

HISTORY OF SKELETON FAUNA DEVELOPMENT

A. Yu. ROZANOV

There were a number of major events in the history of organic world on the Earth, such as the advent of primary procaryotic biosphere, appearance of eucaryotes, then of multicellular organisms, and acquisition of the ability to build a skeleton. Starting from approximately 550 Ma. ago, the organic world have been growing the increasingly similar to the recent world even though the significant part of Cambrian organisms extincted.

В истории развития органического мира Земли было несколько важнейших событий, таких, как возникновение первичной прокариотической биосферы, появление эукариот, затем многоклеточных организмов и, наконец, приобретение способности строить скелет. С того времени (550 млн лет тому назад) органический мир Земли приобретает все более сходные с современностью черты, хотя значительная часть кембрийских организмов бесследно исчезла.

ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ СКЕЛЕТНЫХ ФАУН

А. Ю. РОЗАНОВ

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

В истории развития жизни на Земле (в истории биосферы) происходили кардинальные события. Последнее время все чаще упоминаются глобальные экологические кризисы прошлого. Разбор кризисов созвучен сегодняшнему положению дел, а уроки негативных событий прошлого могут пойти человечеству на пользу. Однако не менее значимы и интересны события позитивного плана, в связи с которыми возникли существенные эволюционные новшества. К таким событиям ранней истории Земли следует отнести (кроме появления или возникновения самой жизни): 1) организацию первичной прокариотической биосферы; 2) переход от прокариот (или безъядерных одноклеточных организмов) к эукариотам (организмам с клеточным ядром); 3) переход от одноклеточных организмов к многоклеточным; 4) приобретение способности строить скелет.

Статья посвящена в основном появлению скелетных организмов, однако без рассмотрения предыстории появления способности строить скелет обойтись невозможно.

“ДОСКЕЛЕТНАЯ” ЖИЗНЬ

Основные события, произошедшие в биосфере с момента появления скелета, зафиксированы в палеонтологической летописи достаточно четко. В результате изучения последовательности появления разных ассоциаций скелетных организмов от момента их массового распространения (~550 млн лет тому назад) до настоящего времени была создана только фанерозойская шкала (рис. 1) относительного времени, которая широко используется во всем мире. Она была дополнена изотопно-геохронологическими данными.

Было бы неверно думать, что ученые ничего не видели в дофанерозойских породах. Уже давно из этих пород были описаны так называемые строматолиты. Размер этих образований колеблется от миллиметров до метров (рис. 2). Они являются продуктом жизнедеятельности цианобактерий. Сегодня в результате внедрения электронной микроскопии и других методов палеонтология в состоянии изучать то, что раньше казалось совершенно невозможно: окаменевшие остатки бактерий и других организмов микронного размера, остатки ДНК и других фрагментов органических структур. Все они позволяют судить об уровне организации тех организмов,

