

ПОЛЫЕ СТРУКТУРЫ В СКЕЛЕТАХ РАДИОЛЯРИЙ И ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2012 г. М. С. Афанасьева*, Э. О. Амон**

*Палеонтологический институт РАН
117997, г. Москва, Профсоюзная ул., 123
E-mail: afanasieva@paleo.ru

**Институт геологии и геохимии УрО РАН
620075, г. Екатеринбург, Почтовый пер., 7
E-mail: amon@igg.uran.ru

Поступила в редакцию 09.02.2012 г.

Иглы являются важнейшим конструкционным элементом в скелетах радиолярий; при этом иглы, как правило, сплошные, редко – полые. Субцилиндрические полые иглы в скелетах радиолярий возникли в среднем кембрии. Позднее, во многих периодах фанерозоя, вплоть до современности, подобные структуры возникали неоднократно во всех классах радиолярий-полицистин. В ископаемом состоянии полые иглы и иные полые структуры скелета встречаются редко. Развитие полых игл, выполняющих функцию ориентации, обеспечивает дополнительные возможности для приспособления к планктонному образу жизни. По-видимому, ген полых игл находится в латентном состоянии у каждого вида во всех классах радиолярий и активизируется только в экстремальных ситуациях. Стрессовые обстановки среды обитания создают условия, при которых точное ориентирование тела организма в водной толще становится для радиолярий небезразличным, и способствует появлению морфологических структур, облегчающих функцию ориентации.

Ключевые слова: *радиолярии, морфология, полые структуры скелета, функциональное значение, фанерозой.*

ВВЕДЕНИЕ

Иглы являются одним из важнейших элементов конструктивной морфологии микроскопических кремневых скелетов радиолярий. При их участии возникает фантастическое разнообразие конструкций скелетов радиолярий. Они обладают различной формой, толщиной, габитусом, геометрией, количеством, направлением и размещением на скелете и относятся к радиальным элементам скелетов.

Форма основных радиальных игл очень разнообразна: стержневидные (рис. 1а, б), конусовидные (рис. 1в, г) или граненые (рис. 1д–з) с различным сечением игл и их граней, и осложненные развитием дополнительных образований [3–5, 32]. Как правило, иглы всех радиолярий относительно прямые и одиночные, реже встречаются двойные и изогнутые иглы, а также другие причудливо-разнообразные формы. Иногда радиальные иглы ветвятся или беспорядочно, или с сохранением осевой иглы, или дихотомически. Боковые отростки игл (апофизы) могут иметь сходные с иглой толщину и форму или отличаться от нее (рис. 1з). Кроме этого, среди радиолярий распространены формы с иглами, обрастающими скелетной тканью внешней оболочки скелета (рис. 1и). Длина основных игл меняется от 15 до 470 мкм.

Основные иглы скелетов радиолярий можно разделить на три группы: 1) сплошные; 2) с тон-

ким внутренним полым каналом, диаметр которого уступает толщине стенки иглы (наподобие внутреннего канала спикул губок); 3) полые, у которых диаметр внутренней полости превосходит толщину стенки иглы.

По своему функциональному назначению все три типа игл примерно равноценны и имеют следующие функции: (1) увеличение прочности скелета, (2) разделение тела организма на отдельные зоны, различающиеся метаболическими реакциями и выполняющие разные физиологические функции [5], (3) обеспечение флотации – парение [27, 28] и ориентация организмов с полыми иглами [6, 31].

Тем не менее, по прочностным характеристикам иглы неравноценны:

– сплошные иглы и иглы с тонким внутренним каналом характеризуются повышенной прочностью, устойчивостью к внешним воздействиям;

– полые иглы с тонкими стенками отличаются хрупкостью и пониженной прочностью: эти иглы чаще других ломаются и в коллекционном материале представлены базальными фрагментами.

Согласно представлениям неонтологов, внешние иглы скелета связаны с аксоподиями и служат опорой для их проксимальных частей. Аксоподии протягиваются вдоль лучей внутренней сферы и выходят за пределы внешней оболочки через крупные поры у основания радиальных игл. При этом наиболее совершенные граненые иглы при мень-

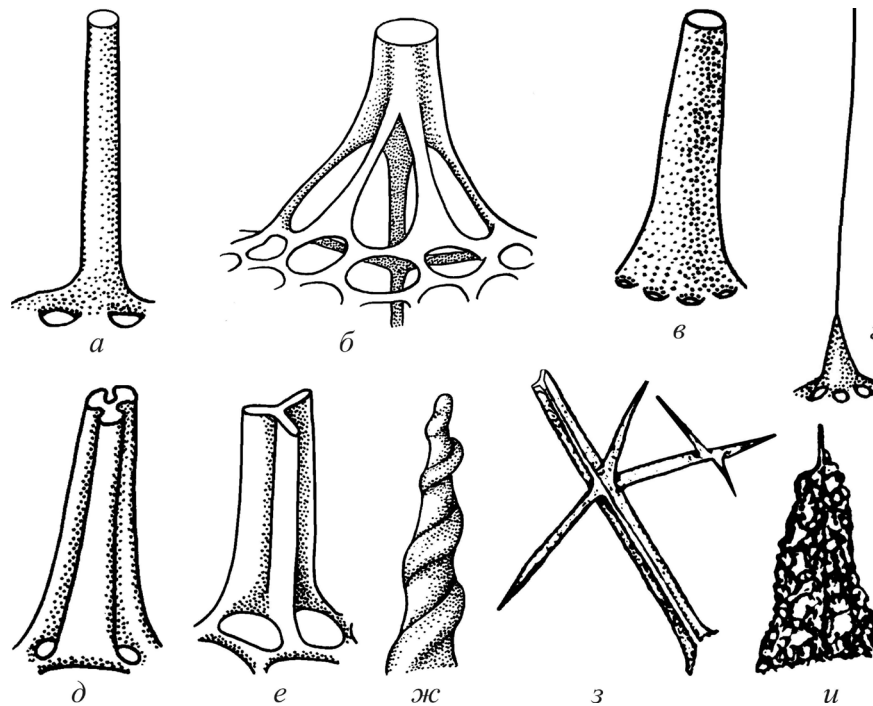


Рис. 1. Форма и строение основных игл в скелетах Polycystina.

a, б – стержневидные иглы: *a* – стержневидная, *б* – стержневидная, укрепленная у основания растяжками; *в, г* – конусовидные иглы: *в* – конусовидная, *г* – конусовидная с волосатым концом; *д-з* – граненые иглы: *д* – трехгранная с \blacktriangleleft -образным сечением, *е* – трехгранная с Y-образным сечением, *ж* – спиралевидная, *з* – игла с апофизами; *и* – игла обрастающая скелетной тканью внешней оболочки скелета (*a* – по [27]; *б-и* – по [20, 28], с добавлениями).

шем расходе материала служат лучшей опорой для аксоподий. Граненые иглы состоят из пластин, спаянных одним краем в фигуру, дающую Y-образный, \blacktriangleleft -образный или \times -образный излом (рис. 1*д, е, з*), поэтому число пор в основании граненых игл равно трем или четырем. Это позволяет предположить, что радиальным граненым иглам сопутствуют три или четыре аксоподии, которые проходят в желобках, образуемых гранями иглы [27].

Важно подчеркнуть, что, поскольку скелет у радиолярий внутренний, иглы, даже выходя за пределы основного тела организма, всегда покрыты слоем цитоплазмы (эктоплазмы). Цитоплазма регенерирует иглы, восстанавливая поврежденные участки. Не менее важна их роль и для поддержания эуплазматических образований [27, 28, 34, 42].

В подавляющем большинстве случаев иглы у радиолярий сплошные, без внутреннего полого канала (рис. 1). Но иногда у отдельных экземпляров радиолярий среди основных игл наблюдаются полые трубковидные радиальные образования, имеющие внутри полый канал или полость (рис. 2, 3).

Долгое время считалось, что только радиолярии подтипа Phaeodaria могут иметь полые иглы, а у радиолярий подтипа Polycystina иглы всегда сплошные. Только в середине 70-х годов прошлого века полые иглы были впервые обнаружены Ж. Дефландром и М.Г. Петрушевской у радиолярий подтипа Polycystina [26, 41, 58].

Полые иглы и иные полые структуры скелета установлены нами у отдельных представителей 47 видов во всех пяти классах радиолярий-полицистин: Aculearia, Stauraxonaria, Sphaerellaria, Spumellaria и Nassellaria (табл. 1).

При этом полые иглы являются характерным морфологическим признаком скелетов только у представителей отряда Anakrusata, у рода *Capnuchosphaera* из класса Sphaerellaria, и у некоторых видов спумеллярий (*Secuicollacta vallipuella*) и населлярий (роды *Nothotripodiscinus*, *Archipilium* и *Lychnocanium*). В остальных случаях (табл. 1) нами отмечено только единичное появление полых игл или иных полых структур скелета в отдельных экземплярах радиолярий, скелеты которых характеризуются развитием сплошных стержневидных или трехгранных игл.

В настоящей статье на примере, главным образом, радиолярий палеозоя, впервые систематизируются полые структуры скелетов радиолярий, приводится их краткое описание, показывается морфофункциональное значение, связь их появления в скелетах с факторами окружающей среды.

ПОЛЫЕ ИГЛЫ РАДИОЛЯРИЙ

Полые иглы и иные полые структуры встречаются в скелетах радиолярий крайне редко, поэтому неудивительно, что многие специалисты либо не

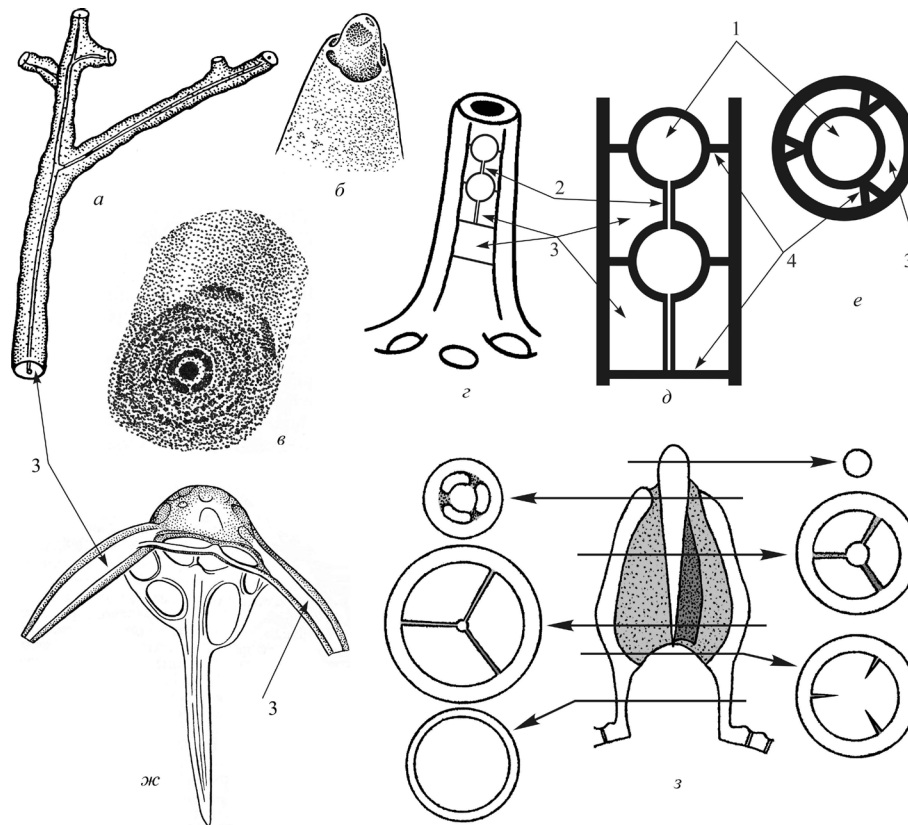


Рис. 2. Форма и строение полых игл в скелетах Polycystina.

a – субцилиндрическая, неупорядоченно ветвящаяся игла (по [28, рис. 60, 1]); *б* – кончик иглы *Amphisphaera neptunus* Haeckel, 1887 (по [28, рис. 19, VII]); *в* – скол иглы *Stylosphaera minor* Clark et Campbell, 1942 с многочисленными внутренними слоями и внутренней капсулой (по [28, рис. 19, VIII]); *г* – трубчатая игла (по [28, рис. 14, IV], с добавлениями); *д, е* – схема строения полых игл: *д* – продольное сечение, *е* – поперечное сечение (стрелками указаны: 1 – капсулы, 2 – трубки-каналы, 3 – полости игл, 4 – пластины-распорки); *ж* – строение скелета *Archipilium orthopterum* Haeckel, 1881 (по [27, рис. 369]); *з* – схема строения иглы *Capnuchosphaera lea* De Wever, 1979, показывающая основные структурные элементы иглы на разных уровнях поперечных срезов (обозначено стрелками) (по [42, fig. 129, 1]).

