



УДК 593.14 + 563.14

© 1993 г. ВИШНЕВСКАЯ В. С.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ЭВОЛЮЦИИ КЛАССА RADIOLARIA

Радиолярии имеют наиболее длительную геологическую историю существования среди планктонных групп, от кембрия доныне. В их эволюционном развитии наблюдается этапность, выраженная как в периодическом чередовании возрастания (девон — карбон, поздняя юра, кампан) и сокращения систематического разнообразия (конец перми, палеоцен), так и в резкой смене таксономического состава (рубеж перми и триаса). По-видимому, вплоть до среднего мезозоя среди радиолярий существовали не только планктонные радиолярии — аналоги современных, но и бентосные формы или переходные к ним разновидности. Не исключено, что неритических видов среди древних палеозойских радиолярий было больше, чем океанических. Весьма вероятно, что собственно радиолярии могли произойти от акантариоподобных предков.

В предлагаемой работе предпринята попытка выяснить причину образования скелетов у радиолярий и проследить тенденции преобразований у класса Radiolaria, восстановить условия их обитания в далеком прошлом и установить закономерности временной и морфологической приуроченности этих уникальных одноклеточных организмов к конкретным типам осадков. Уникальность же радиолярий состоит в том, что они одними из первых перешли к освоению пелагиали.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ РАДИОЛЯРИЙ

В настоящее время класс Radiolaria разделен на два подкласса [8]: Acantharia и собственно Radiolaria или Euradiolaria. К Acantharia отнесены скелеты, образованные пучком радиальных игл, размещенных по закону Мюллера, где каждая игла представлена монокристаллом целестина (рис. 1, 1—3). Все иглы у Acantharia сплошные, без внутренней полости или канала (в отличие от большинства радиолярий и феодарий). Иглы сходятся в центре, где они образуют единый монолит, «своеобразную звезду», или скручены. Иногда от радиальных игл отходят апофизы, за счет чего образуется дополнительный решетчатый скелет, подобный феодариевому или сферелляриевому [5, 7—9, 14]. Но на соединении кристаллов образуются швы, которые, как и сама раковина, очень неустойчивы и разрушаются даже при минимальных нагрузках. Поэтому в ископаемом состоянии акантарии практически не сохраняются. Известны только единичные находки в эоцене Приаралья. Важным отличием акантарий от собственно радиолярий является однокамерность скелетов, что, вероятно, обусловлено химизмом скелетного материала. В связи с этим акантарии, вероятно, не могли в своей эволюции воспользоваться тенденцией к полимеризации, что было характерно для позднепалеозойских и мезозойских радиолярий, а также фораминифер.

К подклассу собственно радиолярий отнесены иглисто-решетчатые формы, состоящие из опала (или его производных — халцедона, кварца и др.), причем у них, в отличие от акантарий, скелет расположен, как правило, вне центральной капсулы. Единичные случаи с центрально сходящимися иглами описаны среди палеозойских радиолярий (рис. 1, 4—6). Поскольку многообразие скелетных

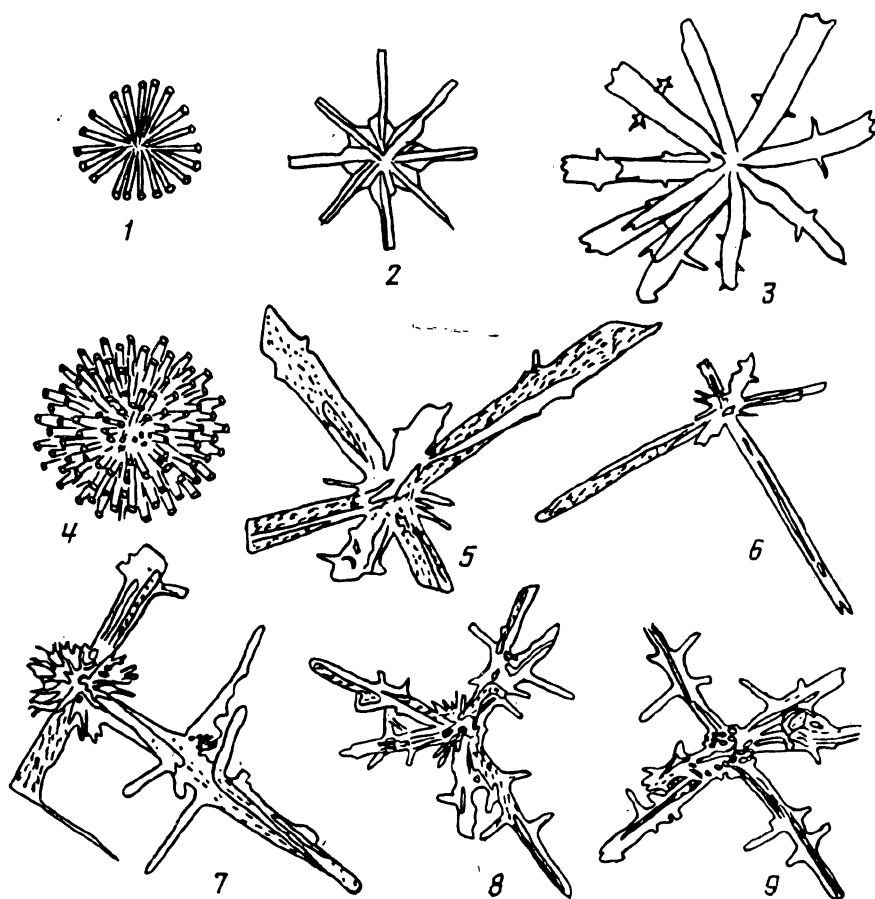
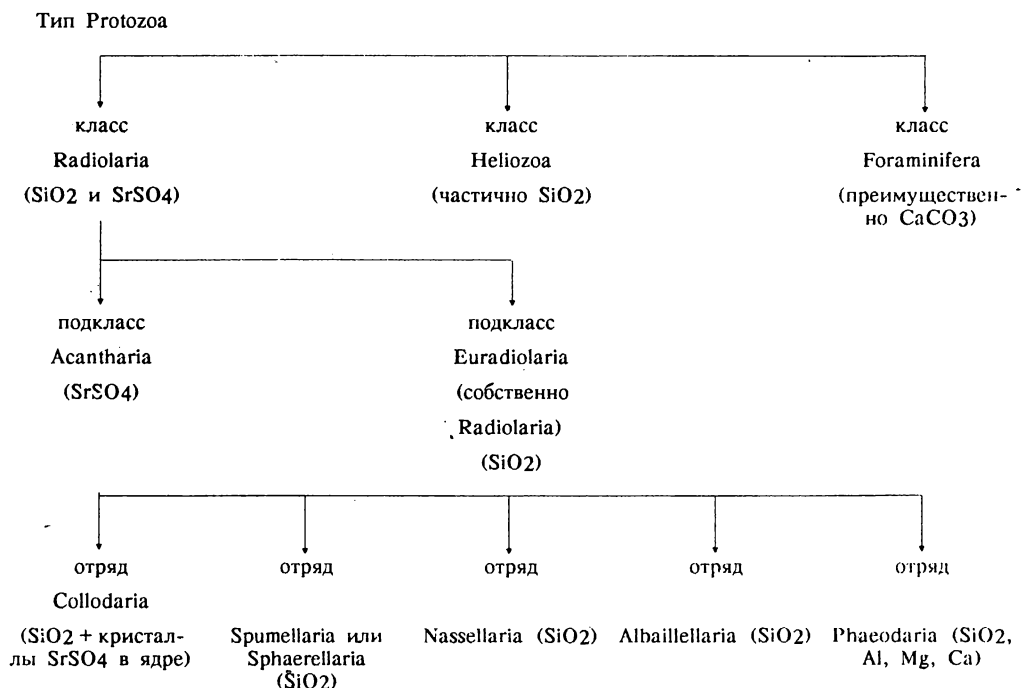