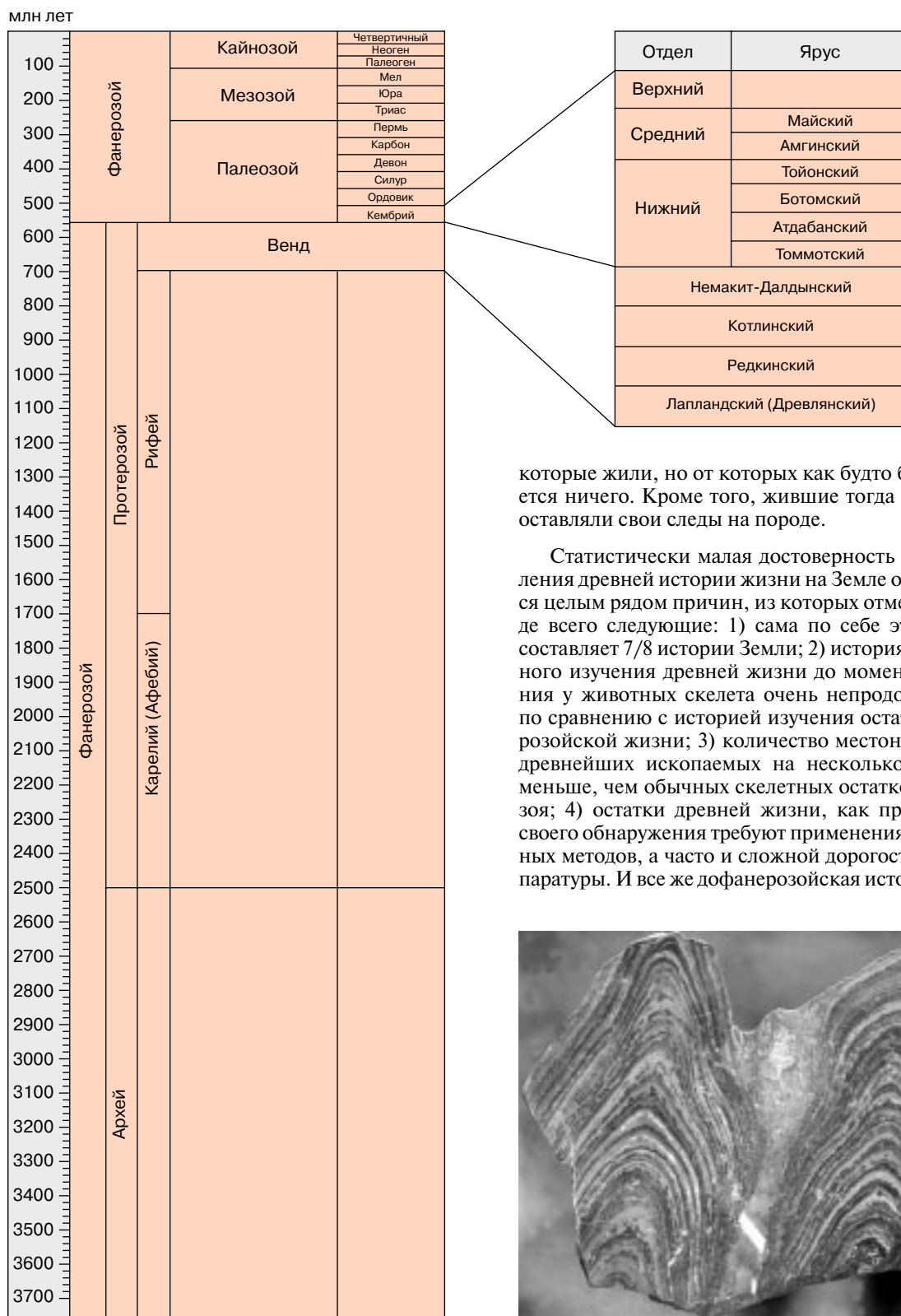


Рис. 1. Геохронологическая шкала.

которые жили, но от которых как будто бы не остается ничего. Кроме того, жившие тогда организмы оставляли свои следы на породе.

Статистически малая достоверность восстановления древней истории жизни на Земле определяется целым рядом причин, из которых отметим прежде всего следующие: 1) сама по себе эта история составляет 7/8 истории Земли; 2) история пристального изучения древней жизни до момента появления у животных скелета очень непродолжительна по сравнению с историей изучения остатков фанерозойской жизни; 3) количество местонахождений древнейших ископаемых на несколько порядков меньше, чем обычных скелетных остатков фанерозоя; 4) остатки древней жизни, как правило, для своего обнаружения требуют применения специальных методов, а часто и сложной дорогостоящей аппаратуры. И все же дофанерозойская история жизни



Рис. 2. Строматолит (натуральная величина).

восстановлена сегодня с вполне удовлетворительной степенью вероятности.

