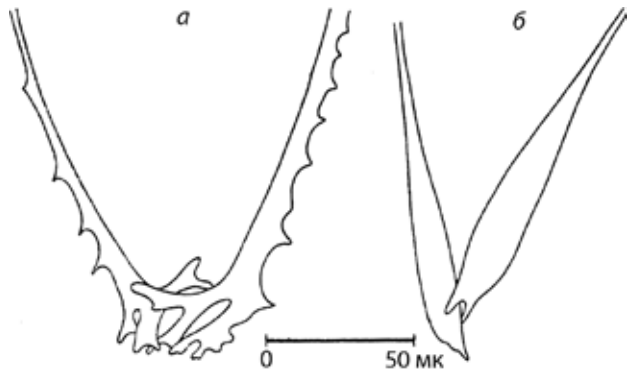


Рис. 10. Базальная часть скелета личинки: а – *Mesocentrotus nudus* (Agassiz), б – *S. intermedius* (Agassiz) (3–4 суток развития) (Крючкова, Соловьев, 1975).

Личинки плоских морских ежей (отряд Clupeasteroidea) не обладают таким большим числом скелетных элементов, как спатангоиды, но в этой группе прослеживается формирование такого характерного элемента, как базальная «корзинка», поддерживающая тело личинки снизу; она образуется при слиянии разветвленных концов двух базальных игл. Базальные и вторично-базальные (дополнительные) иглы служат опорой тела плутеуса с боков. Руки поддерживаются простыми и перфорированными иглами (рис. 9). Видовые различия строения скелета плутеусов проявляются в особенностях строения базальной «корзинки». Так, у *Scaphechinus griseus* (Mortensen) базальная корзинка представлена одной пластинкой с крупными ячейками (рис. 9,а). «Корзинка» *Scaphechinus mirabilis* Agassiz состоит из двух довольно массивных пластинок, снабженных мелкими шипами (рис. 9,б). Перфорированные иглы отличаются не столь четко: в отдельных участках изменяется характер переплетений.

Личинки не всех групп морских ежей обладают четкими диагностическими признаками, характеризующими группу в целом, как у спатангоидов и клипеастероидов. По-видимому, затруднительно дать единую характеристику для личинок отряда Samarodonta.

Существенные отличия в морфологии плутеусов на разных стадиях развития наблюдались нами у представителей двух родов этого отряда: *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus*. Скелеты личинок этих двух видов этих родов обладают разной конструкцией. Весьма существенные различия имеются уже на ранних стадиях. Базальные булавоподобные иглы *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) соединяются посредством двух шипиков на концах булав (рис. 10,б), тогда как простые тонкие иглы *Mesocentrotus nudus*

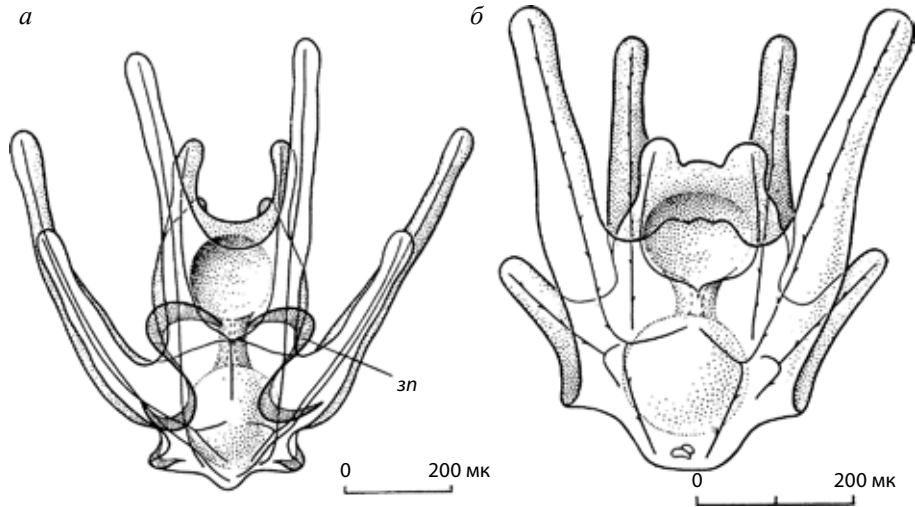


Рис. 11. Общий вид личинки перед началом метаморфоза: а – *Mesocentrotus nudus*, б – *Strongylocentrotus intermedius*; эп – эполеты (Крючкова, Соловьев, 1975).