встречали их, либо не придавали им большого значения и как бы “не замечали”. Считается, что подобные образования – это своего рода экзотика.

На создание полых игл организм, скорее всего, тратит меньше внутренней энергии и конструктивно материала [49]. В неблагоприятных условиях среды обитания это могло стать одним из важных факторов в борьбе за выживание. В связи с тем, что полые иглы, несмотря на редкость, свойственны представителям всех классов радиолярий (табл. 1), можно считать ген полых игл включенным в общий генотип типа радиолярий. По-видимому, данный участок генома имеется у каждого вида во всех классах радиолярий, однако он находится в латентном состоянии и “просыпается” только в экстремальных ситуациях либо иных специфических условиях, что не противоречит представлениям современной генетики и эволюционной теории [23].

Впервые серьезное внимание на полые каналы в иглах радиолярий обратил Ж. Дефляндр [41], выявив их у представителей *Nothotripodiscinus johannimonicae* Deflandre, 1972. Несколько позд-

нее М.Г. Петрушевская также обнаружила полые иглы у представителей класса Nassellaria: *Archipilium orthopterum* Haeckel, 1881 из донных четвертичных отложений тропической Пацифики (рис. 2, *ж*) [26, 58].

Примеры полых игл из четвертичных донных отложений Антарктики у сферических пористых радиолярий из класса Sphaerellaria¹: скол иглы *Stylosphaera minor* Clark et Campbell, 1942 с многочисленными внутренними слоями (рис. 2*в*) и кончик полых иглы *Amphisphaera neptunus* Haeckel, 1887 (рис. 2*б*; рис. 3*а, б*), а также полые иглы у радиолярий из класса Stauraxonaria: *Lithelius* sp. (рис. 3*в, г*), позволили М.Г. Петрушевской сделать заключение о том, что полые иглы встречаются и у других радиолярий подтипа Polycystina [26, 27, 58]. Однако, она считала, что радиальные иглы с внутренним каналом архаичны и нетипичны для кайнозойской фауны радиолярий, а наличие полых игл

¹ Классификация радиолярий на уровне высших таксонов приводится согласно исследованиям М.С. Афанасьевой и Э.О. Амона [5, 32].

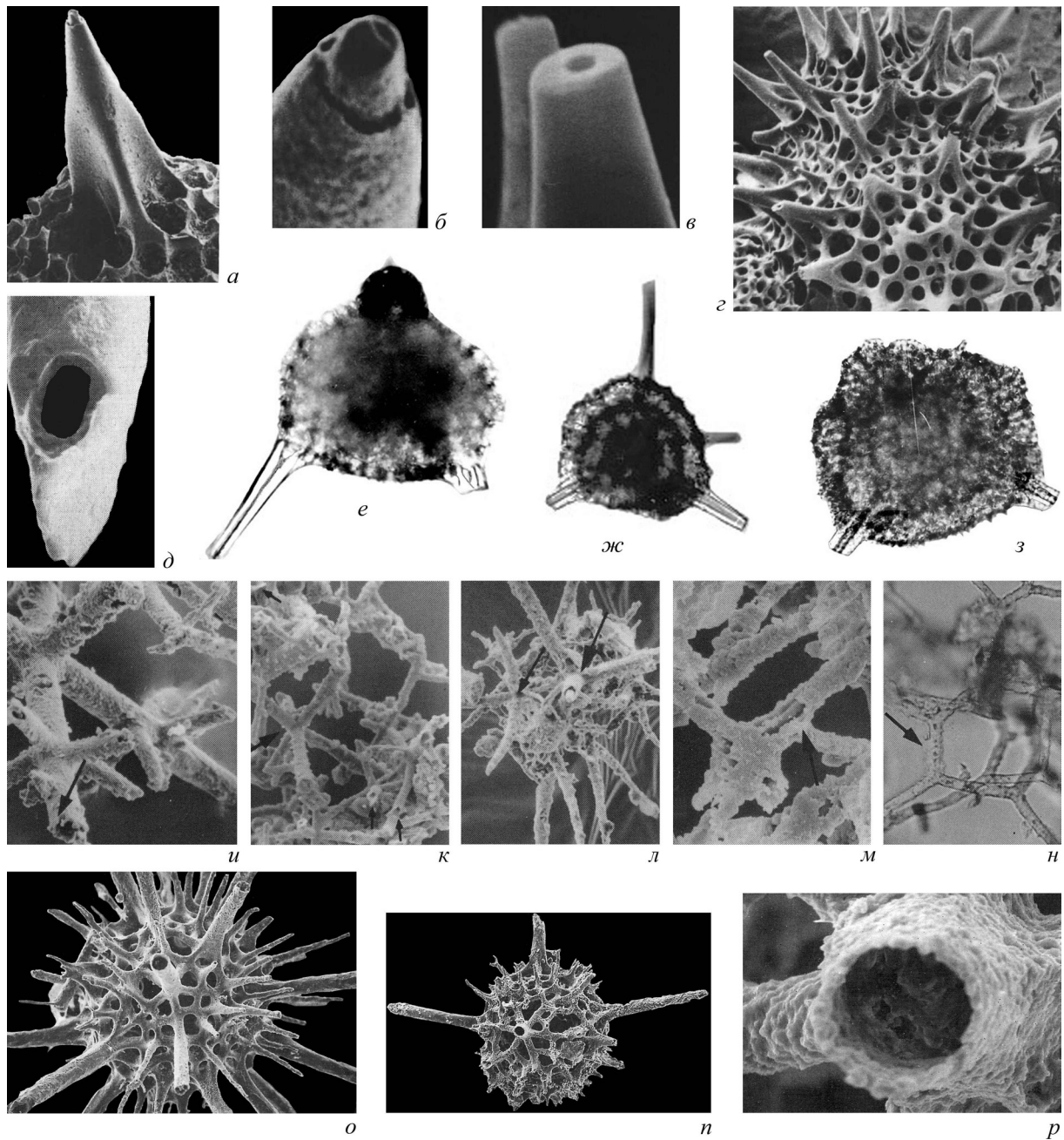


Рис. 3. Полые структуры в скелетах Sphaerellaria (а, б), Stauroxonaria (в, г, ж, з), Nassellaria (д, е), Aculearia (и, к) и Spumellaria (л-р).

а, б – *Amphisphaera neptunus* Haesckel, 1887 (из [26, pl. 28, figs. 3, 4]): а – $\times 800$, б – $\times 5200$; в, г – *Lithelius* (?) sp. (по [26, pl. 33, figs. 1, 2]): в – $\times 6200$, г – $\times 670$; д, е – *Lychnocanium bellum* Clark et Campbell, 1942: д – $\times 2000$ (из [27, табл. II, фиг. 8]), е – $\times 420$; ж – *Stylodictyon composita* (Kozlova, 1966), $\times 600$; з – *Stylodictya carteri* Amon, 2000, $\times 400$; и – *Fasciculata* gen. et sp. indet. (по [64, fig. 7, 19]) $\times 100$; к, л – простые полые трубки (по [63, pl. 4, 20, pl. 7, figs. 6]): к – *Palaeospiculum devoncourtenensis* Won, 1999, $\times 480$, л – *Spongomassa gigantea* Won, 1999, $\times 255$; м, н – двойные полые трубки, состоящие из внутренних и внешних трубок (из [63, pl. 5, fig. 7; pl. 9, fig. 18]): м – *Archeoentactinia tetractinia* Won, 1999, $\times 150$, н – *Archeoentactinia delicata* Won, 1999, $\times 960$; о – трубки, разделенные на секции, которые напоминают серию капелек (из [63, pl. 10, fig. 11]): *Protobiramus biaxialis* Won, 1999, $\times 300$; п, р – *Secuicollacta vallipuellae* MacDonald, 1998 (по [49, figs. 3.8, 3.9, 3.10]): п – в полости одной из полых игл видна внутренняя капсула, $\times 310$; р – внутренняя полость иглы большого диаметра $\times 240$.

связано только с особенностями формирования скелетов в онтогенезе радиолярий.

Полые иглы и иные полые структурные элементы не получили широкого распространения в скелетах радиолярий.

Вместе с тем, полые иглы и полые структуры, согласно нашим наблюдениям и анализу литературных данных, можно встретить как у радиолярий палеозоя, так и у представителей радио-

Таблица 1. Виды радиолярий подтипа Polycystina с полыми структурами в скелетах

Класс	Отряд	Вид	Возраст
Sphaerellaria Haeckel, 1881	Anakrusata Nazarov, 1977	<i>Anakrusa conspersa</i> Nazarov, 1977	O ₂ l
		<i>Anakrusa myriacantha</i> Nazarov, 1977	O ₂ l
		<i>Aulielina aspersa</i> Nazarov, 1977	O ₂ l
	Inaniguttata Nazarov et Ormiston, 1984	<i>Inanigutta dasysa</i> (Nazarov, 1976)	O ₂ l
	Entactiniata Riedel, 1967	<i>Astroentactinia crassata</i> Nazarov, 1975	D ₃ fm ₁
		<i>Bientactinosphaera zuraevi</i> Afanasieva et Amon, 2011	D ₃ fm ₁
		<i>Entactinia bella</i> Afanasieva et Amon, 2011	D ₃ fm ₁
		<i>Helioentactinia valavica</i> Nazarov et Ormiston, 1993	D ₃ fm ₁
		<i>Entactinia paula</i> Foreman, 1963	D ₂ ef ₃
	Sphaerellata Haeckel, 1887	<i>Amphisphaera neptunus</i> Haeckel, 1887	Recent
		<i>Stylosphaera minor</i> Clark et Campbell, 1942	Recent
		<i>Capnuchosphaera theloides</i> De Wever, 1979	T ₃
		<i>Capnuchosphaera triassica</i> De Wever, 1979	T ₃
		<i>Capnuchosphaera</i> sp. A	T ₃
		<i>Capnuchosphaera lea</i> De Wever, 1979	T ₂ -T ₃ n
Spumellaria Ehrenberg, 1875	Cancelliata Afanasieva et Amon, 2003	<i>Tetracircinata reconda</i> Nazarov et Ormiston, 1984	P ₁ ar
		<i>Haplentactinia alekseevi</i> Afanasieva, 2000	D ₃ fm ₁
		<i>Haplentactinia rhinophyusa</i> Foreman, 1963	D ₃ fm ₁
		<i>Polyentactinia rudihispida</i> Nazarov et Ormiston, 1993	D ₃ fm ₁
		<i>Polyentactinia circumretia</i> Nazarov et Ormiston, 1993	D ₃ fr ₂
		<i>Secuicollacta vallipuellae</i> MacDonald, 1998	S ₁ ll ₃
		<i>Archeoentactinia delicata</i> Won, 1999	Є ₂
		<i>Archeoentactinia incaensis</i> Won, 1999	Є ₂
		<i>Archeoentactinia tetractinia</i> Won, 1999	Є ₂
		<i>Protobiramus biaxialis</i> Won, 1999	Є ₂
	Spongiata Afanasieva et Amon, 2003	<i>Tetragregnon quadrispinosa</i> (Foreman, 1963)	D ₃ fr ₂ -fm ₁
		<i>Spongomassa gigantea</i> Won, 1999	Є ₂
		<i>Spongomassa</i> sp. 1	Є ₂
	Aculearia Afanasieva, 1999	Fasciculata Afanasieva et Amon, 2003	<i>Ceratoikiscum? cf. vimenum</i> Nazarov et Ormiston, 1983
<i>Nazarovites pinnula</i> Afanasieva, 2000			D ₃ fr ₂
<i>Palaeoscenidium scaurum</i> Afanasieva, 2000			D ₃ fr ₂
<i>Palacantholitus stellatus</i> Deflandre, 1973			C ₁ t ₃ D ₃ fr ₂ D ₂ ef ₃
Fasciculata gen. et sp. indet.			Є ₃
<i>Palaeospiculum arcussimile</i> Won, 1999			Є ₂
<i>Palaeospiculum burkensis</i> Won, 1999			Є ₂
<i>Palaeospiculum dendrooides</i> Won, 1999			Є ₂
<i>Palaeospiculum devoncourtensis</i> Won, 1999			Є ₂
<i>Palaeospiculum georginaensis</i> Won, 1999			Є ₂
<i>Palaeospiculum parvum</i> Won, 1999		Є ₂	
<i>Palaeospiculum radiatum</i> Won, 1999		Є ₂	
Stauraxonaria Afanasieva et Amon, 2005		Spongodiscata Haeckel, 1881	<i>Stylodictyon composita</i> (Kozlova, 1966)
	<i>Tholodiscus fresnoensis</i> (Foreman, 1963)		K ₂ cp-m
	<i>Stylodictya carteri</i> Amon, 2000		K ₂ st ₂ -cp ₁
	Spongurata Haeckel, 1862	<i>Lithelius</i> (?) sp.	Recent
Nassellaria Ehrenberg, 1847	Cyrtidinata Haeckel, 1881	<i>Nothotripodiscinus johannismonicae</i> Deflandre, 1972	Recent
		<i>Archipilium orthopterum</i> Haeckel, 1881	Recent
		<i>Lychnocanium bellum</i> Clark et Campbell, 1942	P ₂ i-Q

лярий мезозоя и кайнозоя (табл. 1). При этом полые элементы скелета радиолярий можно обнаружить не только при работе в сканирующем электронном микроскопе, но и при исследовании препаратов в проходящем свете оптического микроскопа. Иглы, которые выглядят как сплошные на фотографиях СЭМ, в действительности могут быть полыми, что выявляется лишь при просмотре скелетов на просвет. С подобным явлением столкнулась М.-З. Вон при исследовании среднекембрийских радиолярий Австралии (рис. 3о) [63], а также мы при работе с меловыми и палеогеновыми формами (рис. 3е–з) [1].