Рис. 1. Форма игл радиоларий подкласса Acantharia и Euradiolaria: 1—3 — скелеты современных Acantharia: 1 — Acanthospira, 2 — Phyllostaurus, 3 — Stauracon; 4—9 — иглистые скелеты палеозойских Euradiolaria; 4 — Anakrusa, 5, 6 — Entactinoshæra, 7—9 — Entactinia

элементов у собственно радиоларий с кремнистым скелетом значительно больше, чем у акантарий с целестиновым, то не удивительно, что у радиоларий можно найти формы скелетов, сходные по конструкции с акантариевыми. Исключительное разнообразие кремнеземных скелетов собственно радиоларий, возможно, обязано особенному свойству кремнезема, который по способности вступать в соединения уступает только углероду. Именно благодаря наличию кремневого скелета радиоларии хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Более того, на современном материале было показано [10], что кремнеземовые скелеты радиоларий обладают способностью к регенерации. Так, если у живого экземпляра радиоларий повреждается скелетный элемент, то место излома обволакивается псевдоподиями до образования сплошного слоя с последующим восстановлением недостающей обломанной части иглы или любого другого элемента. Особенности микроструктуры кремневых скелетов и их роста хорошо видны на фотографиях, выполненных под сканирующим микроскопом [3, 4, 7, 8, 12]. Скелетная ткань радиоларий имеет ультрамелкое строение (в отличие от микругубчатого альвеолярного у феодарий, в связи с чем они в ископаемом состоянии крайне редки, а самые древние находки известны лишь с олигоцена). Нарастание кремнезема на иглах происходит послойно. Однако сравнение иглистых форм акантарий и палеозойских сферических радиоларий (семейство Anakrusidae с многочисленными радиально расходящимися иглами или семейство Polyentactiniidae, условно от-



носящееся к отряду Collodaria) показывает их очень большое сходство (рис. 1, 4—9). А скелеты радиоларий отряда Sphaerellaria, ныне живущих *Hexastylus horrida* Hollonde et Enjume, практически ничем не отличаются от палеозойского рода *Entactinia* [5, 8]. Об идентичности строения игл *Palaeoscenediidae* и некоторых Collodaria (семейство *Talassothamidae*) писали многие протозоологи и палеонтологи [5, 7]. Последние находки палеосценид [11] в мезозое позволяют более уверенно говорить об их родстве с коллодариями. Среди собственно радиоларий выделяется пять отрядов: Collodaria, Spumellaria (или Sphaerellaria), Nassellaria, Albaillellaria и Phaeodaria (табл. 1). Все они по составу скелета кремнеземовые.

Известно, что радиоларии отряда Collodaria имеют кремневый скелет, в центральной капсуле которого обнаружены многочисленные кристаллы целестина. Стенка центральной капсулы коллодарий также имеет много общего с пелликулярной оболочкой акантарий. В свое время Э. Геккель [14] обосновал происхождение радиоларий от общего предка, сходного с родом *Actissa* (планктонные радиально-симметричные спумеллярии, лишенные минерального скелета). Большинство протозоологов, исходя из минерального состава скелетов, рассматривали радиоларий как промежуточную группу между Acantharia и Collodaria. В. Догель и М. Г. Петрушевская же допускали существование вымершей группы с нестабилизированным составом скелета, от которой впоследствии произошли Spumellaria и Acantharia. Подводя итоги всему сказанному выше, мы получаем несколько иную филогенетическую картину становления и эволюции минерального скелета Euradiolaria. По-видимому, примитивные Radiolaria, как и все другие представители органического мира, изначально стали образовывать свои раковины из минералов, представляющих собой разнообразные соли. Вероятно, сульфатные воды раннепалеозойских морей были более благоприятны для синтеза SrSO_4 и $\text{Ba}(\text{Al}, \text{Ca}, \text{Mg})\text{SO}_4$. Это отражено у современных Acantharia, которые строили свои скелеты из целестина; Phaeodaria, минеральный скелет которых кроме кремнезема содержит значительное количество Al, Ca и Mg; Collodaria, вклю-

чающих в центральной части многочисленные мелкие и крупные кристаллы целестина. Как уже отмечалось выше, кристаллический тип строения многих раковин сферических радиолярий и акантарий идентичен. Скелет из одних только радиальных игл, состыкованных в центре, чрезвычайно сходный с примитивными акантариями, имеется у радиолярий (семейство *Astracanthidae*) *Phaeodaria*.

Отряд *Collodaria* отличается очень слабым развитием тангентальных оболочек, неопределенностью симметрии — все это признаки архаичности. Кроме того, радиолярии этого отряда имеют примитивное устройство нуклеаксопластического аппарата. Также очень важно отметить, что самые древние палеозойские *Inaniguttidae* не имели единого аксопласта, как его сейчас нет у экзоаксопластических *Collodaria*. Более того, кристаллы целестинового типа формируются у коллодарий именно внутри центральной капсулы, т. е. там, где у *Acantharia* образуется пучок из скелетных игл, а у древних палеозойских и части мезозойских спумеллярий — внутренняя спикула. Такое же внутреннее строение скелета в виде многолучевой спикулы имеют современные коллодарии семейства *Orosphaeridae*.