Фактологическая сторона вопроса выглядит следующим образом. Австралийскими учеными в древних породах были обнаружены минералы, изотопный возраст которых превышает 4 млрд лет. Следовательно, возраст Земли — более 4 млрд лет. Чаше всего принято считать, что Земле — 4,5 млрд лет. В карбонатных породах в строматолитах с возрастом около 3,5 млрд лет американскими и австралийскими учеными обнаружены фоссилизированные (окаменевшие) остатки организмов, чрезвычайно сходные с цианобактериями. Можно с большой долей вероятности предполагать существование уже в то время “прокариотической биосферы”, то есть биосферы, насыщенной примитивными сообществами с безъядерными клетками. При этом крайне важно, что для жизнедеятельности цианобактерий, как правило, необходим кислород. Следовательно, бактерии, которым не нужен кислород, существовали, вероятно, раньше и соответственно нецианобактериальная, но бактериальная биосфера могла уже существовать. Если все эти представления верны, то необходимо признать, что жизнь возникла ранее чем 3,5 млрд лет тому назад.

Однако нельзя исключить и внеземное происхождение жизни. Во всяком случае материалы о находках в метеоритах органических соединений или даже фоссилизированных примитивных организмов публиковались неоднократно. Основная масса исследователей всегда воспринимала эти публикации весьма скептически, но и сегодня появляются весьма интересные материалы, не позволяющие отбросить внеземное происхождение жизни. Группа московских исследователей обнаружила в углистых хондритах (метеоритах) фоссилизированные цианобактерии и, возможно, несовершенные грибы, а американские специалисты нашли следы бактерий в обломках Марса.

Переход от преобладающей прокариотной биосферы к эукариотной зафиксировать чрезвычайно трудно. Подходы здесь могут быть разные, но ни один из них не дает однозначного ответа. Во-первых, может быть важен размерностный подход, поскольку обнаруживаемые сфероидные образования размером >60 – 100 мк чаще могут оказаться эукариотами, чем прокариотами. Во-вторых, шаровидные формы даже небольших размеров с различного рода шипами и выростами также скорее следует считать эукариотическими организмами. Исходя из этих соображений или существующих находок крупных и “шипастых” форм, наиболее распространено представление, что эукариоты появились, может быть, в раннем протерозое, но достоверно начиная с 1,4–1,6 млрд лет тому назад. Однако такие, хотя и наиболее распространенные, представления находятся в противоречии с материалами по появлению еще более сложных организмов.

Еще 30–35 лет назад московским геологом А. Лейтесом в так называемой удоканской серии Сибири были обнаружены трубкоподобные образования, названные им *Udocania problematica*, которые с самого начала одни исследователи сочли остатками червей или кишечнополостных, а другие жестко встали на позицию их неорганического происхождения. Последние считали, что эти трубки являются псевдоморфизмами по кристаллам каких-то минералов. Однако изучение этого материала с помощью электронного микроскопа, показало, что мы имеем дело не только с эукариотами, но и с *Metazoa*, то есть многоклеточными животными и, кроме того, со скелетом. Даже если считать, что возраст пород с *Udocanian* не превышает 1,4 млрд лет, это плохо согласуется с предыдущими выводами о времени появления эукариот. Надо заметить, что в последние годы таких данных становится все больше и больше.

Польские и российские исследователи обнаружили в метаморфических породах фундамента Восточно-Европейской платформы с возрастом заведомо более 2 млрд лет не только нити цианобактерий, но и псевдоморфозы по конидиям (спорам бесполого размножения) несовершенных грибов. Не менее интересны результаты анализа следов жизнедеятельности организмов. Их форма в ряде случаев может с несомненностью указывать на их чрезвычайно сложное многоклеточное устройство. Такие следы были обнаружены новосибирскими исследователями в ранне-среднерифейских отложениях Игаро-Норильского района. Недавно опубликованы и материалы совместных американско-российских изысканий, где показано, что следы *Metazoa* обнаружены на Американском континенте в породах с возрастом 1,4 млрд лет. Всеми признанные остатки *Metazoa* установлены в верхнем рифее (~800 млн лет) севера Европейской России. Они представлены хитиноподобными трубками (сантиметровой размерности).