Строение полых игл и иных полых скелетных образований различно: они могут представлять собой простые полые трубки (рис. 2а, ж; рис. 3к, л; табл. I, фиг. 1–3, 6, 7, 14, 15), но могут быть устроенны много сложнее (рис. 2б–е, з; рис. 3м–о).

Своеобразные полые иглы развиты у средне-позднекристаллических представителей подсемейства *Carpnuchosphaerinae* (рис. 2з) [42, 43]. Здесь иглы в основании толстые, полые, средняя часть игл – вздутая, нередко винтообразная. Она разделена внутренними вертикальными перегородками на три внутренних канала, которые открываются в нижнюю часть иглы тремя порами. Концы игл – тонкие, стержневидные.

М.-З. Вон [63] описала два типа полых игл у среднекембрийских радиолярий Австралии: простые трубки (рис. 3к, л) и двойные трубки (рис. 3м, н), состоящие из внутренних и внешних трубок. При этом оба типа полых игл могут встречаться у одного экземпляра, а двойная трубка может превращаться в простую посредством слияния стенок на дистальном конце. Кроме того, М.-З. Вон замечено, что полости в трубках разделены на секции и напоминают серию капелек (рис. 3о), правда, это может быть видно только в световом микроскопе.

Нами выявлены полые иглы, которые, по крайней мере, в своей проксимальной трети, имеют сложное внутренне строение (рис. 2б–е; табл. I).

Одни полые иглы и перекладыны разделены горизонтальными пластинчатыми септами (рис. 2г, д; табл. I, фиг. 9, 17, 18).

Другие полые иглы осложнены развитием особых капсул (рис. 2в–е; табл. I, фиг. 10, 13), которые поддерживаются точно по центру иглы радиальными пластинчатыми септами (рис. 2в–е; табл. I, фиг. 5, 10, 13, 21), нередко сдвоенными (рис. 2е; табл. I, фиг. 5, 10). Цепочки капсул, следуя друг за другом, протягиваются вдоль длины полых игл и соединяются друг с другом, скорее всего, тонкими трубками-каналами (рис. 2г, д). Аналогичные внутренние капсулы можно видеть на сколе полых игл с многочисленными внутренними слоями (рис. 2в) на рисунке М.Г. Петрушевской [28] и в полости некоторых игл (рис. 3н) силурийских радиолярий, обнаруженных Ю. Макдональдом [49]. К сожалению, данные изображения внутренних капсул приведе-

ны без комментариев этого редкого явления. Похожие внутренние капсулы в форме капелек (рис. 3о) были отмечены М.-З. Вон [63].

Капсулы полые (табл. I, фиг. 10). Если же они сплошные (табл. I, фиг. 13), то это, скорее всего, явление вторичное. Толщина стенки капсулы сравнима с толщиной стенки полых игл или несколько меньше ее (табл. I, фиг. 10). Внутренняя поверхность полых игл гладкая, а внутренняя и внешняя поверхности капсул неровные, с мелкими бугорками и выступами (табл. I, фиг. 10, 13).

Следует отдельно заметить, что мы не рассматриваем в качестве полых игл образования в форме длинных лопастей, присущих представителям отряда *Radiiformata* из класса *Stauraxonaria*: *Quadrirremis* Nazarov et Ormiston, 1985, *Quinquarremis* Nazarov et Ormiston, 1983, *Defladrella* De Wever et Caridroit, 1984, *Ormistonella* De Wever et Caridroit, 1984 и *Nazarovella* De Wever et Caridroit, 1984, достаточно широко распространенных в верхнекаменноугольных и пермских отложениях (табл. I).

У данных форм ставраксонных радиолярий полыми являются не иглы, а длинные лопасти или “руки”, т.е. структуры иного уровня организации скелета. Часто, например, у *Nazarovella*, полые структуры у проксимального основания представляют собой трубки, а далее, по всей длине лопасти, трубки размыкаются, образуя своеобразный желоб. У некоторых форм, например, у *Deflandrella*, лопасти внутри разделены септами на отдельные камеры (5 и более). У представителей *Quadrirremis* лопасти в дистальной половине прободены крупными порами четырехугольного или близкого к нему облика, что, несомненно, облегчало скелет [5, 32, 42, 55].

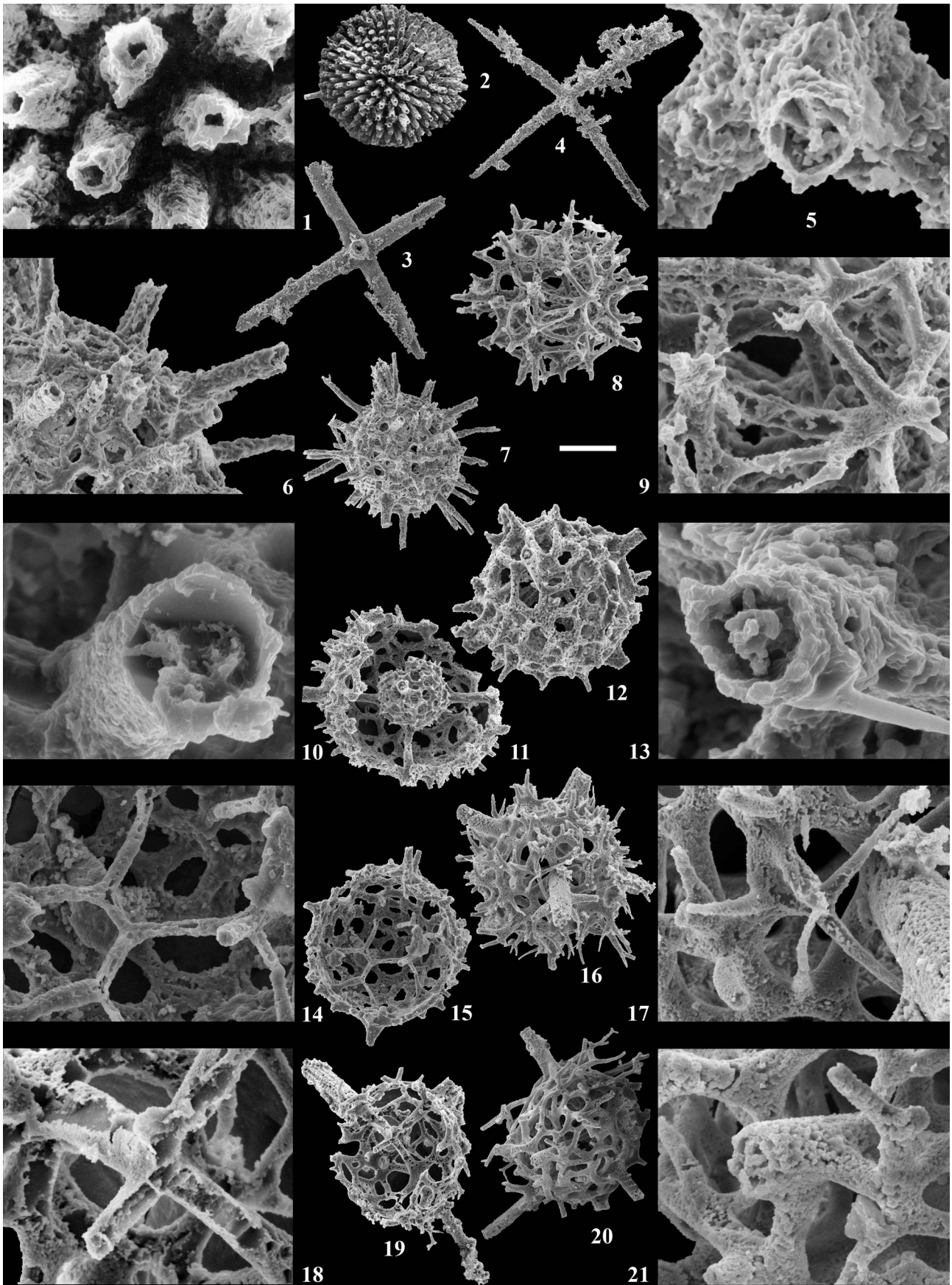
Можно предположить, что эти крайне интересные полые структуры и, особенно, длинные желобообразные лопасти являлись своеобразной поддержкой особых аксоподий-жутиков, которые активно поддерживали организм с довольно тяжелым и массивным скелетом в состоянии парения (флотирования) и для перемещений в водной среде.

О ФУНКЦИОНАЛЬНОМ ЗНАЧЕНИИ ПОЛЫХ ИГЛ РАДИОЛЯРИЙ

Функциональное и физиологическое назначение камер и капсул в полых иглах не вполне ясно. Однако вполне правдоподобно, что подобные полые иглы предназначены для выполнения дополнительных функций.

Гипотетически возможно, что камеры и капсулы в полых иглах могли быть частью общего гидростатического аппарата, позволявшего индивидуальному организму:

1) менять горизонт пребывания в толще воды, избегая неблагоприятных сезонных внешних воздействий (похолодание, снижение и флуктуации солености, содержания растворенного SiO_2 и др.);



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

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

Эта гипотеза не лишена оснований, так как уже давно замечены вертикальные миграции современных радиолярий в толще воды на десятки метров с суточной и сезонной регулярностью [5, 28, 36, 47]. А. Мацуока [50] наблюдал не менее четырех поведенческих стратегий различных радиолярий при поимке пищи (органическая взвесь, бактерии, динофлагелляты, диатомеи и др.), как минимум две из которых требуют особой ориентировки тела в пространстве и связаны с целенаправленными перемещениями в толще воды.

Известно, что для обеспечения гидростазиса, т.е. для взвешенного равновесного флотирования (парения) в морской воде, в организме радиолярий есть особые функциональные вакуоли – многочисленные крупные жировые включения величиной 3–4 мкм и газовые вакуоли, приводящие к уменьшению удельной массы тела. Вакуоли могут

исчезать, тогда удельная масса тела увеличивается и радиолярии опускаются. Когда вакуоли восстанавливаются, клетка поднимается в верхние слои воды [28, 35].

Главный фактор, способствующий замедлению движения радиолярий, это увеличение удельной поверхности тела, сопровождающееся увеличением силы трения. В этом случае лучшему парению организма в толще вод также способствует расчленение поверхности цитоплазматического тела радиолярий. При этом важную роль играют скелетные образования, способствующие расчленению наружной поверхности и являющиеся как бы “подмостками”, на которых разыгрываются основные физиологические процессы [2].

В наибольшей степени поверхность тела радиолярий увеличивается нитевидными аксоподиями, имеющими множество лабильных ворсинок [25]. Увеличение или уменьшение числа микроворсинок приводит к изменению площади поверхности аксоподий. При этом общая поверхность аксоподий в тысячи раз больше, чем поверхность собственно тела организма (при одной и той же массе тела). И именно благодаря такой большой удельной поверхности аксоподии поддерживают организм во взвешенном состоянии и служат тончайшим гидростатическим аппаратом для успешного парения радиолярий в толще воды.