Возможно, *Polycystina* и *Phaeodaria* утратили способность синтезировать целестин и стали чисто опаловыми или алюмосиликатными, начав в процессе длительной эволюции формировать свой скелет вокруг центральной капсулы. Поэтому нам представляется более вероятным происхождение радиолярий от древних форм, подобных *Acantharia*. А смена целестинового скелета кремнеземовым позволила собственно радиоляриям значительно усовершенствовать свой скелет за счет возможности полимеризации и олигомеризации. Почему микроорганизмы радиолярий кайнозойских и современных *Acantharia*, а также возможные предковые формы древних радиолярий выбрали или использовали для построения своих минеральных скелетов стронций, остается загадкой.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ДРЕВНИХ RADIOLARIA

В настоящее время общепризнано, что радиолярии являются планктонными организмами. Считается, что древние радиолярии также были планктоном. Правда, Б. Б. Назаров (1988) допускал, что некоторые раннепалеозойские *Polycystina* из отрядов *Spumellaria* и *Albaillellaria* могли прикрепляться с помощью аксоподий, подобно современному бентосу из других групп организмов. Но Б. Б. Назаров считал, что процесс перехода таких форм к планктону завершился уже в конце кембрия. Тем не менее он писал, что процесс перехода от бентосного к планктонному образу жизни был постепенным. Поэтому, по его мнению, ордовикские *Proventocitum* могли обитать в придонных водах, как это установлено для многих современных челлинджерид из отряда *Phaeodaria*, а некоторые формы из палеозойского отряда *Albaillellaria* даже вели бентосный образ жизни [5, с. 78].

Наличие гетерополярных скелетов у древних радиолярий позволило Петрушевской [6] предложить гипотезу происхождения радиолярий от сидячих саркодовых, имевших стебелек. Она предполагает, что радиолярии, как и фораминиферы, произошли от амебоподобных бентосных организмов, обладавших тонкими ветвящимися псевдоподиями. В подтверждение своего заключения Петрушевская [8] приводит из современных морских солнечников вид *Hedraiophrys havassei* Febré-Chevalier, у которого наблюдается феномен перехода сидячей формы к плаванию за счет нестабилизированного строения кремневого скелета и наличия стебелька, представляющего собой плотный пучок аксоподий. Сходство же аксоподий радиолярий с аксоподиями стебелька солнечника было доказано при ультрамикроскопическом изучении. Ныне живущие солнечники переходят от сидячей к планктонному образу жизни и обратно за счет сгибания и разгибания аксоподий, которые в случае согласованности движений придают телу солнечника вращательное движение наподобие волчка. Принимая гипотезу Петрушевской, легко объяснить форму игл у большинства ранне-, средне- и мезозойских радиолярий. Они действительно имеют спиралевиднозавитую или што-

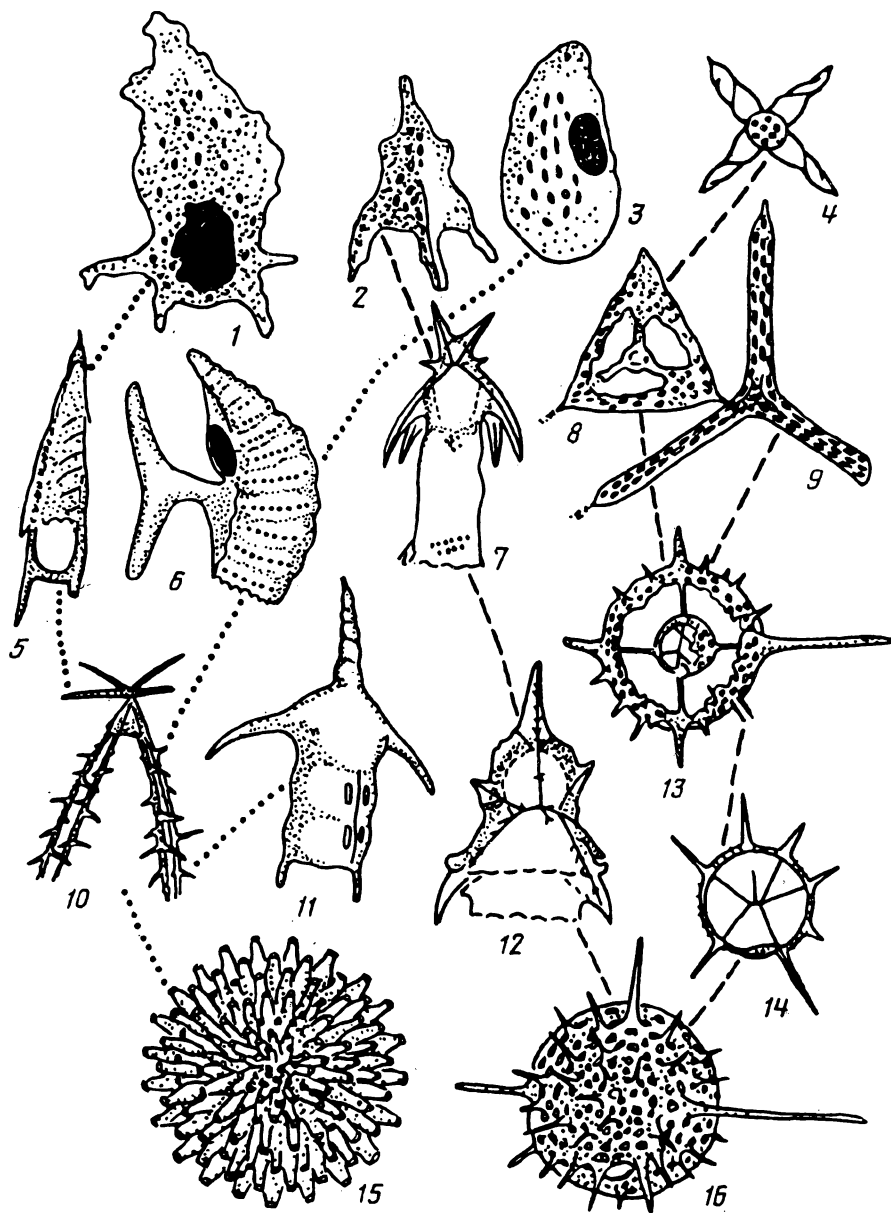


Рис. 2. Эволюция некоторых скелетов класса Radiolaria. 1, 5 — *Albaillella*, карбон — пермь; 2 — *Napora*, триас — мел; 3 — *Bagotum*, юра; 4 — *Plafkerium*, триас; 6 — *Camptolathus*, карбон — пермь; 7 — *Riedelius*, триас — ранняя юра; 8 — *Latentidiota*, карбон — пермь; 9 — *Triactofenestrella*, карбон; 10 — *Paleoscenidium*, девон — карбон; 11 — *Pseudoalbaillella*, карбон — пермь; 12 — *Clathromitridae?*, *Archocyrthium*, силур — карбон; 13 — *Entactinia*, девон — пермь; 14 — *Pyrentonemma*, карбон; 15 — *Anakrusa*, ордовик; 16 — *Cessipylorum*, ордовик