Таким образом, следует предположить, что эукариоты появились не позднее 2,2–2,5 млрд лет тому назад, а многоклеточные организмы не позднее 1,8–2 млрд лет тому назад. Однако, если обратиться к большинству современных учебников и научных обзоров, можно увидеть, что появление *Metazoa* связывается только с вендом.

Знаменитые на весь мир вендские местонахождения бесскелетных *Metazoa* Европы, Австралии и Ньюфаундленда буквально кишат отпечатками необычных животных. По первому открытому и описанному местонахождению в местечке Эдиакара (Южная Австралия) эту ассоциацию бесскелетных организмов стали называть эдиакарской фауной. Позднее, когда были открыты еще более богатые местонахождения в вендских отложениях Русской (Восточно-Европейской) платформы, эту фауну нередко называют вендо-эдиакарской. Богатейшие местонахождения этих остатков обнаружены также в Южной Африке, Сибири, Подолии и на побережье

Белого моря. Количество этих находок все возрастает (рис. 3). По разным оценкам, 65–70% вендской биоты составляют кишечнорастные: около 25% — черви и около 5% — членистоногие. Однако уже сегодня предполагают, что многие из обнаруженных в венде групп представлены своеобразными, не имеющими современных аналогов организмами.

Основной отличительной особенностью вендо-эдиакарской фауны является то, что она представ-

лена только отпечатками бесскелетных организмов. И хотя некоторые из этих животных имеют размер до 1 м в длину, они, вероятно, состояли из желеподобного вещества точно так же, как и сегодняшние медузы. Удивляет, конечно, как же тогда они могли сохраниться в захоронениях в таких массовых количествах? Ведь захоронения, например медуз, в породах фанерозоя — большая редкость! Обычно такое явление объясняют отсутствием в то время крупных хищников, трупоядов и перерабатывающих грунт животных. Действительно, позднее, когда появились трупояды и грунтоеды, весь биогенный материал, лежащий на дне и в толще еще рыхлого осадка, стал перерабатываться ими, и, конечно, шанс захоронения медуз или червей резко уменьшился. Среди вендо-эдиакарских животных были как бентосные (жившие на дне, прикрепленные или свободно лежащие), так и нектонные и планктонные формы, то есть плавающие пассивно или активно в толще воды (рис. 3).

Что же известно еще об органическом мире венда, кроме вендо-эдиакарской фауны? Из пород венда с помощью химического препарирования добывают огромное количество микроскопических организмов и фрагментов организмов, имевших, вероятно, пектиновую оболочку. Пектин — это органическое вещество, свойственное, как правило, растительным организмам. Благодаря пектиновой оболочке они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и почти не разрушаются при химическом воздействии на породу. Эти образования в большинстве случаев являются фитопланктоном. Фитопланктон венда исключительно обилен, хотя в основном это гладкие сферические формы размером 10–20 мк, но имеющие разнообразные особенности структуры поверхности. На обширных территориях вендского мелководья произрастали довольно крупные (до нескольких сантиметров в длину) водоросли — вендотениды, очень напоминающие современные ламинарии.

На последнем этапе развития вендской биоты, в так называемое немакит-далдынское время, наблюдается весьма своеобразная картина. Здесь уже присутствуют несколько групп организмов, которые строят минеральную или органическую трубку. А в самых верхах появляются примитивные моллюски с колпачковидной раковиной. С немакит-далдынского времени начинается прогрессивное увеличение форм со скелетом.