Скорость погружения или всплывания радиолярий любой формы зависит от формы клетки, прямо пропорциональна квадрату оптимального радиуса тела, разности плотностей цитоплазмы и морской воды и обратно пропорциональна вязкости среды. При этом следует помнить, что радиолярии очень малы, поэтому вода для них по плотности, как для нас вазелин [10, 28].

Полые, как и другие иглы, также служат для цели оптимизации взвешенного парения в морской воде (рис. 1, 2, 3), увеличивая общую поверхность тела. Они облегчают скелет, уменьшая общую его массу, наподобие того, как это встречается у других простейших, имеющих опаловый внутренний скелет. Таковы, к примеру, скелеты силикофлагеллят, состоящие из полых перекладин, выполненных из аморфного кремнезема [48], известные с раннего альба [51]. У многих солнечников в эктоплазме формируются на поверхности клетки иглы разного облика (пластинки, диски, трубочки, вилочки и др.), построенные либо из опала, либо имеющие хитиноидную природу. У *Sticholonche* (Тахородиды) минеральный скелет представлен розетками опаловых игл, расположенных на границе эндо- и эктоплазмы; иглы имеют вид трубочек. Скелет феодарий образован отдельными опаловыми иглами, часто полыми внутри. Формирование таких игл в процессе онтогенеза у феодарий отлично от радиолярий: у феодарий кремнезем откладывается по периферии матричного пузырька, имеющего форму

Таблица I. Фотоизображения радиолярий с полыми структурами скелетов

Средний ордовик, лландейльский ярус, Восточный Казахстан, Юго-Западное Предчирчингизье, р. Чаган (из [18] – фиг. 1, 2). Нижний карбон, верхнетурнейский подъярус, Оренбургское Предуралье – фиг. 3. Средний девон, верхний эйфель, формация Хотеч, Пражский бассейн, Чешская Республика – фиг. 4, 5. Верхний девон, нижнефаменский подъярус: Полярный Урал, Лемвинская зона, р. Пальник-Ю – фиг. 6-15; Средний Урал, Пермский край, р. Вильва – фиг. 16-21.
Фиг. 1, 2. *Anakrusa myriacantha* Nazarov, 1977, экз. ГИН, № 4333: 1 – (штрих = 30 мкм), 2 – (штрих = 157 мкм).
Фиг. 3–5. *Palacantholithus stellatus* Deflandre, 1973: 3 – экз. ПИН, № 5247/15673 (штрих = 126 мкм); 4, 5 – экз. ПИН, № 5323/15985: 3 – (штрих = 110 мкм), 5 – фрагмент (штрих = 13 мкм).
Фиг. 6, 7. *Astroentactinia crassata* Nazarov, 1975, экз. ПИН, № 5312/15914: 6 – фрагмент (штрих = 29 мкм), 7 – (штрих = 86 мкм).
Фиг. 8, 9. *Tetragrepon quadrispinosa* (Foreman, 1963), экз. ПИН, № 5312/15721: 8 – (штрих = 46 мкм), 9 – фрагмент (штрих = 13 мкм).
Фиг. 10, 11. *Bientactinosphaera zuraevi* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5312/15732: 10 – фрагмент (штрих = 5 мкм), 11 – (штрих = 68 мкм).
Фиг. 12, 13. *Entactinia bella* Afanasieva et Amon, 2011, экз. ПИН, № 5312/15760: 12 – (штрих = 50 мкм), 13 – фрагмент (штрих = 5 мкм).
Фиг. 14, 15. *Polyentactinia rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993, экз. ПИН, № 5312/15765: 17 – фрагмент (штрих = 18 мкм), 18 – (штрих = 59 мкм).
Фиг. 16, 17. *Haplentactinia rhinophyusa* Foreman, 1963, экз. ПИН, № 5369/15618: 16 – (штрих = 62 мкм), 17 – фрагмент (штрих = 13 мкм).
Фиг. 18–21. *Haplentactinia alekseevi* Afanasieva, 2000: 18, 19 – экз. ПИН, № 5369/15619: 18 – фрагмент (штрих = 13 мкм), 19 – (штрих = 59 мкм); 20, 21 – экз. ПИН, № 5369/15637: 20 – (штрих = 62 мкм), 21 – фрагмент (штрих = 12 мкм).

будущей иглы, поэтому внутри сформированной иглы остается полость [13].

Внутренние полости капсул (рис. 2в, г, д-1, е-1) и камер (рис. 2г-3, д-3, е-3) в полых иглах (рис. 2а-3, ж-3) могли быть заполнены газом или, скорее всего, жидкой субстанцией, по плотности меньшей, чем средняя плотность эктоплазмы (например, эта субстанция может быть лишена белковых молекул и/или их агрегатов). При этом внутренняя полость полой иглы с развитыми капсулами могла быть заполнена эктоплазмой, либо другой жидкой субстанцией, близкой к ней (рис. 2г-3, д-3, е-3).

Установленные нами в полых образованиях пластины-распорки (рис. 2д-4, е-4) и полые трубки-каналы, соединяющие капсулы (рис. 2г-2, в-2), вероятно, способны предотвратить смешивание различных по плотности и вязкости жидких субстанций внутри и вне капсул, а также внутри полой иглы или иных полых структур скелета в целом.

Таким образом, капсулы и камеры играли роль своего рода цистерн, заполненных более легкой жидкостью. Подобные цистерны придавали организму дополнительную плавучесть. Кроме того они могли обеспечивать ориентирование тела радиолярии в водном пространстве. Здесь уместна аналогия с аммонитами, у которых нежилые камеры раковины заполнены газом, что позволяет им ориентироваться и плавать в любых направлениях.

Эта дополнительная функция пространственной ориентации организма, привнесенная полыми иглами, может быть названа “функцией ориентации”.

Закономерен вопрос, сколько таких гидростатических приспособлений – полых игл – требуется одному, отдельно взятому, организму, даже если организм обладает многоиглыстым скелетом? Скорее всего, немного – одна, две, три, до пяти.

Для перемены глубины, в принципе, достаточно одной иглы, но если имеются две иглы или более, то они должны располагаться не биполярно, а монополярно, т.е. размещаться, концентрироваться у одного из полюсов (табл. I, фиг. 6, 7, 12, 13). Одна, две или более таких полярных полых игл могут поднимать организм вверх наподобие аэростата. В связи с этим интересен факт монополярного развития только одной полой иглы у *Entactinia bella* Afanasieva et Amon (табл. I, фиг. 12, 13) и трех игл у многоиглыстого скелета *Astroentactinia crassata* Nazarov (табл. I, фиг. 6, 7) из нижнего фанерозоя Полярного Урала.

Если исходить из принципа минимакса (т.е. достижения максимального результата при минимальных затратах энергии, вещества и информации), то трех игл достаточно для обеспечения парения на заданной глубине и ориентировке тела в пространстве. Подобным расположением трех полых игл отличаются скелеты населлярий сем. *Lychnocaniidae*: *Lychnocanium bellum* Clark et Campbell (рис. 3е) и *Archipilium orthopterum* Haeckel (рис. 2ж). Однако надо признать, что в прижизненном положении ске-

леты таких радиолярий были по-разному ориентированы полыми иглами, т.е. “ногами”, вниз, вверх или вбок. Вероятно, положение тела в пространстве было небезразлично и позволяло выпустить ловчие аксоподии в направлении наиболее вероятной траектории перемещения пищевых частиц в конкретной жизненной ситуации [50].

По мнению М.-З. Вон [63], трубчатые полые структуры появляются у радиолярий в среднем кембрии уже вполне сформированными, более того, наблюдаются признаки их усложнения: появление двойных трубок и секционных трубок с “капельками” наряду с простыми полыми иглами (рис. 3к-о). Однако, с одной стороны, названное разнообразие в величине полостей внутри трубок, свидетельствует о том, что процесс формообразования прошел еще не до конца и единый морфотип пока не сформирован. На это же указывают случаи присутствия простых и двойных трубок у одного экземпляра, а также различное число трубчатых образований у разных представителей одного вида. С другой стороны, трубки, разделенные на секции, являются явным древним прообразом капсул-цистерн, возникших позднее в девоне, и не исключено, что они также выполняли функцию ориентации.

Таким образом, появление полых структур в среднем кембрии отражает важный этап в общем эволюционном развитии радиолярий – совершенствование анатомических, физиологических и поведенческих особенностей, позволявших лучше приспособиться к планктонному образу жизни и более активно осваивать верхние горизонты водного столба. С другой стороны, формирование полых структур скелета могло стать важным фактором в борьбе за выживание в стрессовых ситуациях неблагоприятных условий среды обитания.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ В ФАНОРОЗОЕ МОРФОТИПОВ РАДИОЛЯРИЙ С ПОЛЫМИ ИГЛАМИ

Самые древние из ископаемых радиолярий (начало раннего кембрия) характеризуются доминированием сплошных субцилиндрических, конусовидных и граненых игл. Полые иглы у радиолярий появляются несколько позже в среднем кембрии. Далее полые иглы не раз появляются у радиолярий в различных системах фанерозоя. Распространение полых структур во времени и пространстве показывает сопряженность их появления и вариаций разнообразия с важными этапами исторического развития Земли и определенными палеогеографическими обстановками.

Ранний-средний кембрий

Самые древние раннекембрийские сферические радиолярии были установлены А. Брауном с кол-

легами [37–39] в Китае, на платформе Янцзы, из формаций Куанчуанпу и Хетан провинций Шэньси и Чжэцзян. Эти уникальные находки из пограничных отложений терминального неопротерозоя и раннего кембрия (немакит-далдынский век – начало томмотского) [65] проливают новый свет на раннюю историю становления радиолярий², поскольку на переходе от венда (эдиакария) к кембрию скелеты радиолярий представляют собой уже вполне сформированные конструкции, т.е. достигшие зрелой стадии развития и характеризуют организмы, уже приспособленные к планктонному образу жизни. Отметим также то обстоятельство, что палеогеографическая обстановка в рассматриваемом районе в раннем кембрии характеризовалась мелким шельфом и широким распространением аноксических условий, чередованием событий аноксии и дизоксии [44]. А. Браун справедливо полагает, что именно эти палеоокеанографические условия способствовали обретению радиоляриями планктонного образа жизни, вытеснив их из придонных слоев воды, слабо обогащенных кислородом.

В скелетах атдабанской фауны радиолярий, описанной Б.Б. Назаровым [15, 16, 18] из региона развития верхнекембрийских-кембрийских кремнисто-карбонатных отложений южной окраины Кузнецкого Алатау в Казахстане (Батеневский кряж, хр. Азыртал), полые структуры не присутствуют. Аналогично обстоит дело с радиоляриями из кремнистых образований нижнекембрийской шашкунарской свиты (ботомский век) в Бийско-Катунской зоне Горного Алтая [11, 24, 56].

Таким образом, скелетные иглы радиолярий на протяжении почти всего раннего кембрия от немакит-далдынского до ботомского века не показывают тенденции к образованию полых структур. Однако следует заметить, что во всех названных выше случаях сохранность исходного материала плохая или очень плохая, скелеты всегда перекристаллизованы либо полностью (чаще) либо частично (реже). Не исключено, что полости и полые каналы в иглах были заполнены в диagenезе минеральным веществом, поэтому окончательное решение по поводу отсутствия полых игл у раннекембрийских радиолярий пока не может быть принято.

Среднекембрийские радиолярии с полыми иглами известны из Джорджина Бесин Квинсленда и Северных Территорий Австралии [63]. Они были обнаружены в карбонатных конкрециях из

² Если более точно, то находки радиолярий и губок сделаны в стратиграфическом интервале комплексной зоны *Anabarites trisulcatus*–*Protohertzina anabarica* яруса *Meishucunian* [39], что отвечает нижней части немакит-далдынского яруса Сибири [61]. В опорном разрезе в провинции Шэньси это совсем близко, в нескольких метрах, к кровле формации Денбин эдиакарского возраста [39].

вулканогенно-осадочных, кремнистых и карбонатных толщ формаций Битл Крик, Инка и известняков Девонкурт. Названные толщи датированы средним кембрием и показывают переход от темптонского века к андиллскому³ по ярусной шкале Австралии.