порообразную форму, где внутри желобков проходят каналцы, через которые, вероятно, и выходили аксиподии (рис. 2, 4; рис. 3, II; рис. 4, Т— 3). По-видимому, согласованность винтовых движений одновременно всеми лопастями позволяла таким организмам оторваться от субстрата и перейти к парению в толще воды. У солнечных такие явления обычны.

Можно привести и другие примеры. В классе Foraminifera в настоящее время существуют и планктонные, и бентосные формы. До юры среди фораминифер

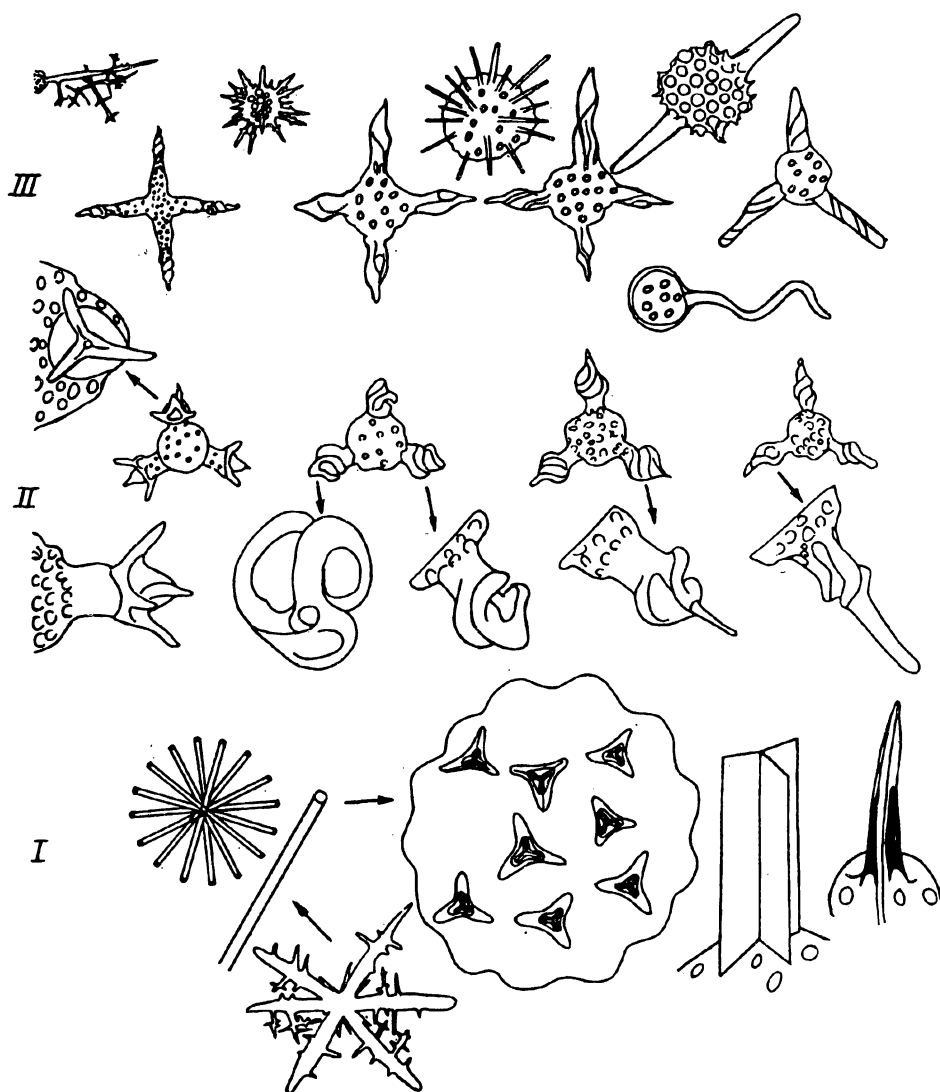


Рис. 3. Эволюция игл у кл. Radiolaria: I — преобразование плоских игл в круглые и затем У-образные трехгранные; II — спиральнозавитые и штопорообразные иглы, характерные для радиоларий триасового периода; III — переход от винтовых игл через слабообразованные иглы к прямым полым и ветвистым (поздний мезозой — кайнозой)

планктон почти не известен. Предполагается, что у фораминифер в процессе эволюции однокамерных скелетов возникли многокамерные как результат явления полимеризации. У Radiolaria благодаря кремнеземовому составу скелетов первая попытка к полимеризации была реализована у палеозойского отряда Albaillellaria в конце позднего палеозоя. Она проявилась в сегментации билатерально-симметричных раковин радиоларий на отделы (поздний карбон — пермь), утончении колумелл и траверкул с одновременным упорядочением в расположении пор в один-два ряда на каждом сегменте и преобразованием массивных латеральных крыльев в конусовидно-граненные иглы [5] (рис. 2, 1, 5, 10, 11; 3, 6). В эволюции радиоларий отряда Spumellaria также большое значение имели процессы полимеризации и олигомеризации. Они, как и у отряда Albaillellaria, начались в конце палеозоя и сразу же привели к заложению дополнительных сферических камер или сегментов, резкому уменьшению диаметра внутренних сфер, значи-