НАЧАЛО “ВСЕОБЩЕЙ СКЕЛЕТИЗАЦИИ”

Двигаясь вверх по разрезу от докембрийских пород к кембрийским, мы в какой-то момент обнаруживаем, что порода насыщена многочисленными и разнообразными остатками организмов, облик которых более или менее привычен для нас. Здесь начинают встречаться обычные для всего фанерозоя остатки губок, моллюсков, брахиопод и других

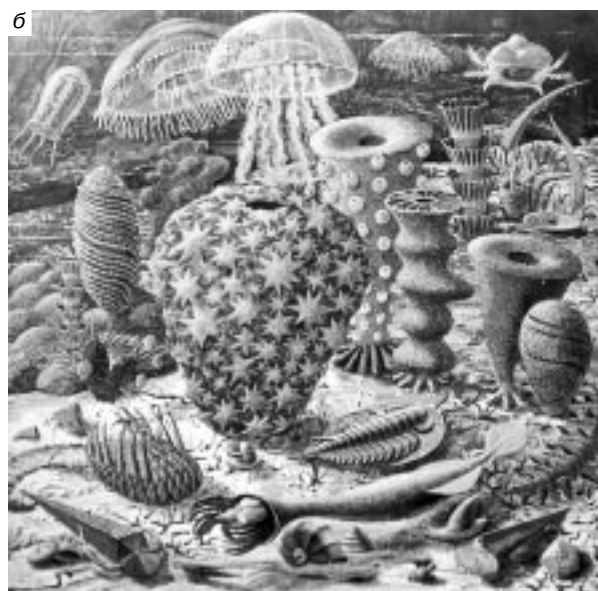


Рис. 3. а — биота вендского времени (по М. Федонкину и Л. Толпыгину, музей ПИН РАН); б — биота кембрия (по А. Журавлеву и Л. Толпыгину, музей ПИН РАН).

организмов. Только непривычны их размеры (первые миллиметры). Все известные (обнаруженные) в кембрии, а точнее, в нижнем кембрии остатки организмов составляют две большие группы: 1) остатки организмов, систематическое положение которых ясно, поскольку есть их более молодые и даже современные аналоги, и 2) остатки организмов, систематическое положение которых совершенно неясно или весьма проблематично.

Весь органический мир разделяется на царства, которые делятся на типы, классы, отряды и т.д. Царство животных в раннем кембрии представлено уже почти всеми типами, а растения, вероятно, только разнообразными водорослями (рис. 3, б). Правда, в начале кембрия они появляются не все сразу, а в течение двух веков (век в геологической хронологии — временной эквивалент яруса). Продолжительность веков кембрия — первые миллионы лет.

Среди одноклеточных животных (Protozoa) известны достоверные фораминиферы. Первые очевидные фораминиферы имеют дискоидальную агглютинированную раковину. Они описаны из атдабанских отложений Прибалтики и называются люкатиеллами (*Lukatiella*). К фораминиферам довольно часто относятся и трубки *Platysolenites*, первые представители которого найдены в самых верхах докембрия.

Губки с кремневыми и карбонатными спикулами известны с самого начала кембрия, то есть с томмотского времени. Исключительно редко встречаются более или менее целые экземпляры. Почти всегда, когда мы находим остатки губок, это только скопления разрозненных спикул. К ископаемым губкам некоторые исследователи относят и археоциат. Хотя уже давно считается (по крайней мере около 50 лет), что археоциаты являются самостоятельным типом животных, все же по-настоящему их природа до конца неясна. Археоциаты представляют собой в большинстве случаев двустенные кубки различной формы. Обычно они были прикреплены ко дну, хотя могли быть и свободно лежащие. Диаметр кубков — от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров, высота кубков — первые сантиметры. Однако бывают и очень крупные экземпляры до 1,5 м высотой и нескольких десятков сантиметров в диаметре.

Археоциаты — первые из скелетных организмов — стали активными строителями рифогенных сооружений. Позднее, уже в ордовике, им на смену пришли кораллы, которые и теперь являются основными рифостроителями. Интерес к археоциатам многих исследователей вначале определялся тем, что это была вторая после трилобитов группа, которая использовалась для расчленения и корреляции кембрийских отложений. Позднее по мере их изучения археоциаты стали рассматривать как один из уникальных модельных биологических объектов.