Полые иглы встречены у представителей 13 видов 4 родов радиолярий (табл. 1):

– иглистые *Aculearia* из отряда *Fasciculata* (рис. 3к): семь видов (из девяти) рода *Paleospiculum* Won, 1999 (*P. arcussimile* Won, *P. burkensis* Won, *P. dendrooides* Won, *P. devoncurtensis* Won, *P. georginaensis* Won, *P. parvum* Won и *P. radiatum* Won);

– сферические губчатые *Spumellaria* из отряда *Spongiata* (рис. 3л): два вида (из четырех) рода *Spongomassa* Won, 1999 (*Spongomassa* sp. 1 и *S. gigantea* Won);

– сферические губчатые *Spumellaria* из отряда *Cancelliata* (рис. 3м–о): три вида (из пяти) рода *Archeoentactinia* Won, 1999 (*A. delicata* Won, *A. incaensis* Won и *A. tetractinia* Won) и единственный вид *Protobiramus biaxialis* Won, 1999.

Однако М.-З. Вон считала, что полые иглы распространены в изученной ею радиоляриевой фауне очень широко, чуть ли не у каждого из видов: “Many radiolarians of these Middle Cambrian faunas appear to consist of solid elements, more than one specimen of most taxa shows the tubular structure” [63, p. 300].

Среднекембрийский максимум обилия австралийских таксонов с полыми структурами среди *Aculearia*, обусловлен, по-видимому, следующими обстоятельствами. К среднему кембрию мегаконтинент Гондвана, окраиной которого являлась современная Австралия, консолидировав обломки Родинии, занимал значительную часть поверхности Земли [14]. Австралия была отделена от Лаврентии океаном Япетус и располагалась в низких широтах в полосе примерно от 0 до 40° с. ш. Если большая часть мегаконтинента испытывала поднятие, то Австралия и полоса Перигондванской платформы были пассивной окраиной, а вглубь австралийской окраины вдавалось мелкое море в виде округлого залива. Важно отметить, что климат был существенно тропическим, и, более того, аридным. Мелководность в сочетании с сухим жарким климатом и полуизолированностью от Мирового океана могла приводить к осолонению бассейна и повышению концентрации солей в морской воде особенно вблизи дна. Распространение морфотипов с полыми иглами могло быть реакцией на подобные условия.

Напротив, палеоусловия атдабанского и ботомского веков Сибири и Казахстана демонстрировали зрелость развития нормальных океанических обстановок (вулканические дуги и сопровождающие их задуговые бассейны, устойчивые бас-

³ Соответствует переходу от тойонского яруса к майскому, включает амгинский ярус сибирской шкалы [45].

сейны осадконакопления, сложнопостроенные кремнисто-карбонатно-терригенные толщи, усложненные структуры фаунистических сообществ, средние и высокие значения плотности палеопопуляций [29]). Возможно, нормальные океанические условия Сибири и Казахстана не стимулировали развитие полых структур, однако единожды появившись в стрессовых обстановках в Австралии, полые иглы и их геномное отображение стали навечно вписанными в общий генотип радиолярий.

Поздний кембрий

В сравнении со средним, в позднем кембрии полые иглы встречаются редко. В частности, О.Т. Обут [12, 24] привела характеристику древних сферических радиолярий семейства *Inaniguttidae*, которые были обнаружены в базальтово-кремнисто-терригенной засурьинской серии (верхний кембрий–нижний ордовик, батырбайский–аренигский ярусы), развитой в северо-восточной и центральной частях Горного Алтая. Полые иглы не установлены, однако морфология игл отдельных экземпляров, обозначенных как “unnamed Radiolaria” [12, табл. 2, фиг. 12–16], позволяет предположить наличие внутренней полости в широком основании иглы. Позднее эти формы были названы как *Beothuka* sp. family *incertae sedis* [24].

Среди многочисленных экземпляров радиолярий, описанных М.-З. Вон [64] из карбонатных отложений Кау Хед Груп Большого Северного полуострова Ньюфаундленда (Канада) мы обнаружили единственный экземпляр с полыми иглами, обозначенный как “Genus et species indet. A” [64, fig. 7, 19] и принадлежащий, по нашему мнению, к иглистым *Aculearia* из отряда *Fasciculata*. Скелет состоит из четырех сравнительно коротких полых игл, три из которых раздвоены и расположены в одной плоскости (рис. 3и).

Средний ордовик

Радиолярии с отчетливо наблюдаемыми полыми иглами (табл. I, фиг. 1, 2) были выявлены Б.Б. Назаровым [17, 18, 21, 22] в отложениях среднего ордовика Восточного Казахстана (табл. 1). Весьма своеобразные радиолярии, относящиеся к родам *Anakrusa* Nazarov, 1977 и *Aulielina* Nazarov, 1977 (*Anakrusa myriacantha* Nazarov, 1977; *A. conspersa* Nazarov, 1977; *Aulielina aspersa* Nazarov, 1977) из карбонатов бестамакской свиты юго-западных предгорий хребта Чингиз в бассейне р. Чаган были им изучены и описаны. Для этих форм, которые входят в состав отряда *Anakrusata* класса *Sphaerellaria*, характерны простые сферы с большим числом (более 20) полых, сравнительно толстых игл разной длины. Еще один представитель с полыми структурами из тех же лландейло–раннекарадокских

отложений Восточного Казахстана – *Inanigutta dasysa* (Nazarov, 1976) из отряда *Inaniguttata* класса *Sphaerellaria*. Характеризуя род *Inanigutta* Б.Б. Назаров отметил, что это формы “с одной, преимущественно пористой оболочкой и 6 иглами, которые связаны с полыми или сплошными лучами внутренней сферы” [19, с. 72, выделено нами – авт.].

Распространение полых структур в ордовике у радиолярий Казахстана, который представлял собой осевую часть Палеоазиатского океана, можно увязать с активизацией андезитового и базальтового вулканизма островодужного типа [14, 29]. Продукты (флюиды) подводных и надводных извержений влияли на химизм морской воды, повышая концентрацию растворенного кремнезема, что повлекло возникновение особых радиолярий *Anakrusata*.

Некоторые формы из приводимых О.Т. Обут [24, табл. II, фиг. 4, 5, 7] изображений позднеордовикских радиолярий могут содержать полые иглы, однако вопрос требует дальнейших пояснений. Это *Kalimnasphaera* cf. *maculosa* Webby et Blom [24, табл. II, фиг. 4, 5] и *Borisella subulata* Webby et Blom [24, табл. II, фиг. 7] из терригенно-карбонатной тектонической свиты ашгиллского возраста в северо-западной части Горного Алтая, которые мы пока не вводим в окончательный список форм с полыми структурами (табл. 1).

Ранний силур

Фауна радиолярий хорошей сохранности позднеландоверийского возраста была описана Ю. Макдональдом [49] из слоистых известняков и карбонатных конкреций формации Кейп Филипп, о-в Корнуоллис, Арктическая Канада. Среди установленных радиолярий вид *Secuicollecta vallipuellae* MacDonald, 1998, принадлежащий отряду *Cancelliata* класса *Spumellaria*, обладает уникальным, по мнению Макдональда, строением⁴: у скелетов широко развиты трубчатые полые основные и второстепенные иглы (рис. 3п–с). Иглы часто обломаны, при этом на отдельных образцах видно, что в полости некоторых игл видна внутренняя капсула (рис. 3п). Полости в иглах обладают большим диаметром (рис. 3р, с), чем, вероятно, обусловлена их хрупкость, однако, по мнению Макдональда, широкое развитие полых структур позволяет радиоляриям уменьшать вес скелета, сокращать расход вещества и энергии на его построение.

Девон

Значительный интерес представляют данные по распространению полых структур в скелетах радио-

⁴ “Occasional specimens show one or two truncated spines with a small conical extension (Fig. 7.1); this possibly represents the renewed growth of spines broken during life” – [49, p. 592].

лярий в девоне. Девон явился временем максимально благоприятных условий для существования и развития радиолярий в палеозое. Их роль в экологии палеоокеана и седиментогенезе неизмеримо возросла по сравнению с предшествующей раннепалеозойской фазой развития. Именно в течение девона–перми возникло и оформилось фантастическое разнообразие скелетных конструкций радиолярий. Эволюционные новации, найденные радиоляриями в предшествующие эпохи, в том числе полые структуры, в девоне получили дальнейшее развитие.

В течение девонского периода на востоке Древнерусского континента (входившего в блок континентов Лавруссия) наблюдались неоднократные трансгрессии Уральского палеоокеана на запад в прилегающие районы Русской платформы и последующие регрессии, что нашло свое выражение в ритмическом чередовании и большом фациальном разнообразии осадков и отразилось на палеобиогеографической приуроченности ассоциаций радиолярий. В начале среднего девона начался новый этап развития региона. Главной особенностью этого этапа было постепенное погружение Русской платформы и, как следствие, трансгрессия Уральского палеоокеана с востока. На востоке Русской платформ постепенно формировались мелководные условия окраинного моря Уральского палеоокеана.

Средний девон. Разнообразный комплекс радиолярий позднего эйфеля обнаружен на западной окраине Русской платформы в Пражском бассейне Чешской Республики [30, 31]. В конце позднего эйфеля наблюдается значительный стресс радиоляриевой биоты перед началом кризисных событий, которые были обусловлены резкой сменой обстановки седиментации в бескислородных условиях придонных вод и связаны с началом формирования черных сланцев слоев Качак.

В этих кризисных условиях сформировались морфотипы радиолярий с полыми иглами, принадлежащие двум классам (табл. 1): *Sphaerellaria* – *Entactinia paula* Foreman, 1963 и многочисленные иглистые *Aculearia* – *Palacantholitus stellatus* Defflandre, 1973 (табл. I, фиг. 4, 5).

Анализ изменения таксономического состава комплексов радиолярий вверх по разрезу показал вымирание 54.8% радиолярий близ границы с черными сланцами слоев Качак. При этом необходимо особо отметить исчезновение, главным образом, относительно более глубоководных сферических губчатых видов *Spumellaria* (90.9%) на фоне вымирания 30.8% сферических пористых *Sphaerellaria* и 42.9% иглистых *Aculearia*.

Поздний девон, средний фран. Пик таксономического разнообразия радиолярий в среднем фране позднего девона совпал с максимумом трансгрессии Уральского палеоокеана на восток Русской платформы. Изменение палеобиогеографической ситуации в начале доманикового времени

среднего франа повлекло значительную перестройку рельефа морского дна, сероводородное заражение придонных вод и пик эвтрофикации Тимано-Печорского моря [3, 30].

При этом, с одной стороны, общее повышение уровня моря в доманиковое время среднего франа и увеличение площади глубокого шельфа, а также периодические выбросы больших масс питательных веществ эндогенной природы и высококремнистых вод по разломам рифтовой системы определяли в тепловодных условиях тропического климата Тимано-Печорского моря “вспышки” общей биопродуктивности и расцвет пелагических организмов, в том числе радиолярий.

С другой стороны, топографическое обособление относительно глубоководных участков внешнего шельфа вызвало в доманиковое время изменение циркуляции водных масс с образованием бескислородных условий сероводородного заражения вблизи морского дна. Возникновение бескислородных обстановок вблизи дна привело к изменениям в сообществах планктонных и бентосных организмов. Бентосная фауна в условиях сероводородного заражения придонных вод отсутствует полностью. Комплексы фауны доманиковой свиты Тимано-Печорского бассейна очень своеобразны и принципиально отличаются от выше- и нижележащих отложений: доманиковая биота представлена, в основном, планктонными формами. Вместе с тем, во время кислородной недостаточности в придонных водах радиолярии заселяли среднюю и верхнюю пелагиаль эвтрофного доманикового бассейна.

На общем пульсационном фоне эволюции доманикового бассейна отмечено несколько пиков резкой изменчивости видового и количественного состава комплексов радиолярий. Среди радиолярий доманиковой свиты выделены две морфологические группы: сферические представители классов *Sphaerellaria* и *Spumellaria* и иглистые формы класса *Aculearia*, отличающиеся избирательной приуроченностью к разным зонам моря и типам осадков [3, 30]:

– в нижней части разреза доманиковой свиты общее видовое разнообразие сферических таксонов составляло 45 видов, в средней части – только 12 видов, а в верхней части разреза резко возросло до 88 видов;

– видовое разнообразие иглистых *Aculearia* в нижней, средней и верхней частях разреза составляло, соответственно, 23, 11 и 33 вида.

Интересно отметить, что диапазон изменения разнообразия иглистых форм *Aculearia* в образцах средней части разреза доманиковой свиты колеблется от 1 до 8 видов, а сферические радиолярии играют явно подчиненную роль (1–7 видов). Очевидно, экологическая ситуация в середине доманика допускала преимущественное развитие только иглистых форм *Aculearia*, приобретающих при данных условиях доминантное значение в ассоциации радиолярий.