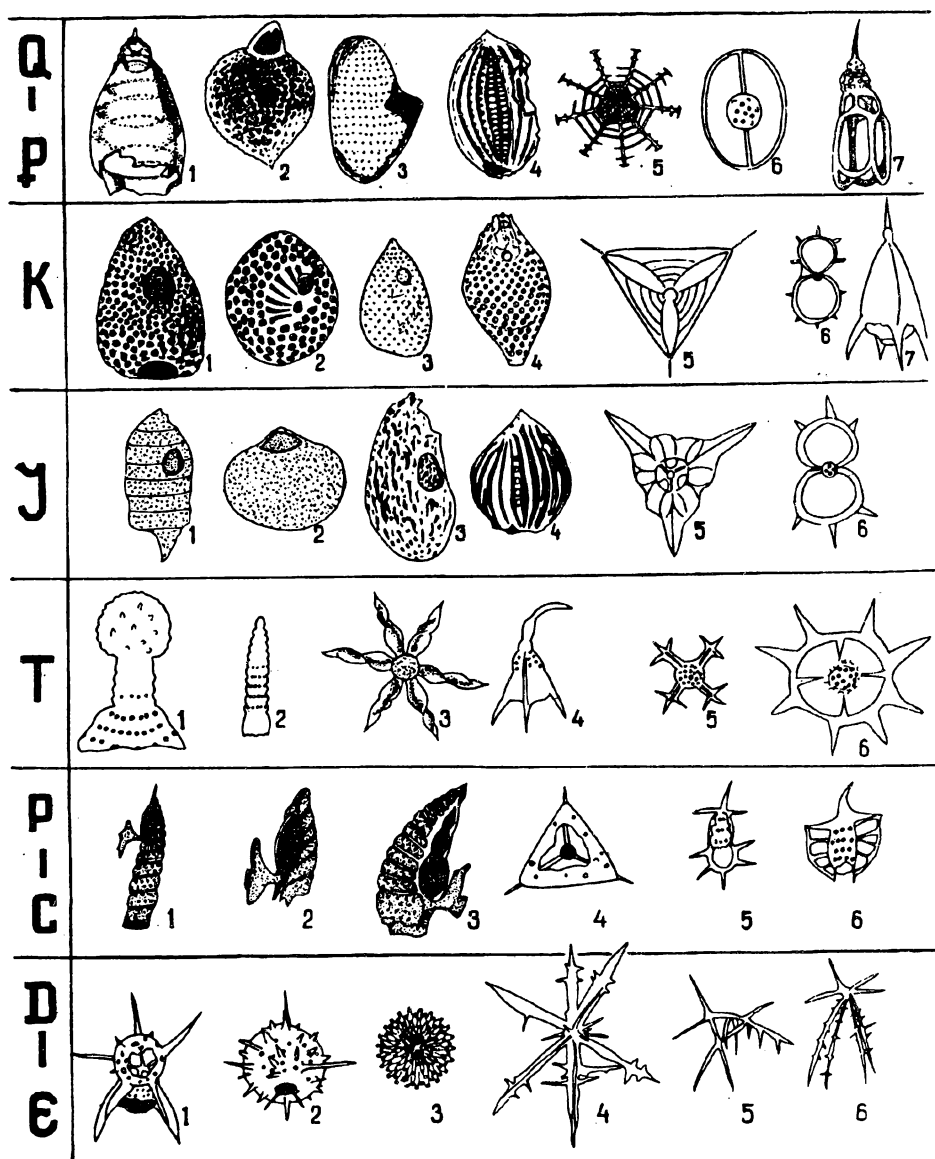


Рис. 4. Гипотетическая схема эволюции скелетов у кл. Radiolaria. Q — P: 1 — Stichopolium sp., 2, 3 — Protocyrtis sp., 4 — Cadium sp., 5 — Enneaphormis sp., 6 — Saturnalis sp., 7 — Lampterium sp. K: 1 — Eucyrtis sp., 2 — Cryptamphorella sp., 3 — Amphipyndax sp., 4 — Immersothorax sp., 5 — Euchitonia sp., 6 — Acanthocircus sp., 7 — Crolanium sp. J: 1 — Parvicingula sp., 2 — Stichocapsa sp., 3 — Bagotum sp., 4 — Archaeodictyomitra sp., 5 — Perispyridium sp., 6 — Acanthocircus sp. T: 1 — Bulbocephalus sp., 2 — Triassocampe sp., 3 — Sarlinae. 4 — Napora sp., 5 — Icrioma sp., 6 — Pseudoheliodiscus sp. P — C: 1 — Arrectoalatus sp., 2 — Corythoecia sp., 3 — Camptoalatus sp., 4 — Rectotortementum sp., 5 — Albaillella sp., 6 — Neoalbaillella sp. G — D: 1 — Archoeyrtium sp., 2 — Cessipylorum sp., 3 — Anakrusa sp., 4 — Entactinosphaera sp., 6 — Ceratoikiscum sp., 6 — Paleoscenidium sp.

тельному облегчению раковин, а также возникновению более прогрессивных ставроксонных скелетов. В начале мезозоя эта способность кремнезема к полимеризации за счет образования полимолекулярных соединений при достижении определенного содержания кислорода, по-видимому, содействовала или привела к возникновению нового высокоспециализированного мезозойско-кайнозойского отряда Nassellaria. Это появление с триаса семейств Clathromitridae, Eucyrtidae,

Naporidae и Stichocapsidae, а с ранней юры — семейства Parvicingulidae. Характерной особенностью всех этих семейств является не только расчленение раковины на сегменты, размер которых увеличивается по мере удаления от начальной камеры, но и развитие крупного пилома в оральной части раковины. У семейства Naporidae в устьевой части (рис. 2, 2) раковины в дополнение к пилону образуются от двух до четырех, иногда больше, хорошо развитых массивных трехгранных основных игл, которые, по-видимому, не только не давали раковине погружаться в осадок, но и могли служить опорой. А появление в апикальной части раковины рога (часто винтообразнозавитого) способствовало определенной ориентации такого биполярного скелета и позволяло отрываться от грунта или другого субстрата с помощью согласованного движения аксоподий, проходящих в отверстия вдоль апикальной иглы и основных игл, оконтуривающих устье (рис. 4: Т-4, К-7).

Прообразом семейства Naporidae Pessagno, по-видимому, можно считать семейство Archocyrtiidae Kozur and Mostler, emend. Cheng, (поздний девон — пермь). Не исключено, что семейства Pylentonemidae Deflandre, Archocyrtiidae и Naporidae образуют единый филогенетический ряд (рис. 2, 2, 7, 12, 16).

Выявленная у билатерально-симметричных радиолярий отряда Albaillellaria тенденция к образованию в конце палеозоя сегментированных, но еще неперфорированных раковин могла быть использована в дальнейшей эволюции радиолярий при возникновении с раннего мезозоя новых семейств Conutidae и Stichocapsidae. В первом случае мы имеем хорошо выраженную сегментированность раковины, но еще примитивную прободенность порами на стыке камер, во втором — это уже четко сегментированные равномернопористые раковины. Вероятно, именно последние уже обладали достаточной плавучестью, чтобы перейти к планктонному существованию (рис. 2, 1, 3, 5, 6).