Кишечнополостные (среди которых сегодня наиболее известны медузы и кораллы) в начале кемб-

рия представлены бедно. Однако все же несколько групп было обнаружено.

Очень широко представлены моллюски. Далеко не все ясно, к каким классам моллюсков должны быть отнесены многие из найденных здесь раковин. И часто это очень сложная задача, потому что именно здесь мы сталкиваемся с предковыми формами всех моллюсков, несущими архаичные признаки. Но во всяком случае ясно, что уже в раннем кембрии встречаются достоверные моноплакофоры (самый примитивный класс моллюсков).

В последние десятилетия исследование древних представителей моллюсков привело к мысли о том, что в те давние времена существовал самостоятельный класс моллюсков, названный ростроконхия (*Rostroconhia*). Среди древнейших ростроконхий уже в томмотское время появилась известная ватсонелла (*Watsonella*) или хералтипигма (*Heraultipegma*). Очень рано, почти с самого начала кембрия, зафиксированы и первые примитивные двусторчатые моллюски. Они встречаются не очень часто, но их находки известны сейчас практически по всему миру. Они были названы фордилла (*Fordilla*). Широко в кембрии представлены так называемые хиолиты. Они имеют обычно раковину в виде прямого или изогнутого рожка с сечением различной формы. Раковина закрывалась крышкой, форма которой соответствовала форме сечения раковины. Систематическое положение хиолитов дискутировалось много лет. Большинство исследователей склонялись к мысли, что эта группа очень близка к моллюскам, и она стала рассматриваться в этом типе в качестве класса. Но, несмотря на определенные черты сходства раковин хиолитов с моллюсковидными, эту группу следует рассматривать в качестве самостоятельного типа. Этому убеждению способствовала и находка уникальных образцов с сохранившимися (вернее, окаменевшими) остатками внутренних органов животного. Не вызывает сомнений широкое развитие в кембрии червей, и прежде всего полихет.

К сожалению, в раннем кембрии пока неизвестны местонахождения с отпечатками мягких тканей червей, и исследователи вынуждены довольствоваться только трубкой. И хотя трубки — это главные, повсеместно встречающиеся остатки организмов, нет никакой гарантии, что все это черви. Более того, для многих трубок уже сегодня доказана совершенно иная природа.

Кембрий — это время бурного развития членистоногих, и особенно одной из групп — трилобитов. Около 50 семейств этих животных было распространено только в раннем кембрии. Но все известные сегодня достоверные находки трилобитов происходят только начиная с атдабанского яруса. При этом в начале атдабанского века они представлены всего одним родом и видом *Profallotaspis jakutensis* — самым древним представителем класса трилобитов, известным пока только на территории Сибирской

платформы. Чуть позднее разнообразие трилобитов резко возрастает, и уже к концу атдабанского века количество их видов исчисляется сотнями, а распространены они по всему земному шару.

Также с атдабанского времени известны и древнейшие представители другого класса членистоногих — Crustacea. Эта группа пока изучена очень слабо. Но уже сегодня ее представители известны из Сибири, Китая, Восточно-Европейской платформы и Северной Америки.

С самого начала томмотского времени известны достоверные брахиоподы. Со второй половины раннего кембрия брахиоподы начинают чувствовать себя очень уверенно, осваивают все большие и большие пространства, а к началу среднего кембрия становятся второй по численности группой среди ископаемых со скелетом. И наконец, еще одна группа — это иглокожие. Современные их потомки — морские звезды, морские ежи и т.д. Первые примитивные представители этой группы появляются с конца атдабанского века и быстро расселяются по всему миру. Скелеты иглокожих состоят из отдельных табличек, которые, в свою очередь, представлены монокристаллами кальцита. После смерти организма его скелет, как правило, рассыпается, и в породе можно было найти только разрозненные таблички. Но все же ученым повезло. В Северной Америке в раннем кембрии были найдены целые скелеты, и после этого стало легко обнаруживать присутствие иглокожих в породе по разрозненным микрокристаллическим табличкам.