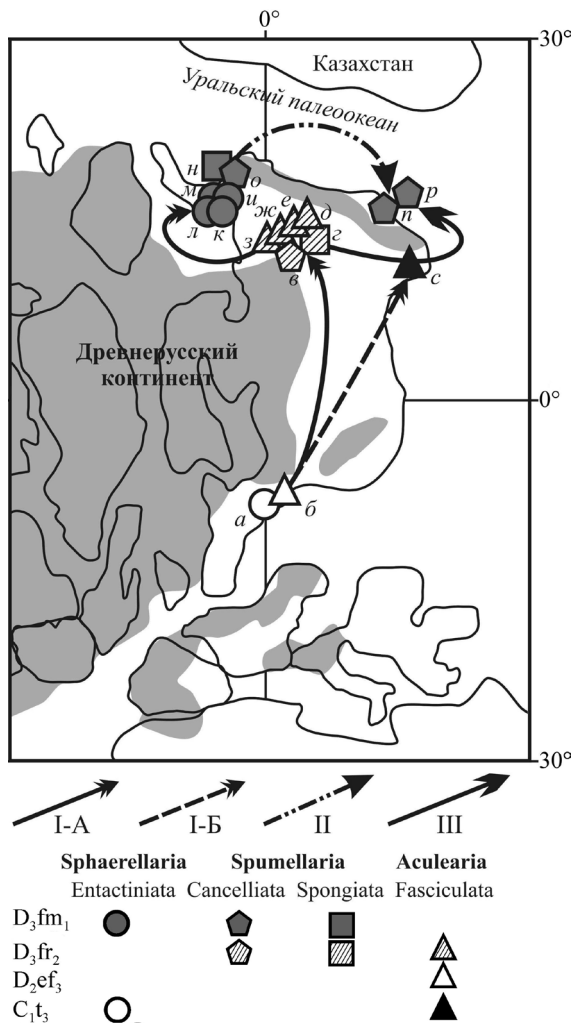


Рис. 4. Пространственно-временное распространение радиолярий с полыми иглами в девоне и карбоне.

a, б – средний девон, верхнеэйфельский подъярус, Пражский бассейн (Баррандиен): *a* – *Entactinia paula* Foreman, 1963, *б* – *Palacantholitus stellatus* Deflandre, 1973; *в-д* – верхний девон, среднефранкий подъярус, доманиковая свита, Тимано-Печорский бассейн: *в* – *Polyentactinia circumretia* Nazarov et Ormiston, 1993, *г* – *Tetragregnon quadrispinosa* (Foreman, 1963), *д* – *Ceratoikiscum? cf. vimenum* Nazarov et Ormiston, 1983, *е* – *Nazarovites pinnula* Afanasieva, 2000, *ж* – *Palacantholitus stellatus* Deflandre, 1973, *з* – *Palaeoscenidium scaurum* Afanasieva, 2000; *и-р* – верхний девон, нижнефаменский подъярус: *и-о* – Полярный Урал, Лемвинская зона: *и* – *Astroentactinia crassata* Nazarov, 1975, *к* – *Helioentactinia valavica* Nazarov et Ormiston, 1993, *л* – *Entactinia bella* Afanasieva et Amon, 2011, *м* – *Bientactinosphaera zuraevi* Afanasieva et Amon, 2011, *н* – *Tetragregnon quadrispinosa* (Foreman, 1963), *о* – *Polyentactinia rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993, *п, р* – Средний Урал, западный склон, *р*. Вильва: *п* – *Haplentactinia alekseevi* Afanasieva, 2000, *р* – *Haplentactinia rhinophyusa* Foreman, 1963; *с* – нижний карбон, верхнетурнейский подъярус, Оренбургское Предуралье, *Palacantholitus stellatus* Deflandre, 1973. Обозначения: I – Северный путь: I-A – Западное направление, I-B – Восточное направление; II – Восточный путь; III – Центральный путь. Местонахождения радиолярий нанесены на схему глобальной реконструкции континентов и океанов для позднего девона по [52, 60].

И именно у иглистых *Aculearia* морфотип полых игл получил преимущественное развитие у многочисленных представителей четырех видов четырех родов: *Ceratoikiscum? cf. vimenum* Nazarov et Ormiston, 1983, *Nazarovites pinnula* Afanasieva, 2000, *Palacantholitus stellatus* Deflandre, 1973, *Palaeoscenidium scaurum* Afanasieva, 2000 (рис. 4, *д-з*). У сферических губчатых *Spumellaria* полые структуры скелета встречаются у представителей двух видов двух родов (рис. 4, *в, г*): *Polyentactinia circumretia* Nazarov et Ormiston, 1993 и *Tetragregnon quadrispinosa* (Foreman, 1963).

Морфотипы радиолярий с полыми иглами (табл. 1) могли сформироваться в условиях сероводородного заражения доманикового моря, аналогичных кризисной ситуации в поздней эйфельском Пражском бассейне, в результате пространственно-временного переноса генетической информации из Пражского бассейна в Тимано-Печорский бассейн Северным путем (Западное направление) (рис. 4, I-A). При этом морфотип полых игл так же, как и в Пражском бассейне, получил преимущественное развитие у иглистых *Aculearia*.

Поздний девон, ранний фамен. История радиолярий фамена отличается затуханием морфологического многообразия. Радиолярии раннего фамена развивались в условиях новой трансгрессии Уральского океана на Русскую платформу после перерыва в осадконакоплении на границе франского и фаменского веков. Первая половина фаменского века является временем значительного расширения морского бассейна. Однако в конце девонского периода Русская платформа испытала поднятие, морской бассейн сократился, а его воды имели повышенную соленость на фоне начавшегося похолодания климата.

Вероятно, в преддверии изменения экологической ситуации и появились радиолярии с полыми иглами, как опережающая защитная реакция на изменение среды обитания. Это наглядно показывают региональные фауны радиолярий, населявшие акватории бассейнов Полярного и Среднего Урала.

Среди радиолярий раннего фамена Полярного Урала известны самые многочисленные морфотипы с полыми иглами, представленные шестью родами из двух классов (табл. 1). При этом количественно доминировал морфотип с полкой иглой у четырех родов сферических пористых *Sphaerellaria*: *Astroentactinia crassata* Nazarov, 1975, *Bientactinosphaera zuraevi* Afanasieva et Amon, 2011, *Entactinia bella* Afanasieva et Amon, 2011, *Helioentactinia valavica* Nazarov et Ormiston, 1993 (рис. 4*и-м*; табл. I, фиг. 6, 7, 10–13).

Морфотип с полкой иглой у решетчатых и губчатых *Spumellaria* установлен у двух видов двух родов: *Polyentactinia rudihispida* Nazarov et Ormiston, 1993 и *Tetragregnon quadrispinosa* (Foreman, 1963) (рис. 4*н-о*; табл. I, фиг. 8, 9, 14, 15).

Пространственно-временной унаследованный перенос генетической информации из Пражского бассейна мог осуществиться сначала в Тимано-Печорское море, а затем в бассейн Полярного Урала Северным путем (Западное направление) (рис. 4, I-A).

Таксономически бедная, но очень своеобразная и многочисленная ассоциация радиолярий раннего фамена изучена на западном склоне Среднего Урала [30]. Однако полые иглы установлены только у двух видов одного рода: *Haplentactinia alekseevi* Afanasieva, 2000 и *Haplentactinia rhinophyusa* Foreman, 1963 (табл. 1; рис. 4n, p; табл. I, фиг. 16–21).

Представители *Haplentactinia rhinophyusa* Foreman, 1963 попали в западные акватории Среднего Урала из бассейна Полярного Урала (Восточный путь) (рис. 4, II) и из Тимано-Печорского бассейна через Волго-Уральский бассейн и Южный Урал (Центральный путь) (рис. 4, III). Вид *Haplentactinia alekseevi* Afanasieva, 2000 проник в воды Среднего Урала только из Тимано-Печорского бассейна через Волго-Уральский бассейн и Южный Урал (рис. 4, III). При этом внедрение и доминантное развитие мобильного франского вида *Haplentactinia alekseevi* Afanasieva из Тимано-Печорского бассейна в акваторию Среднего Урала, вероятно, вызвало появление и расцвет ювенильного вида эндемика *Haplentactinia vilvaensis* Afanasieva et Amon.

Анализ закономерностей появления и распространения подобных морфотипов радиолярий в позднем палеозое свидетельствует об их приуроченности к сравнительно мелководным шельфовым зонам палеоморей [5, 8, 32]. Поэтому биологический взрыв в раннефаменных водах Среднего Урала (рис. 4n, p) ажурных решетчатых радиолярий (до 83.3%) можно рассматривать как первые шаги в формировании ассоциаций радиолярий вдали от берега в новых условиях открытого Уральско-го палеоокеана.

Ранний карбон

Радиолярии достаточно хорошей сохранности позднетурнейского возраста обнаружены в нижней части черепетского горизонта Оренбургского Предуралья [9]. Комплекс радиолярий объединяет преимущественно сферические формы и только один, но очень многочисленный иглистый вид *Palacantholithus stellatus* Deflandre, 1973 (табл. 1; рис. 4c), характеризующийся развитием полых игл скелета (табл. I, фиг. 3).

В данном интервале разреза вместе с радиоляриями найдены представители конодонтов рода *Siphonodella*, который обычно распространен в депрессионных участках бассейна. Следовательно, вскрытые черепецкие отложения образовывались в относительно глубоководных условиях. При этом наиболее устойчивые погружения происходили на востоке Русской платформы.

Таким образом, экологическая адаптация радиолярий в турнейском веке отражает изменения среды обитания, происходившие синхронно с погружением восточной окраины Русской платформы и развитием Уральского палеоокеана. Здесь так же, как и в Пражском бассейне, количественно доминировал морфотип с полый иглой только у одного иглистого вида *Palacantholithus stellatus* Deflandre, 1973.

Пространственно-временной унаследованный перенос генетической информации в бассейн Оренбургского Предуралья мог осуществиться из Пражского бассейна Северным путем (Восточное направление) (рис. 4, I-B) и из Тимано-Печорского моря по Центральному пути (рис. 4, III).

Ранняя пермь

Полая игла найдена нами у *Tetracircinata reconda* Nazarov et Ormiston, 1984 [33, pl. 1, fig. 8], представляющего отряд Cancelliata класса Spumellaria, в артинских карбонатных породах опорного разреза Сим в Башкирии.

Полые иглы обнаружены также у экземпляров вида *Polyfistula hexalobata* Nazarov et Ormiston, 1989 [54, p. 45–46, pl. 7, figs. 1–3], принадлежащего отряду Radiiformata класса Stauraxonaria. Материал происходит из карбонатных отложений леонардского яруса⁵ разреза Хавалла, гора Седар, округ Лендер, Невада, США.

Окончание кунгурского века (переход к гвадалупию) ознаменовалось стремительным переходом палеообстановки к условиям “теплой биосферы” с повышенным содержанием углекислого газа в атмосфере и серьезным вымиранием в наземной фауне и флоре, правда меньшим по масштабам, чем пермско-триасовое вымирание. Это экологическое напряжение сказалось и на морских беспозвоночных [59], поэтому не исключено, что появление полых структур у радиолярий связано с критическими стрессовыми состояниями климата.

Триас

Среди радиолярий среднего-позднего триаса Тетической области выделяется группа видов подсемейства Capnuchosphaerinae De Wever, 1979 из отряда Sphaerellata класса Sphaerellaria, обладающих тремя массивными радиальными иглами сложного внутреннего и внешнего строения, которые либо в проксимальной части, либо почти по всей длине являются полыми (табл. 1; рис. 2з): *Capnuchosphaera lea* De Wever, 1979, *C. theloides* De Wever, 1979, *C. triassica* De Wever, 1979, *Capnuchosphaera* sp. A [40, 42, 43, 62].

Единичные иглы с каналом внутри могут быть встречены у триасовых форм семейства

⁵ Соответствует верхней части артинского и всему кунгурскому ярусам [45].

Heptacladidae Dumitrica, Kozur et Mostler, 1980 отряда Capsulata класса радиолярий спумеллярий – *Heptacladus crassispinus* Dumitrica, Kozur et Mostler, 1980 (средний-поздний анизий). Также единичные полые иглы в виде простых трубок встречаются у *Kulacella recoarensis* Kozur et Mostler, 1981 (поздний анизий) из семейства Pyramispongiidaea Kozur et Mostler, 1978 отряда Pyramidata класса радиолярий ставраксонарий [57]. Триасовые формы были распространены в нормальных океанических обстановках.