В триасе, как известно, происходит возникновение и бурный расцвет необычайно разнообразных форм семейства Saturnaliidae. До настоящего времени систематическое положение этого семейства не ясно. Возможно, оно произошло от позднепалеозойских альбаиллелларий за счет преобразования латеральных крыльев и разрастания базального кольца в билатерально-симметричные кольца, более пригодные для парения в горизонтальных потоках воды. Формирование разнообразных облегченных скелетов триасовых радиолярий со специфическими штопоровидными и спиральнозавитыми или расщепленными на концах иглами, несомненно, может быть интерпретировано как создание возможного вспомогательного механизма для перемещения в воде как по вертикали, так и по горизонтали. Возможно, у радиолярий переход от бентосных форм к планктонным начался несколько ранее, чем имело место появление планктонных фораминифер, или эти процессы у радиолярий и фораминифер могли идти одновременно. В таком случае причины, вызвавшие одновременное появление планктона у разных групп фауны среди простейших, вероятно, были одинаковыми.

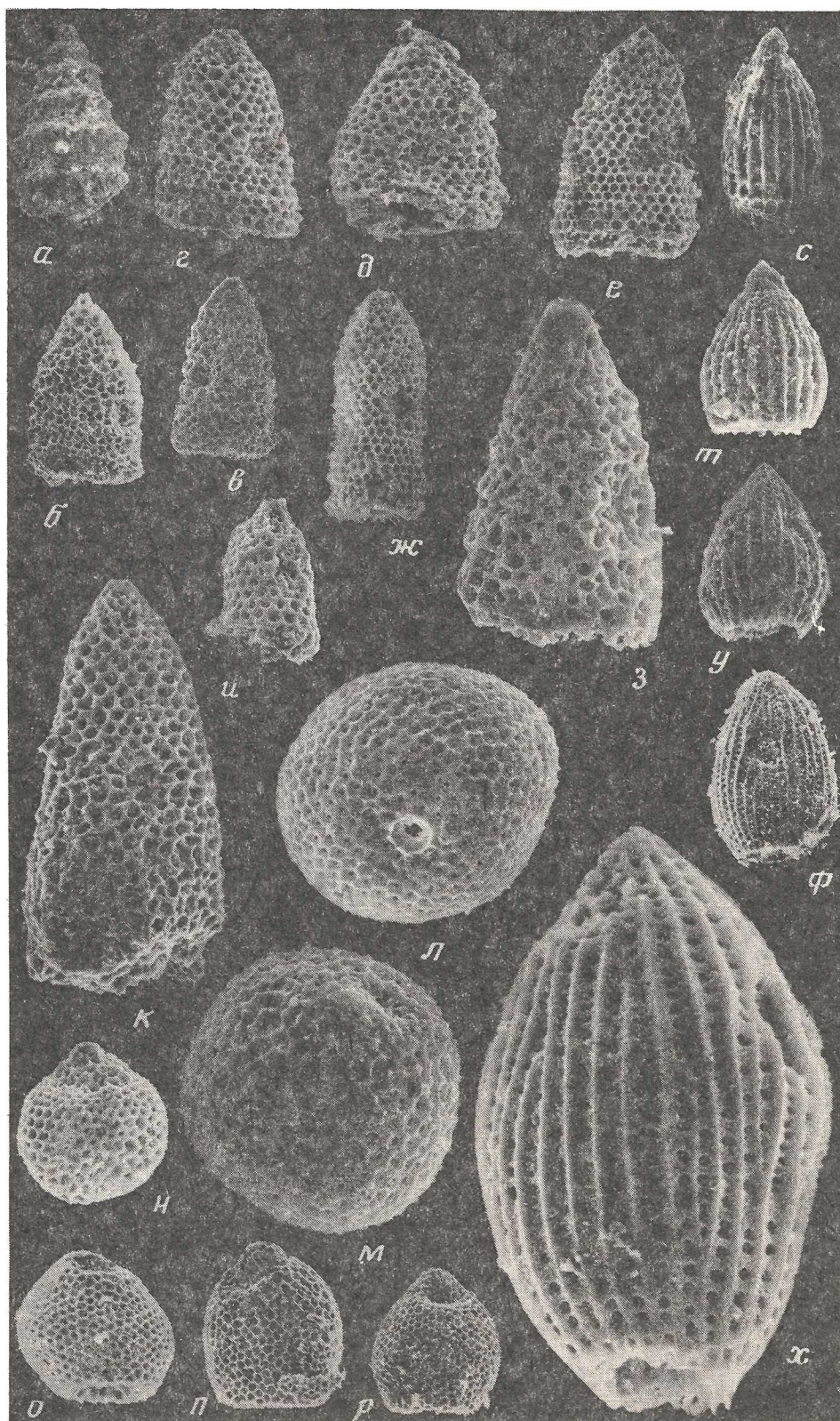
Петрушевская, завершая книгу «Радиоляриевый анализ», писала: «Не исключено, что вплоть до триаса среди радиолярий были и планктонные, и бентосные формы, как это имеет место среди современных солнечных и фораминифер» [8, с. 113]. Так, для пермских Corythoecidae Nazarov она предполагала, что эти организмы лежали на грунте, а для триасовых Bulbocyrtidae Kozur et Mostler допускала сидячий бентосный образ жизни [8, с. 130, 133]. Но этим высказываниям ни в отечественной, ни в зарубежной литературе не придавалось особого значения, поскольку Петрушевская, будучи биологом-протозоологом, занималась современными и кайнозойскими радиоляриями, а представительный и тем более доказательный фактический материал по древним радиоляриям отсутствовал.

В настоящее время как в мировой литературе, так и по нашим материалам появился колоссальный фактический материал по пермским [1, 2, 5, 13], триасовым [2, 15] и ранне-, среднеюрским радиоляриям [3, 17]. Именно этот временной интервал, по нашему мнению, приходится на период окончательного становления планктонных радиолярий.