Все перечисленные выше остатки животных принадлежат к беспозвоночным. Однако есть подозрение, что самые примитивные позвоночные появились уже в кембрии и, более того, в раннем кембрии. Такое представление базируется на исследованиях так называемых хадимопанелл (*Nadimopanella*), которые внутренним строением более всего напоминают покровные образования (чешую) древнейших рыбообразных (рис. 4, а).

Так же как и ранее в венде, в морях кембрия, вероятно, было очень много фитопланктона. Свидетельство тому — многочисленные остатки сферических гладких или шиповатых форм размером обычно 10–20 мк, редко до 100 мк, которые обнаруживаются в большом количестве в кембрийских породах.

В карбонатных породах, как правило, встречаются известкововыделяющие водоросли. Их форма довольно разнообразна — от округло-сферической, ступчатой, нитеобразной до кустистой. Правда, эти кустики имеют очень небольшие размеры. Диаметр веточек в кустиках не превышает долей миллиметра, размеры кустов в целом не превышают первых сантиметров.

Сегодня очень много свидетельств достаточно широкого развития цианобактерий в кембрии. Особенно эффектно это было показано на примере исследования фосфоритов и высокоуглеродистых сланцев (рис. 5).

Теперь рассмотрим другие группы, отнесение которых к той или иной группе пока совершенно невозможно. В кембрии встречаются обильные скелетные остатки, чаще всего фосфатного состава, хотя есть и карбонатные и силикатные, многие из которых, вероятно, были какими-то составными частями организмов или скелетизированными участками. Все эти образования обычно имеют небольшие размеры (первые миллиметры) и представлены всевозможными трубочками, рожками, пирамидальными раковинками или образованиями, состоящими из нескольких или многих лучей.

Представление о том, что так называемые виваксииды, сифогонухитиды, ханцеллориды (рис. 4, б–д) являются твердыми покровными образованиями, сложилось только в самое последнее время, после того как исследователи обратили внимание, что у организма, описанного под названием виваксия (*Wiwaxia*) из среднего кембрия Канады, имеются на поверхности своеобразные шипы или перья, по форме неотличимые от некоторых раннекембрийских фосфатных образований (*Sachites*). Точку в

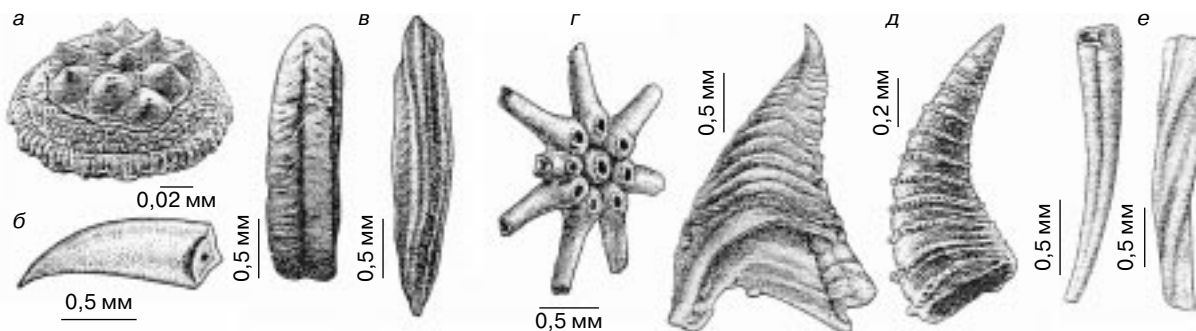


Рис. 4. Некоторые ископаемые раннего кембрия: а — *Nadimopanella*, б — *Sachites*, в — сифогонухитиды, г — ханцеллория, д — томмотииды, е — *Anabarites*.