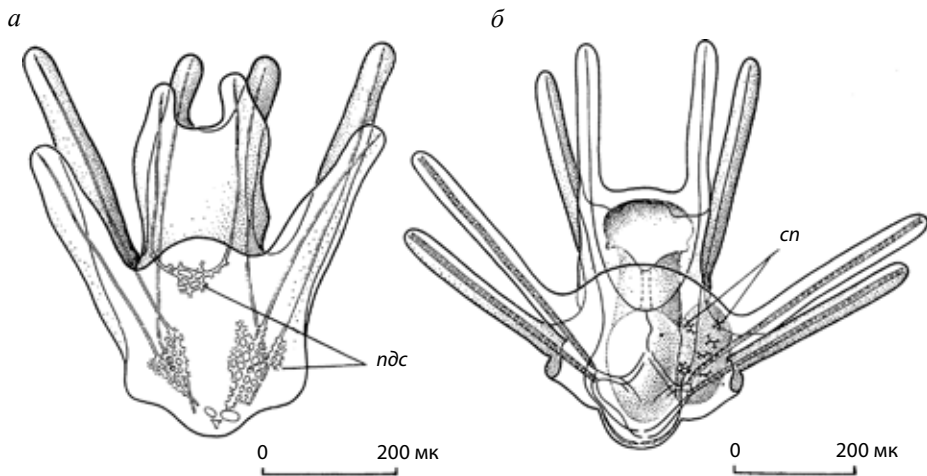


Рис. 12. Формирование дефинитивного скелета: а – закладка первичных дефинитивных пластинок у *Strongylocentrotus intermedius*, б – закладка спикул первичных дефинитивных пластинок в амниотической полости *Scaphechinus mirabilis*; ндс – пластинки дефинитивного скелета, сп – спикулы первичных дефинитивных пластинок (Крючкова, Соловьев, 1975).

(Agassiz) на концах имеют выросты, образующий сложный замок (рис. 10,*a*). На поздних стадиях у личинки *M. nudus* появляются ресничные «эполеты» (рис. 11,*a*), отсутствующие у *S. intermedius* (рис. 11,*б*). Различными способами идет формирование definitiva скелета. Первые пластинки скелета ювенильной особи *S. intermedius* начинают образовываться на посторальных и постеродорсальных иглах и дорсальной арке (рис. 12,*a*). Формирование и развитие definitiva скелета *M. nudus* протекает также, как у большинства других морских ежей, например, у *Scaphechinus mirabilis* (рис. 12,*б*), т. е. он закладывается в виде отдельных спикул — будущих первичных пластинок имаго, формирующихся с левой стороны личинки, — в амниотической полости. Важным отличием ювенильных стадий двух рассматриваемых видов является присутствие первичных педицеллярий, развивающихся у *M. nudus* еще тогда, когда личинка находится в планктоне (рис. 13), и никогда не образующихся на этой стадии у *S. intermedius*.

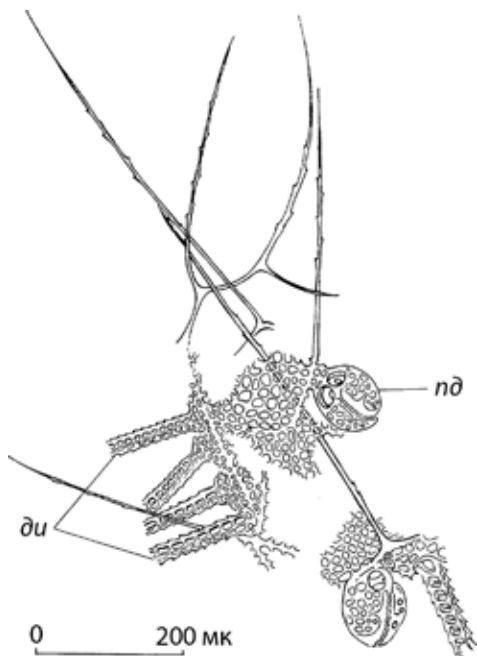


Рис. 13. Остатки личиночного скелета, definitiva иглы и педицеллярии ювенильной особи *Mesocentrotus nudus*; *du* — definitiva иглы, *nd* — педицеллярии (Крючкова, Соловьев, 1975).