Одним из новых доказательств существования бентоса у собственно радиолярий является эволюция скелетных элементов у ряда крупных таксонов. Действительно, в палеозое среди радиолярий преобладали гетерополярные особи. В раннем палеозое широко распространены формы с пиломом, через который могли проходить стебельки для прикрепления к субстрату и аксоподии. Радиолярии с подобным скелетом описаны Назаровым [5] с раннего кембрия по ранний карбон. Последние палеозойские пиломные формы отмечены М. С. Афанасьевой [1] из среднего карбона Прикаспия и Средней Азии. Она предполагает, что особое строение пилома раковин в виде отложного воротника было связано скорее всего с бентосным прикрепленным образом жизни этих радиолярий. Причем по аналогии с конвергентно сходными раковинами фораминифер Афанасьева предполагает, что характер субстрата (субцилиндрические предметы типа стеблей криноидей, нитевидные предметы типа водорослей и т. д.) определял ту или иную форму воротника, оконтуривающего пиломм радиолярии. В отличие от раннепалеозойских, эти представители радиолярий имеют значительно более легкий пористый или даже губчатый скелет. В то же время очень важно отметить, что подобные предки бентосных прикрепленных форм радиолярий были найдены в мелководных органогенно-обломочных известняках склона рифового массива Карачаганак. В позднем палеозое радиолярии с таким пиломом уже не известны, но гетерополярность присуща еще очень многим скелетам. По-видимому, переходя к планктонному образу жизни, радиолярии заселяли открытые абиссальные части океана. Бентосные формы постепенно вымирали. Совсем недавно очень интересные сферические и кувшинообразные формы радиолярий со стебельком или жгутиком были найдены в среднетриасовых известняках Динарид Югославии [15].

Наши находки в ранней и средней юре необычайно большого числа форм с псевдофораменом (сем. *Bagotidae*, *Canutidae*), унаследованным от палеозойских билатерально-симметричных альбаиллеллярий, позволяют предположить, что это были, вероятно, последние представители радиолярий, способных вести прикрепленный образ жизни (рис. 5). Сходные формы были описаны ранее из Калифорнии и Японии. Наличие так называемого окна (по терминологии Э. Пессанью, П. Вален [17]) давало возможность этим радиоляриям иметь стебельки или присоску, которые при необходимости служили якорем для временного прикрепления. Самые высокие слои, где обнаружены их типичные представители, датированы байосом. Именно с этого момента появляются первые достоверные представители планктонных фораминифер. До байоса все фораминиферы вели преимущественно бентосный образ жизни. Правоммерно допустить, что именно начиная с юры радиолярии, как и планктонные фораминиферы, все больше завоевывали открытые акватории океанов, активно участвуя в океанском карбонато- и кремненакоплении.

Начиная с девона происходит резкое уменьшение размеров скелета палеозойских радиолярий (с 250—400 до 100—160 мкм), что, возможно, также следует рассматривать как приспособление к уменьшению общего веса особи и, следовательно, как толчок к приобретению определенных преимуществ для перехода к стабильному планктонному образу жизни. С этих позиций легко объясним симбиоз радиолярий и водорослей в доманикитах. Таким образом, в раннем палеозое (кембрий, ордовик, силур) из радиолярий известны только сферические, преимущественно с эксцентричным гетерополярным положением внутреннего каркаса, иногда снабженные пиломом, массивные скелеты, не приспособленные к парению над абиссалью (рис. 2, 14, 16). В среднем палеозое (девон) появляются билатерально-симметричные и губчатые формы радиолярий (рис. 2, 11—13), а в позднем палеозое (карбон — пермь) — дискоидальные ставроксонные радиолярии с маленькой центральной сферой, лучше адаптированные к теплым поверхностным водам мелких морей (рис. 2, 8, 9).



Проследивая эволюционные линии близкородственных позднепалеозойских семейств Porofskyellidae и Corythoecidae, мы наблюдаем постепенное уменьшение псевдофорамена, редукцию массивных боковых крыльев и увеличение сегментированности и перфорированности раковин к концу палеозоя. Наличие дополнительного отверстия или «окна», напоминающего псевдофорамен у Corythoecidae, обнаруженного среди хорошо известных ранне-, среднеюрских радиолярий родов Bagotum, Droltus, Canutus (рис. 5), вероятно, может быть оценено как унаследованность от палеозойских бентосных радиолярий. Подобные отверстия были встречены у среднемиловых радиолярий семейства Amphipyndacidae из Японии [16]. У некоторых юрских и меловых радиолярий это отверстие в процессе эволюции превращается в примитивную сатуральную пору (Stichocapsa robusta, S. globosa), юра — ранний мел (рис. 5, o—n). Типичные сатуральные поры позднемиловых родов Immersothorax, Cryptamphorella и кайнозойского вида Stichopodium dictyopodium также, по-видимому, являются реликтами такого типа отверстий. Вероятно, многие палеозойские и раннемезозойские радиолярии имели побочные (дополнительные) пиломные отверстия (псевдофорамены), подобные парапиле современных феодарий. В. В. Решетник [9], изучавшая феодарий, подчеркивала, что большинство из них стенобатны, причем многие виды предпочитают батипелагические и абиссальные глубины.

Возможно, многие виды древних радиолярий также обитали преимущественно не в поверхностных слоях воды, а в придонных. Более того, в литературе имеется описание сидячей радиолярии из отряда Acantharia (Podactinellius sessilis Schröder, 1907), которая имеет стебелек и прикрепляется с его помощью к мшанкам, иглам морских ежей, водорослей и т. д. Также известно, что большинство Acantharia встречаются не только в открытом океане, но и у берегов теплых морей. Среди акантарий (в противоположность Polycystina и Phaeodaria) высокий процент составляют неритические виды. Не исключено, что неритических видов среди древних радиолярий также было больше, чем океанических. Таких образом, весьма вероятно, что собственно радиолярии могли произойти от акантариеподобных предков, ведших бентосное существование.