Рис. 5. Цианобактерии в фосфоритах нижнего кембрия.

сомнениях о том, что все эти образования в массе — покровные склериты, поставила находка из нижнекембрийских отложений Гренландии. Было найдено много экземпляров этого загадочного организма. Его систематическое положение опять остается неясным, но ясно одно — разной формы склериты покрывают один организм. Очень интересная и необычная группа проблематичных остатков получила название томмотииды (рис. 4, д). Она была впервые описана из нижнекембрийских (томмотских) отложений Сибирской платформы. Томмотииды — пирамидальные ребристые образования также очень небольших размеров (первые миллиметры) — имеют фосфатный состав. Пирамидки имеют некоторую изогнутость по длинной оси, и можно подобрать парные лево- и правоизогнутые формы, которые, как правило, встречаются в одних и тех же слоях.

Если все описанные выше группы исследователи пытались как-то классифицировать и выделять таксоны разного ранга, то многие другие ископаемые, обнаруженные в самых древних слоях кембрия, описывали часто под рубрикой “прочие проблематики”.

Последней группой среди проблематичных ископаемых, о которой необходимо сказать несколько слов, являются так называемые анабаритиды. Это трубчатые формы обычно длиной в несколько миллиметров. Самая характерная особенность этих ископаемых — их трехлучевая симметрия (рис. 4, е). Трубки у них карбонатные. Указывается на вероятную связь анабаритид с вендскими трехлучевыми мягкотелыми организмами. Подавляющее большинство перечисленных организмов обитало в области мелководья, в пределах эпиконтинентальных морей, то есть морей, расположенных на континентах. Точнее было бы сказать так: мы находим остатки всех перечисленных выше организмов в осадках, несомненно отложившихся в мелководных условиях.

А что же было на суше? Это один из самых сложных вопросов, и его сложность состоит в том, что достоверных отложений, которые образовывались на суше и имели бы заведомо раннекембрийский возраст, мы не знаем. Парадокс состоит в том, что мы ясно представляем себе, что пространства суши были огромны и занимали многие миллионы квадратных километров. Более того, мы часто умеем очертить контуры этой суши. Вряд ли суша была безжизненной. Трудно предположить, что на суше не было водоемов озерного типа и рек или хотя бы более или менее устойчивых по географии временных потоков. Наиболее вероятным предположением надо считать наличие в то время на суше организмов такого типа, как различные бактериальные сообщества, и особенно цианобактерии, несовершенные грибы и т.п.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрев последовательность появления разных организмов, мы убедились в том, что основная масса скелетных организмов появилась на Земле у границы протерозоя и фанерозоя. Количественно это явление выражено таким образом: в самых верхних немакит-далдынского яруса обнаружено максимум десятков-полтора скелетных форм, в то время как в отложениях томмотского яруса их сотни. Причины этого явления пока неясны, хотя высказано много гипотез.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Розанов А.Ю. Что произошло 600 млн лет назад? М.: Наука, 1986.
2. Соколов Б.С., Федонкин М.А. И еще 100 миллионов лет // Наука в СССР. 1983. № 5.
3. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия / Под ред. М.Е. Раабен. М.: Наука, 1969.
4. Федонкин М.А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Metazoa // Тр. ПИН. 1987. Т. 226.
5. Origin and Early Evolution of the Metazoa. N.Y.: Plenum Press, 1992.

* * *

Алексей Юрьевич Розанов, доктор геолого-минералогических наук, профессор кафедры палеонтологии МГУ им. М.В. Ломоносова, директор Палеонтологического института РАН. Область научных интересов: палеонтология, палеогеография и стратиграфия верхнего докембрия и кембрия, эволюция биосферы, бактериальная палеонтология. Автор более 250 работ, включая 21 монографию.