Мел

В меловых отложениях на нашем материале полые иглы распознаются у двух видов: *Tholodiscus fresnoensis* (Foreman), 1968 (кампан-маастрихт) и *Stylodictya carteri* Amon, 2000 (поздний сантон – ранний кампан) из кремнистых разрезов Зауралья и Северного Тургая [1]. Оба вида принадлежат одному семейству Spongodiscidae Haeckel, 1862 отряда Spongodiscata класса Stauraxonaria (рис. 3з). Меловые и рассматриваемые ниже палеогеновые формы были распространены в нормальных условиях эпиконтинентальных бассейнов.

Палеоген

Два вида с полыми иглами обнаружены нами в палеогеновых (эоцен, ипр) кремнистых отложениях Зауралья и Северного Тургая. К ним относятся дискоидные ставраксонарии спонгодисциды *Stylodictyon composita* (Kozlova, 1966) (рис. 3ж); и из населлярий – циртоидные *Lychnocanium bellum* Clark et Campbell, 1942 (рис. 3е). Наличие полых каналов в мощных иглах-“ногах” у последнего вида (рис. 3д) из донных четвертичных отложений тропической Пацифики подтверждается наблюдениями М.Г. Петрушевской [27, табл. II, фиг. 7, 8].

Квартер

Полые структуры присутствуют у четвертичных населлярий *Nothotripodiscinus johannimonicae* Deflandre, 1972 и *Archipilium orthopterum* Haeckel, 1881 из тропической Пацифики (рис. 2, ж) [26, 27]. Примерами полых игл у радиолярий квартера могут служить сферические пористые *Stylosphaera minor* Clark et Campbell, 1942 (рис. 2в), *Amphisphaera neptunus* Haeckel, 1887 (рис. 2б; рис. 3а, б), а также ставраксонные *Lithelius* sp. (рис. 3в, г) из донных отложений Антарктики [26].

Отдельно следует упомянуть радиолярий с полыми образованиями, относящимися к другому, нежели все рассмотренные выше формы, подтипу типа Radiolaria Müller, 1858 – Collodaria, Haeckel, 1881. Современные коллодарии – это часто колониальные виды, колонии которых представляют собой различ-

ной формы студенистую массу, заключающую в себе многочисленные отдельные особи. От эктоплазмы отдельных особей отходят псевдоподии, анастомозирующие с псевдоподиями соседних особей, пронизывающие весь студенистый слой колонии. Система псевдоподий обеспечивает связь между всеми особями и определяет расстояние между ними. У представителей нескольких родов из семейства Collosphaeridae Haeckel, 1887 в скелетах единичных особей встречаются мощные субцилиндрические полые трубки, нередко с оторочкой, числом 2, 4 и более [46]. Многие исследователи наблюдали подобные структуры, например, К. Накасеко [53] зафиксировал их по материалу из донных осадков Японского желоба у видов родов *Siphonosphaera* Müller, 1858, *Otosphaera* Haeckel, 1887, *Disolenia* Ehrenberg, 1860. Заметим, что такие трубки служат, по-видимому, иной цели, чем трубчатые образования у радиолярий подтипа Polycystina – они, как и слизистая основа студенистой массы, обеспечивают соединение, связь отдельных особей в единую колонию.

ОЦЕНКА ОТНОСИТЕЛЬНОГО БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Еще раз отметим, что полые иглы и иные полые структуры встречаются в скелетах радиолярий редко. По материалам наших коллекций и по литературным источникам, мы насчитали 47 видов радиолярий с полыми структурами скелета из разных систем фанерозоя (табл. 1). Это очень небольшая величина – около 1% от общего числа известных в настоящее время современных и ископаемых видов радиолярий [5, 32].

В палеозое, согласно нашим данным, появилось примерно 700 видов радиолярий [5, 32]. Разнообразие радиолярий палеозоя с полыми структурами достигает на настоящий момент 34 видов (табл. 1). Следовательно, виды радиолярий, в развитии которых иногда происходит формирование полых структур, составляют только около 5% от всего количества палеозойских таксонов.

В палеозое среди морфотипов скелетов, включавших полые структуры, доминируют морфотипы классов Spumellaria (38%) и Aculearia (35%), но близко к ним стоят Sphaerellaria (27%) (рис. 5а). Этими тремя группами исчерпывается общее разнообразие различных вариантов полых конструкций скелетов радиолярий палеозоя.

На уровне отрядов картина несколько меняется (рис. 5б). При этом следует отметить, что биоразнообразие известных радиолярий палеозоя с полыми структурами наиболее велико в классе Sphaerellaria – четыре отряда из шести, тогда как в классе Spumellaria – два отряда из шести, а в классе Aculearia – только один отряд из трех. Таким образом, радиолярии с очень сложно устроенными скелетами предоставляют больше возможностей

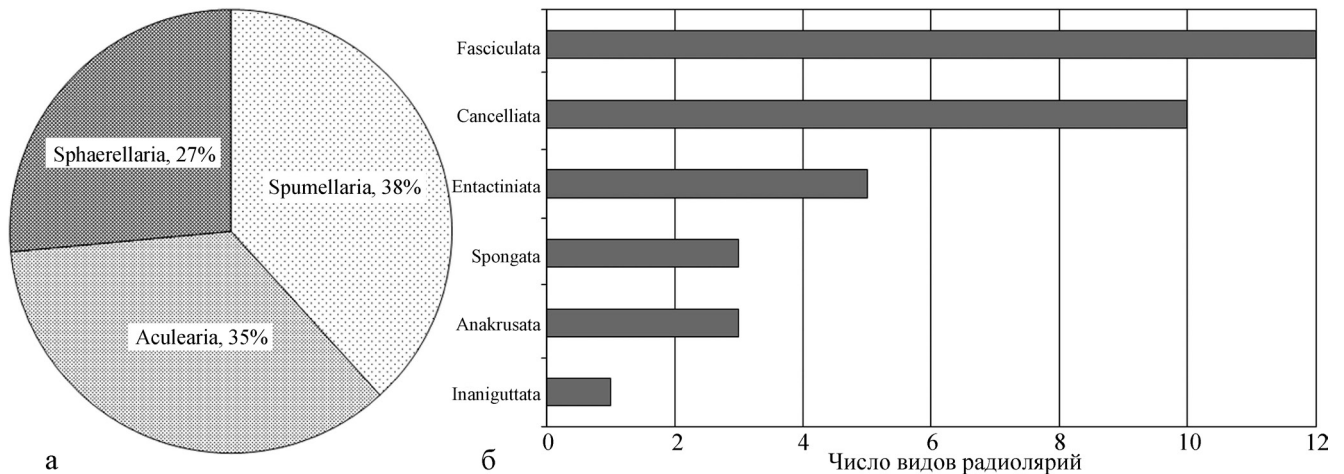


Рис. 5. Высшие таксоны радиолярий палеозоя, среди видов которых были встречены полые элементы скелета.

для появления полых скелетных структур. С другой стороны, полые структуры чаще появляются у сравнительно более просто устроенных, но занимающих лидирующую позицию иглистых Aculearia из отряда Fasciculata (35%) и решетчатых Spumellaria из отряда Cancelliata (29%).

Таким образом, вклад радиолярий с полыми структурами скелета в общее биоразнообразие полицистин палеозоя очень невелик, а сами полые структуры нельзя рассматривать как генеральное направление эволюционного развития всей группы.

Стратиграфическое распространение радиолярий характеризуется зубчатой кривой с чередованием пиков максимумов и минимумов. Два наиболее мощных пика максимума приходятся на средний кембрий и поздний девон. Меньшие пики соответствуют среднему ордовику и ранней перми, и совсем небольшие – раннему силуру, раннему карбону. Эти временные интервалы разделены промежутками полного отсутствия полых структур разной длительности, но они могут достигать десятков миллионов лет (до двух–трех десятков).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Самые древние из ископаемых радиолярий (начало раннего кембрия) характеризуются доминированием сплошных субцилиндрических и конусовидных, реже граненых игл. Полые иглы у радиолярий появляются несколько позже, в среднем кембрии, но, скорее всего, они просто еще не были найдены в более древних отложениях.

Генеральное развитие скелетов радиолярий пошло по пути формирования игл с гранями, что явилось оптимальной формой, обеспечивающей наибольшую прочность игл при наименьшем расходе материала. Однако, морфогенез субцилиндрических полых игл неоднократно повторялся в эволюции радиолярий на протяжении всего фанерозоя вплоть до современности.

Полые иглы и иные полые структуры встречаются в скелетах радиолярий редко. Вместе с тем, реальное количество радиолярий с полыми иглами, вероятно, могло бы быть больше. Большой частоте их встречаемости препятствуют, во-первых, объективная малочисленность и хрупкость форм, а, во-вторых, особенности процессов фоссилизации, которые вообще стирают из геологической летописи редкие явления жизни.

Тем не менее, полые структуры раз за разом появлялись вновь и вновь в разных видах всех классов радиолярий в течение практически всего фанерозоя. Периоды возникновения и существования видов с полыми структурами перемежались разными по длительности периодами их отсутствия. И, несмотря на то, что полые структуры редки и не являются отражением основных путей развития и эволюции радиолярий, появление их в скелетах отдельных таксонов не было случайной флуктуацией. Развитие полых игл обеспечивало дополнительные возможности для флотирования, приспособления к планктонному образу жизни, усиливая стабильность пространственной ориентации организма, выполняя функцию, которая может быть названа “функцией ориентации”.

Полые иглы установлены нами у представителей всех пяти классов радиолярий подтипа Polycystina: Aculearia, Stauraxonaria, Sphaerellaria, Spumellaria и Nassellaria (табл. 1). Вместе с тем, полые иглы являются характерным морфологическим признаком только у представителей отряда Anakrusata, у рода *Capnuchosphaera* из класса Sphaerellaria, и у некоторых видов спумеллярий (*Secuicollacta vallipuellae*) и населлярий (роды *Nothotripodiscinus*, *Archipilium* и *Lychnocanium*). В остальных случаях (табл. 1) нами отмечено только единичное появление полых игл или иных полых структур скелета в отдельных экземплярах радиолярий, скелеты которых характеризуются развитием сплошных стержневидных или трехгранных игл.

По-видимому, ген полых игл находится в латентном состоянии у представителей каждого вида во всех классах радиолярий и активизируется только в экстремальных ситуациях. Анализ закономерностей появления и распространения в палеозое морфотипов с полыми иглами показал, что формирование полых игл могло стать важным фактором в борьбе за выживание в неблагоприятных условиях среды обитания, а возникновение аналогичных морфотипов полых игл в разных классах радиолярий могло происходить в стрессовых ситуациях, разделенных пространством и временем.

К последним могут быть отнесены:

(1) жаркий климат и осолонение вод (среднекембрийский мелководный полуизолированный морской бассейн Австралии);

(2) заражение поверхностных горизонтов водного столба продуктами интенсивного островодужного вулканизма (ордовикский океанический бассейн Казахстана);

(3) сероводородное заражение придонных вод (среднедевонский позднеэйфельский Пражский бассейн и среднедевонский среднефранский доманиковский в Тимано-Печорском регионе);

(4) опережающая защитная реакция на предстоящее изменение среды обитания (бассейн Полярного Урала с обмелением и осолонением моря в конце фамена);

(5) вдали от берега в новых условиях открытого Уральского палеоокеана (раннефаменная акватория Среднего Урала и позднегурнейский бассейн Оренбургского Предуралья);

(6) в условиях стремительного изменения глобального климата и повышения температур (терминальная ранняя пермь Северо-Американского континента).

