

СИММЕТРИЯ В СКЕЛЕТАХ РАДИОЛЯРИЙ

©© 2014 г. М. С. Афанасьева, Э. О. Амон

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

Поступила в редакцию 03.06.2013 г.

История развития радиолярий с раннего кембрия до наших дней – это история выработки различных и самых разнообразных по геометрии скелетов, стремящихся к классической симметрии: сферы и сфероиды, конусы, цилиндры и многие другие, даже причудливые формы, но с неизменными элементами смешанной симметрии. Скелеты со смешанной симметрией появились в самом начале эволюции радиолярий и доминировали на всех ее этапах. Подобные фигуры с точки зрения классической симметрии являются асимметричными, лишенными упорядоченности. Однако они не бесформенны, а скорее, гармоничны в своем строении. Классическая симметрия никогда не реализуется в биологических и кристаллических объектах с математической точностью. Живые организмы и минералы являются композиционно-сложными и структурно-совершенными иерархически организованными системами вещественно-материального мира. Уподобление скелетов радиолярий кристаллическому телу с идеальной симметрией неправомерно.

Ключевые слова: *Radiolaria*, классическая симметрия, смешанная симметрия, морфология, фанерозой.

Идеи связи симметрии с цитологией, физиологией, биологией, экологией и таксономией живых одноклеточных и многоклеточных организмов восходят к проморфологии Э. Геккеля [49] и были весьма детально проработаны В.Н. Беклемишевым [14]. По мнению Беклемишева, эволюционное развитие Живого всегда и при всех условиях совершается направленным прогрессивным порядком:

- от простого к сложному и сверхсложному;
- от нерасчлененного, недифференцированного к расчлененному, дифференцированному;
- от олигомерного плана строения тела к полимерному и метамерному;
- от топически неопределенных структур к топически определенным;
- от отсутствия симметрии к симметрии;
- в отдельных случаях, в результате супердифференциации, к вырождению симметрии, к асимметрии неопределенности.

В.Н. Беклемишев [14] полагал, что тип симметрии какой-либо группы протист является показателем ее эволюционного совершенства и развитости и, следовательно, определяет ступень группы в систематике, ее место в системе естественной классификации организмов. При этом отсутствие симметрии указывает на архаичность, примитивность, неразвитость группы, а появление сложных и усложняющихся видов симметрии, свидетельствует о более высокой ступени эволюционного развития и более высоком месте в системе классификации организмов. Случаи же ярко выраженной билатеральной

симметрии свойственны гиперспециализированным формам, обладающим сложнейшими планами строения и полной дифференциацией частей.

В мире Живого немало симметричных форм, или, во всяком случае, таких, внешний облик которых позволяет говорить о симметричном (или приближенно симметричном) строении и устройстве тела организмов. Довольно много их среди протист, в том числе и радиолярий, однако у последних часто возникают формы скелетов, которые нельзя назвать строго симметричными.

Радиолярии – это одноклеточные морские (океанские) планктонные организмы, способные к экстракции растворенного кремнезема из морской воды и к постройке из него опалового внутреннего скелета. Они обладают весьма совершенными (с геометрической точки зрения) и крайне разнообразными формами скелета, являясь самым настоящим чудом природы. Многие исследователи полагали и полагают, что проявления различных видов симметрии в скелетах этих удивительных созданий являются нормой для группы¹ и свойственны радиоляриям на протяжении всей истории их эволюционного развития.

Радиолярии подтипа Polycystina появились в биосфере весьма давно, на заре “кембрийского взры-

¹ Например, Н. Сузуки и Ё. Аита выразили эту мысль следующим образом: “Radiolaria are known for possessing beautiful symmetric skeletal morphologies” – “радиолярии известны как обладатели красивой симметричной скелетной морфологии” [55, p. 88].

ва скелетной жизни”. При этом на переходе от венда (эдиакария) к кембрию скелеты радиолярий предстают вполне сформированными, т.е. достигшими зрелой стадии эволюционного развития [10]. В раннем кембрии, в самом начале эволюционного развития данной группы протистов, в геометрии скелетов радиолярий преобладающее значение имели симметричные тела вращения – шары (сферы), иногда эллипсоиды. В качестве дополнительных элементов скелетов (внешняя орнаментация, иглы, перекладины решетчатой ткани) были также использованы и другие геометрические тела – конусы (иглы, шипы), пирамиды, как разновидность конусов (гранные иглы, шипы), цилиндры и призмы (перекладины скелетной ткани и гранные иглы).