Рис. 5. Возможная эволюция псевдофорамена у некоторых мезозойских радиолярий. а — *Xitus asymbatos* Foreman ($\times 100$); средний мел, альб; Русская плита, Брянская обл.; экз. ИЛСАН № БР-5, псевдофорамен не наблюдается; б — *Xitus* sp. ($\times 100$); средняя юра, байос; Западная Камчатка, м. Омгон; экз. ИЛСАН № 604-2, псевдофорамен локализован на боковой поверхности раковины; в — *Canutus* sp ($\times 100$); средняя юра; Корякское нагорье; экз. ИЛСАН № 630, псевдофорамен, как и у рода *Xitus*, расположен на боковой поверхности; г—е — *Parvicingula* sp ($\times 180$, 180, 100); средняя юра; Западная Камчатка, м. Омгон; экз. ИЛСАН № 604/2-1, 604/2-2, 604/2-3, однотипное расположение псевдофорамена у всех трех форм; ж — *Parvicingula blowi* Pessagno ($\times 150$); ранний мел, берриас — валанжин; Западная Камчатка, м. Омгон; экз. ИЛСАН № 603, псевдофорамен находится на том же месте, что и у юрских форм; з — *Parvicingula* sp. ($\times 175$); средняя юра; Корякское нагорье; экз. ИЛСАН № 760, в отличие от предыдущих видов рода *Parvicingula*, эта раковина бугристая, но положение псевдофорамена остается на прежнем месте; и — *Canutus?* sp. ($\times 250$); средняя юра; Корякское нагорье; экз. ИЛСАН № 139; к — *Eucyrtidium elementarius* Carter ($\times 200$); ранняя юра; Корякское нагорье; экз. ИЛСАН № 152; л, м — *Holocyrtidium?* sp. ($\times 300$); средняя юра; Корякское нагорье; экз. ИЛСАН № 760: л — точечное устье, м — цефалис, возвышающийся в виде бугорка, справа от которого находится углубление (прообраз сатуральной поры или псевдофорамена); н — *Zhamoidellum* sp. ($\times 250$); поздняя юра; Корякское нагорье; экз. ИЛСАН № 14-51, цефалис; о — р — *Stichocapsa globosa* Izvekov and Vishnevskaya ($\times 130$, 100, 150); средняя юра, байос; экз. ИЛСАН № 604-2с, хорошо видно понижение, локализованное ниже цефалиса; с — *Dictyomitra* ex gr. *multicostata* Zittel ($\times 150$); поздний мел, турон — коньяк; Русская плита, Брянская обл.; экз. ИЛСАН № БР-6, псевдофорамен не наблюдается; т — *Thanarla* sp. ($\times 320$); нижний мел; Корякское нагорье; экз. ИЛСАН № Н-51-1; у — *Eothanarla?* sp. ($\times 250$); средняя юра; Корякское нагорье; экз. ИЛСАН № 760, хорошо видно углубление справа на боковой поверхности раковины; ф, х — *Archaeodictyomitra elliptica* Izvekov and Vishnevskaya ($\times 100$, 450); средняя юра, байос: ф — Корякское нагорье; экз. ИЛСАН 123, х — Западная Камчатка; экз. ИЛСАН 604-2д, псевдофорамен хорошо выражен

ВЫВОДЫ

1. Общим предком всех радиоларий могли быть как коллодарии или вымершая группа с нестабилизированным составом скелета, так и организмы с целестиновой раковиной, напоминающие акантарий.

2. Вплоть до среднего мезозоя (юры) и, возможно, среднего мела, вероятно, могли существовать не только планктонные радиоларии — аналоги современных, но и бентосные формы или переходные к ним разности, наподобие современных солнечников сем. *Clathrulinidae*. Данное предположение имеет принципиальное значение для решения важнейших проблем современной геологии — времени становления древних океанов и их батиметрии.

3. Резкая смена радиолариевых ассоциаций на рубеже пермь — триас и достоверное появление планктонных радиолариевых сообществ в поздней юре (мезозой) хорошо согласуется со временем формирования планктона у фораминифер.

4. Исследование известковых и кремневых представителей микрофауны показывает, что радиоларии по ряду признаков похожи на фораминифер. Однако если среди фораминифер в настоящее время существуют и бентосные, и планктонные виды, то у радиоларий в процессе эволюционного отбора получили преимущественное развитие только планктонные формы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Афанасьева М. С. Радиоларии семейства *Pyrentonemidae*//Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 22—34.
2. Брагин Н. Н. Радиоларии и нижнемезозойские толщи Востока СССР. М.: Наука, 1991. 124 с.
3. Богданов Н. А., Вишневецкая В. С. Значение радиоларий для тектоностратиграфии Северо-Востока СССР//Палеонтолого-стратиграфические исследования Дальнего Востока (для картирования Тихоокеанского региона). Владивосток, 1990. С. 20—29.
4. Вишневецкая В. С. 1981. Морфологические особенности радиоларий под сканирующим электронным микроскопом//Систематика, эволюция и стратиграфическое значение радиоларий. М.: Наука, 1981. С. 106—108.
5. Назаров Б. Б. Радиоларии палеозоя//Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 2. Л.: Недра, 1988. 232 с.
6. Петрушевская М. Г. О происхождении радиоларий//Зоол. журн. 1977. Т. 56. Вып. 10. С. 1448—1458.
7. Петрушевская М. Г. Радиоларии отряда *Nassellaria* Мирового океана. Л.: Наука, 1981. 405 с.
8. Петрушевская М. Г. Радиолариевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.
9. Решетняк В. В. Глубоководные радиоларии *Phaeodaria*. Л.: Наука, 1966. 206 с.
10. Anderson O. R. *Radiolaria*. N. Y., 1983. 450 p.
11. Baumgartner O., Jud R., Gorican S. et al. Mesozoic radiolarian database. Lausanne, Switzerland, 1991. 500 p.
12. Björklund K., Goll R. Skeletal fine structure of Cenozoic polycycline//*Radiolaria*. 1981. V. 9. P. 77.
13. Cheng Yen-Nien. Taxonomic Studies on Upper Paleozoic Radiolaria//*Nat. Museum Natur Sci. Spec. publ.* № 1. Taichung, Taiwan, 1986. 311 p.
14. Haekel E. Report on the Radiolaria collected by «Challenger» during 1873—1876. Edinburgh, 1887. 1803 p.
15. Kolar-Jurkovsek T. New radiolaria from Ladinian substage (Middle Triassic) of Slovenia//*Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.* 1989. H. 3. S. 155—165.
16. Nakaseko K., Nishimura A. New information on Radiolaria of the Shimanto Belt//*News Osaka Micropaleontol.* 1981. V. 7. P. 27—47.
17. Pessagno E., Whalen P. Laser and Middle Jurassic Radiolaria from California//*Micropaleontology*. 1982. V. 28. № 2. P. 111—169.

Институт литосферы РАН

Поступила в редакцию
30.VI.1992

Vishnevskaya V. S.

NEW DATA ON THE EVOLUTION OF RADIOLARIA

Periodical alternations of the increasing (Devonian—Carboniferous, Late Jurassic, Campanian) and decreasing of (the end of the Permian, Paleocene) of systematic diversity and sharp changes in the taxonomic composition (Permian—Triassic boundary) can be recognized in the evolution of radiolarians. Up to the middle of Middle Mesozoic there existed among them not only planctonic but benthic and transitional forms as well. Neritic forms probably predominated over oceanic ones during the Early Paleozoic. The origin of radiolarians from acantharian-like ancestors is suggested.