Мы остановились здесь кратко на особенностях формирования definitiva скелета у изученных нами видов из Японского моря. Детальные работы по метаморфозу и развитию скелета ювенильных особей морских ежей принадлежат И. Гордон (Gordon, 1926, 1928).

Наличие известкового скелета у личинок морских ежей обуславливает возможность перехода его в фоссильное состояние. Данные о находках ископаемых личиночных скелетов пока весьма ограничены. М. Дефландр-Риго (Deflandre-Rigaud, 1946) описал из оксфорда Франции ряд остатков, несомненно являющихся фрагментами скелета эхиноплутеусов, а также мелкие definitiva иглы и створки педицеллярий ювенильных форм



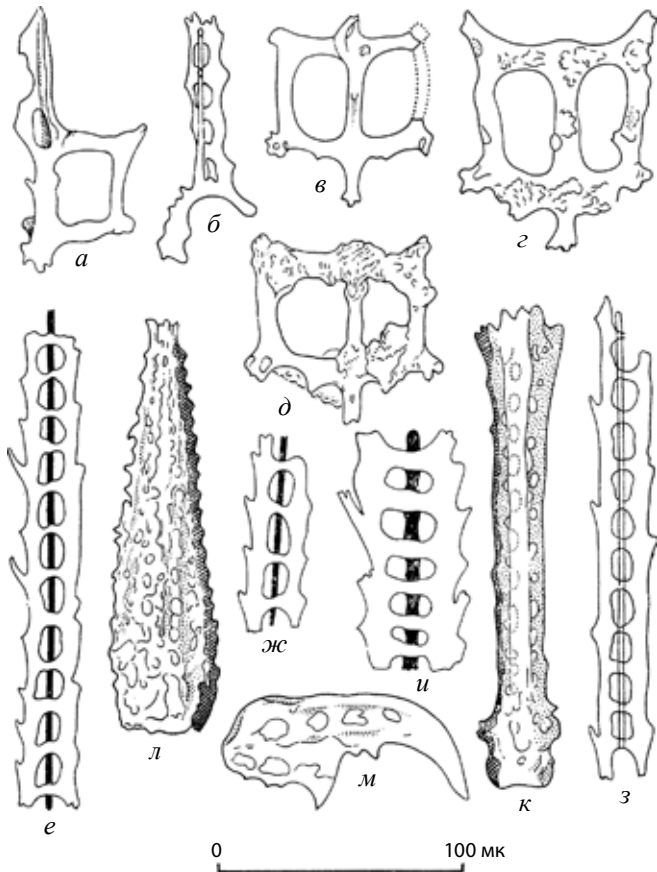


Рис. 14. Скелетные элементы личинок морских ежей из мергелей оксфорда: *a, в–д* – неполные скелеты плутеусов; *б, е–з* – фрагменты перфорированных игл плутеусов; *и–м* – элементы скелета ювенильных особей: *и, к* – definitive иглы, *л* – первичная игла, *м* – створка педицеллярии; Кальвадос, Франция (Deflandre-Rigaud, 1946).

(рис. 14). Присутствие в тех же отложениях панцирей вида *Nucleolites scutatus* дало основание автору сделать вывод о возможной принадлежности найденных фрагментов к этому же виду.

Число находок личиночных скелетов иглокожих несомненно увеличится, если микропалеонтологии будут при отмывке и отборе микрофоссилий обращать особое внимание на остатки иглокожих.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен А.В. Гужову и Г.В. Миранцеву за помощь в подготовке статьи.

Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и при поддержке гранта РФФИ, № 13-05-00459.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дорофеева Л.А., Соловьев А.Н.* 1987. О магнизиальности скелета морских ежей / Проблемы филогении и систематики иглокожих. Тез. докл. 4 всес. симп. по иглокожим. Таллин. С. 26–29.
- Крючкова Г.А.* 1983. Морфология личиночного и дефинитивного скелета морских ежей Японского моря // Дисс. канд. биол. наук. Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР. Владивосток. 174 с.
- Крючкова Г.А., Соловьев А.Н.* 1975. О личиночной стадии морских ежей // Палеонтол. журн. № 4. С. 63–71.
- Clarke F.W., Wheeler W.C.* 1922. The inorganic constituents of marine invertebrates // Prof. pap. U.S. geol. surv. № 124. P. 1–62.
- Deflandre-Rigaud M.* 1946. Vestiges microscopiques de larves d'Echinodermes de l'Oxfordien de Villers-sur-Mer // C. r. Acad. sci. Paris. T. 222. P. 908–910.
- Gordon I.* 1926. The development of the calcareous test of *Echinus miliaris* // Phil. trans. Ser. B. V. 214. P. 259–312.
- Gordon I.* 1926. On the development of the calcareous test of *Echinocardium cordatum* // Phil. trans. roy. soc. London. Ser. B. V. 215. P. 255–313.
- Gordon I.* 1928. Skeletal development in *Arbacia*, *Echinarachinus* and *Leptasterias* // Phil. trans. roy. soc. London. Ser. B. V. 217. P. 289–334.
- Jensen M.* 1981. Morphology and classification of Euechinoidea Bronn, 1860 – a cladistic analysis // Vid. Meddr. Dansk Naturh. Foren. V. 143. P. 7–99.
- Mortensen Th.* 1921. Studies of the development and larval forms of echinoderms. G. E. C. Gad. Copenhagen. 261 p.
- Mortensen Th.* 1927. Handbook of the echinoderms of the British Isle. Hymphrey Milford Oxford Univ. press. 471 p.
- Mortensen Th.* Contribution to the study of the development and larval forms of echinoderms // Mem. Acad. sci. lett. Danemark. Sec. sci. Ser. 9: 1931, T. 4, № 1, p. 1–39; 1937, T. 7, № 1, p. 1–65; 1938, T. 7, № 3, p. 1–59.
- Raup D.M.* 1959. Crystallography of echinoid calcite // J. geol. V. 67. № 6. P. 661–674.
- Raup D.M.* 1960. Ontogenetic variation in the crystallography of echinoid calcite // J. paleontol. V. 34. № 5. P. 1041–1050.
- Raup D.M.* 1962a. The Phylogeny of calcite crystallography in echinoids // J. paleontol. V. 36. № 4. P. 793–810.
- Raup D.M.* 1962b. Crystallographic data in echinoderm classification // Syst. zool. V. 11. № 3. P. 97–108.
- Raup D.M.* 1965. Crystal orientations in the echinoid apical system // J. paleontol. V. 39. № 5. P. 934–951.
- Raup D.M.* 1966. The Endoskeleton / Physiology of Echinodermata. Ed. R.A. Booloolian. Interscience publ. Los Angeles, California. P. 379–395.
- Smith A.* 1980. Stereom microstructure of the echinoid test // Spec. pap. palaeontol. № 25. P. 1–81.

*Smith A.* 1984. Echinoid Palaeobiology. Department of Palaeontology. Brit. mus. nat. hist. London. 190 p.

*Weber J.N.* 1973. Temperature dependence of magnesium in echinoid and asteroid skeletal calcite; a reinterpretation of its significance // *J. geol.* V. 81. № 5. P. 543–556.

## **THE ECHINOID SKELETON**

**A.N. Solovjev**

The skeleton of echinoids and other echinoderms is internal and mesodermal. The skeletal parts including the spines are covered with one-layer epidermis and functionally the skeleton is external to the main body of the animal. It is composed of calcite with the high content of magnesium. The quantity of magnesium differs in various parts of skeleton within the organism. It also depends on the sea water temperature. But genetic control of the relatively low taxonomic level is in this respect the major factor. The representatives of different taxonomic groups living in the same temperatures conditions have considerably different content of magnesium. Spongy and fenestrate microstructure called stereom is quite specific. Other type of microstructure is typical some element of lantern. Crisallographically every element is a calcite single crystal with definite orientations of optical axes. The formation of larval skeleton begins on the late blastula stage. The larval skeleton is quite specific and varies sometimes within the same genus in different species. The development of definitive skeleton is either connected with elements of larval skeleton or it formed independently in amniotic cavity on the left side of a larva.



Научное издание

Становление скелета  
у различных групп организмов  
и биоминерализация  
в истории Земли.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»

ПИН РАН, 2014 г.

Ответственный редактор: С.В. Рожнов

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова  
Обложка: А.А. Ермаков

Издание подготовлено при поддержке программы Президиума РАН  
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»  
и научно-образовательных центров  
Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН  
(руководитель Н.В. Пименов)  
и Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН  
(руководитель А.Ю. Розанов)

Подписано в печать 27 июня 2014 г.  
Формат 60x90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.  
Уч.-изд. л. 14. Усл. п. л. 16. Тираж 300 экз.  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)  
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в «Типографии офсетной печати»  
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ № 81

ISBN 978-5-903825-24-0



9 785903 825240