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амон Э.О. Верхнемеловые радиолярии Урала. Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 5. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2000. 209 с.
2. Андерсон О.Р. Физиологические исследования радиолярий Polycystina // Морфология, экология и эволюция радиолярий. Л.: Наука, 1984. С. 31–34.
3. Афанасьева М.С. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир, 2000. 480 с.
4. Афанасьева М.С. Скелет радиолярий: морфология игл, внутреннего каркаса и первичной внутренней сферы // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 3–14.
5. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
6. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Полые иглы в скелетах ископаемых радиолярий и их возможное функциональное значение // Ежегодник-2010. Тр. ИГГ УрО РАН. Вып. 158. 2011. С. 9–13.
7. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Новый позднеэйфельский (девон) биостратиграфический комплекс радиолярий Пражского бассейна Чешской Республики // Литосфера. 2011. № 1. С. 150–155.
8. Афанасьева М.С., Амон Э.О., Болтовской Д.С. Экология и биогеография радиолярий: новый взгляд на проблему. Ч. 1. Экология и тафономия // Литосфера. 2005. № 3. С. 31–56.
9. Афанасьева М.С., Кононова Л.И. Радиолярии и конodontы позднего турне Оренбургского Предуралья России // Типовые разрезы карбона России и потенциальные глобальные стратотипы. Южноуральская сессия. Уфа: ДизайнПолиграфСервис, 2009. С. 183–187.
10. Афанасьева М.С., Тимохин И.М. Радиолярии и вопросы гидродинамики: новый взгляд на проблему // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 2. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. С. 219–226.
11. Зыбин В.А., Сенников Н.В., Ивата К. и др. Новые данные по микрофауне и геологическому строению полей развития нижнекембрийской кремнисто-карбонатно-терригенной шашкунарской свиты (Горный Алтай) // Геология и геофизика. 2000. Т. 41, № 4. С. 516–534.
12. Ивата К., Сенников Н.В., Буслов М.М. и др. Позднекембрийско-раннеордовикский возраст базальтово-кремнисто-терригенной засурьинской свиты (северо-западная часть Горного Алтая) // Геология и геофизика. 1997. Т. 38, № 9. С. 1427–1444.
13. Карпов С.А. Строение клетки протистов. СПб: ТЕССА, 2001. 384 с.
14. Короновский Н.В., Хаин В.Е., Ясаманов Н.А. Историческая геология. М.: Академия, 2006. 464 с.
15. Назаров Б.Б. Радиолярии из нижних горизонтов кембрия Батеневского кряжа // Проблемы палеонтологии и биостратиграфии нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1973. С. 5–13.
16. Назаров Б.Б. Радиолярии нижнего-среднего палеозоя Казахстана (методы исследований, систематика, стратиграфическое значение). М.: Наука, 1975. 203 с.
17. Назаров Б.Б. Новое семейство радиолярий из ордовика Казахстана // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 35–41.
18. Назаров Б.Б. Радиолярии палеозоя. Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 2. Л.: Недра, 1988. 232 с.
19. Назаров Б.Б., Ормистон А.Р. Возможная система радиолярий палеозоя // Морфология, экология и эволюция радиолярий. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. С. 64–87.
20. Назаров Б.Б., Петрушевская М.Г. Класс Radiolaria. Радиолярии // Микропалеонтология. М.: МГУ, 1995. С. 111–158.
21. Назаров Б.Б., Попов Л.Е. Радиолярии, беззамковые брахиоподы и организмы неясного систематического положения из среднего ордовика Восточного Казахстана // Палеонтол. журн. 1976. № 4. С. 33–42.
22. Назаров Б.Б., Попов Л.Е. Стратиграфия и фауна кремнисто-карбонатных толщ ордовика Казахстана (радиолярии и беззамковые брахиоподы). М.: Наука, 1980. 190 с.

23. Назаров В.И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: КомКнига, 2005. 520 с.
24. Обут О.Т. Палеозойские радиоларии Горного и Рудного Алтая (состояние изученности, фациальная приуроченность и таксономический состав) // Материалы по палеонтологии и стратиграфии Урала и Западной Сибири (девонская и каменноугольная системы) / Под ред. Б.И. Чувашова. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 45–57.
25. Петрушевская М.Г. О приспособительном значении форм тела у радиоларий // Докл. АН СССР. 1970. Т. 194, № 2. С. 465–467.
26. Петрушевская М.Г. Строение скелетных игл у радиоларий Spermellaria и Nassellaria // Зоол. журн. 1975. Т. 54, Вып. 11. С. 1715–1718.
27. Петрушевская М.Г. Радиоларии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука, 1981. 406 с.
28. Петрушевская М.Г. Радиолариевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.
29. Сенников Н.В. Геологические события в палеозое Алтае-Саянской складчатой области и их отражение в палеогеографических и седиментационных обстановках и в палеобиотах // Эволюция биосферы и разнообразия. М: Тов-во научных изданий КМК, 2006. С. 506–526.
30. Afanasieva M.S., Amon E.O. Devonian radiolarians of Russia // Paleontol. J. 2011. V. 45, № 11. P. 1313–1532.
31. Afanasieva M.S., Amon E.O. Functional importance of hollow spines in radiolarian skeletons // Proceedings of the Sixth International Conference “Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology” Moscow: PIN RAS, 2011. P. 9–12.
32. Afanasieva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. Radiolarians in the geological Record // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. 135–392.
33. Amon E.O., Braun A., Chuvashov B.I. Lower Permian (Artinskian) Radiolaria from the Sim type section, Southern Urals // Geologica et Palaeontologica. 1990. V. 24. P. 115–137.
34. Anderson O.R. Radiolaria // Biochemistry and physiology of Protozoa. 1980. V. 10, № 3. P. 1–42.
35. Anderson O.R., Matsuoka A. Endocyttoplasmic microalgae and bacterioids within the central capsyle of the radiolarian Dictyocoryne truncatum // Symbiosis. 1992. № 12. P. 237–247.
36. Boltovskoy D., Kling S.A., Takahashi K., Bjørklund K. World Atlas of Distribution of Recent Polycystina (Radiolaria). Palaeontologia Electronica. 2010. V. 13. Issue 3. 230 p.; http://palaeoelectronica.org/2010_3/215/index.html.
37. Braun A., Chen J. Plankton from Early Cambrian black shale series on the Yangtze Platform, and its influences on lithologies // Progress in Natural Sciences. 2003. V. 13. P. 777–782.
38. Braun A., Chen J., Dieter Waloszek D., Maas A. Micropalaeontological studies in Lower Cambrian rocks of the Yangtze Plate, China: methods and results // Studia Geologica Polonica. 2005. V. 124. Methods and Applications in Micropalaeontology. P. 11–20.
39. Braun A., Chen J., Waloszek D., Maas A. First Early Cambrian Radiolaria // Geological Society, London. Special Publications. 2007. V. 286. P. 143–149.
40. Cheng Y.-N. Upper Paleozoic and Lower Mesozoic radiolarian assemblages from the Busuanga Islands, North Palawan Block, Philippines // Bulletin of the National Museum of Natural Science. № 1. 1989. P. 129–175.
41. Deflandre G. Nothotripodiscinus nov. gen. Radiolaire (?) aberrant a skelette creux d'une vase du Pacifique tropical, type d'une famille nouvelle, Nothotripodiscidae de position systematique incertaine // C. R. Acad. Sci. Paris. 1972. Gr. D. T. 257. P. 229–232.
42. De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al. Radiolarians in the Sedimentary record. Gordon and Breach Science Publishers, 2001. 533 p.
43. De Wever P., Sanfilippo A., Riedel W.R., Gruber B. Triassic radiolarians from Greece, Sicily and Turkey // Micropaleontol. 1979. V. 225. № 1. P. 75–110.
44. Goldberg T., Strauss H., Guo Q., Liu C. Reconstructing marine redox conditions for the early Cambrian Yangtze Platform: Evidence from biogenic sulphur and organic carbon isotopes // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. V. 254. P. 175–193.
45. Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. A Geological Time Scale 2004. Cambridge University Press. Reprinted corr. 2006. 599 p.
46. Haeckel E. Report on the Radiolaria collected by the H.M.S. Challenger during the Years 1873–1876. Report on the Scientific Results of the Voyage of the H.M.S. Challenger // Zoology. 1887. V. 18. 1803 p.
47. Itaki T., Matsuoka A., Yoshida K. Late spring radiolarian fauna in the surface water of Tassha, Aikawa Town, Sado Island, central Japan // Sci. Rep., Niigata Univ. 2003. Ser. E (Geology). V. 18. P. 41–50.
48. Lasarus D. Radiolarians and Silicoflagellates // Marine Micropaleontology. 2005. V. 20, Is. 1. P. 1682–1692.
49. MacDonald E.W. Llandovery Secuicollactinae and Rotasphaeridae (Radiolaria) from the Cape Phillips Formation, Cornwallis Island, Arctic Canada // J. Paleont. 1998. V. 72. № 4. P. 585–604.
50. Matsuoka A. Skeletal morphology and feeding behavior: toward reconstruction of marine ecosystems in the Phanerozoic // InterRad 11 & Triassic Stratigraphy Symposium. Abstracts. Wellington, New Zealand. 2006. P. 89.
51. McCartney K., Wise Sh.W., Harwood D.M., Gersonde R. Enigmatic Lower Albian silicoflagellates from ODP SITE 693: Progenitors of the order Silicoflagellata? // Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results. 1990. V. 113. P. 427–442.
52. McKerrow W.S., Scotese C.R. Palaeozoic Biogeography and Paleogeography. Geological Society of London, 1990. Mem. 12. 435 pp.
53. Nakaseko K. Liosphaeridae and Collosphaeridae (Radiolaria) from the sediment of the Japan Trench // Osaka Univ. Science Report. 1964. V. 13, № 1. P. 39–57.
54. Nazarov B.B., Ormiston A.R. A new superfamily of stauraxon polycystine Radiolaria from the Late Paleozoic of the Soviet Union and North America // Senckenberg. Lethaea. 1983. Bd 64, № 2/4. S. 363–379.
55. Nazarov B.B., Ormiston A.R. New biostratigraphically important Paleozoic Radiolaria of Eurasia and North America // Micropaleontol. 1993. Spec. publ. 6: Radiolaria of Giant and Subgiant Fields in Asia. P. 22–60.
56. Obut O.T., Iwata K. Lower Cambrian radiolarian from the Gorny Altai (southern West Siberia) // Новости палеонтологии и стратиграфии. 2000. Вып. 2-3. С. 33–37 (Приложение к журналу Геология и геофизика Т. 41).
57. O'Dogherty L., Carter E., Dumitrica P. et al. Catalogue of Mesozoic radiolarian genera // Geodiversitas. 2009.

- V. 31, № 2. P. 189–504.
58. *Petrushevskaya M.G.* Cenozoic radiolarians of the Antarctic. Leg 29, DSDP // Initial rep. of the Deep sea drilling project. V. 29. Washington, 1975. P. 541–675.
59. *Retallack G.J.* Permian greenhouse crises // The Non-marine Permian / S.G. Lucas and K.E. Zeigler, eds. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. 2005. № 30. P. 256–269.
60. *Scotese C.R.* PALEOMAP Paleogeographic Atlas. PALEOMAP Progress Report 90. Department of Geology, University of Texas at Arlington, 1997. 22 pp.
61. *Steiner M., Zhu M., Zhao Y., Erdtmann B.-D.* Lower Cambrian Burgess Shale-type fossil associations of South China // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2005. V. 220. P. 129–152.
62. *Wang Y.-J., Yang Q., Matsuoka A. et al.* Triassic radiolarians from the Yarlung Zangbo Suture Zone in the Jinlu area, Zetang county, southern Tibet // Acta Micropalaeontologica Sinica. 2002. V. 19. № 3. P. 215–227.
63. *Won M.-Z., Below R.* Cambrian Radiolaria from the Georgian Basin, Queensland, Australia // Micropaleontol. 1999. V. 45, № 4. P. 325–363.
64. *Won M.-Z., Jams W.J.* Late Cambrian radiolarian faunas and biostratigraphy of the Cow Head Group, Western Newfoundland // J. Paleontol. 2002. V. 76. № 1. P. 1–33.
65. *Zhang X., Liu W., Zhao Y.* Cambrian Burgess Shale-type Lagerstätten in South China: Distribution and significance // Gondwana Research. 2008. V. 14. P. 255–262.

Рецензент А.С. Алексеев

Hollow structures in radiolarian skeletons and its functional importance

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

*Paleontological Institute of RAS

** Institute of Geology and Geochemistry, Urals Branch of RAS

In siliceous skeletons of fossil polycystine Radiolaria the spines are majorest constructional elements; at that, they are, as a rule, solid, and rare hollow. Subcylindrical radiolarian spines with hollow internal channel are originated and known from Middle Cambrian. Later, in many Phanerozoic systems, up to the present days, the similar hollow structures arose repeatedly in all classes of polycystine Radiolaria. The development of hollow spines provides additional opportunities for the adaptation to planktonic way of life, carrying out function of orientation. In fossil condition the hollow structures meet not often or extremely rare, but in reality they could be much more. Apparently, hollow structures appear in extreme situations when stressful conditions of inhabitanсy create situation at which exact orientation of radiolarian body-organism in water column becomes not indifferent, so the last creates the morphological structures facilitating function of orientation.

Key words: radiolarians, paleontology, morphology, hollow skeletal structures, functional importance, Phanerozoic