КЛАССИЧЕСКАЯ СИММЕТРИЯ

Изучению симметрии радиолярий всегда придавалось большое значение [3, 9, 27, 28, 32, 35, 38, 44, 49 и др.]. Три десятилетия тому назад А.И. Жамойда писал: “до сих пор недооценивается значение сравнительного изучения симметрии скелетов радиолярий с целью использования при разработке классификации подкласса и экологии его представителей. Здесь еще широкое поле деятельности для палеонтологов и неонтологов” [27, с. 9]. И эти слова до сих пор остаются актуальной исследовательской программой.

В скелетах радиолярий мы различаем следующие виды симметрии, согласно морфологическому ряду В.Н. Беклемишева [14].

Сферическая (гомаксонная) (рис. 1а). Симметричность относительно вращений в трехмерном пространстве на произвольные углы. Имеется центр симметрии, в котором пересекается бесконечное число осей симметрии бесконечно большого порядка. Скелеты имеют форму шара.

Правильная полиаксонная (рис. 1б). Строго определенное число осей симметрии определенно порядка. Если число осей сокращено до 20 или 4–6, то уменьшается и число радиусов симметрии. Чаще всего такие скелеты имеют форму близкую к шару или форму производную от сферы. Возможно, это оптимальное приспособление к планктонному образу жизни.

Ставраксонная (монаксонная, гомополярная) (рис. 1в–е, м–о; рис. 2а–д). Число осей сокращено до одной с равноценными полюсами, то есть пересекаемой в центре плоскостью симметрии, в которой лежат не менее двух дополнительных осей симметрии. Такие скелеты оказываются сплюснутым в направлении этой оси или, наоборот, вытянутым вдоль нее.

Радиально-лучевая (аксиальная) (рис. 1ж, з, п; рис. 2ж–л). Симметричность относительно поворотов на произвольный угол вокруг какой-либо оси (симметрия вращения неопределенного порядка).

Монаксонная (гетерополярная) (рис. 1и, к). Полюсы единственной оси не равнозначны, а центр симметрии исчезает. Число радиусов симметрии неопределенно, может равняться 3 или 2. В последнем случае образуются две половины скелета, которые можно теоретически совместить, повернув вокруг оси. Исходно гетерополярные формы радиолярий (Pylomariata, мезозойско-кайнозойские Nassellaria и Phaeodaria) имеют более или менее удлиненные конические скелеты. Число радиусов симметрии 2–4, редко 5–6, наиболее обычное число внешних придатков – 3, так называемый треножник.

Билатеральная (рис. 1л, р). Дифференцирование скелета в направлении одной морфологической оси (условно верх–низ) и в направлении переднезадней оси, которая лежит в плоскости симметрии: получаются зеркальные половинки скелета. Билатеральная симметрия является завершающей ступенью специализации радиолярий, причем, не только внутри скелета, но в наружном расположении камер и сегментов, например, Acanthodesmiidae, Cannobotryidae и Albaillellata. Нами [7, 9] предлагалась гипотетическая модель происхождения билатерально-симметричных псевдарковин Lapidopiscidae от гетерополярных скелетов Ceratoikiscidae, состоящих из трех игл, пересекающихся в форме треугольника (рис. 1н).

Анализ геометрических форм скелетов радиолярий позволяет по-новому подойти к вопросу о возможном усложнении видов симметрии по четырем основным направлениям [9, 12]:

- 1) от почти идеальной сферы (рис. 1а, б) до дисковидных, эллипсоидальных, веретенovidных (рис. 1в–д) и *n*-лучевых скелетов (рис. 1е);
- 2) радиально-лучистые формы (рис. 1ж, з);
- 3) субконусовидные скелеты с пилмом (рис. 1и, к);
- 4) формирование иглистого скелета Aculearia (рис. 1м–п).

Билатеральная симметрия (рис. 1л, р), как подчеркивал В.Н. Беклемишев [14], может возникать независимо самыми разными путями от каждой из перечисленных форм скелета.

М.Г. Петрушевская [34, 35] рассматривала последовательность усложнения симметрии скелетов в филогенезе радиолярий, согласно морфологическому ряду В.Н. Беклемишева, как подтверждение идеи Э. Геккеля [49] о происхождении гетерополярных Nassellaria от гомаксонных сферических предков. Однако это кажется нам не столь вероятным. Появление и развитие разнообразных субконусовидных форм с пилмом (рис. 1и, к) является самостоятельным направлением становления билатеральных скелетов радиолярий [9].

Согласно представлениям, восходящим к “конструктивной морфологии” Д.Д. Мордухай-Болтовского [32], сферическая и сфероидная формы скелета, обеспечивая высокие прочностные характе-

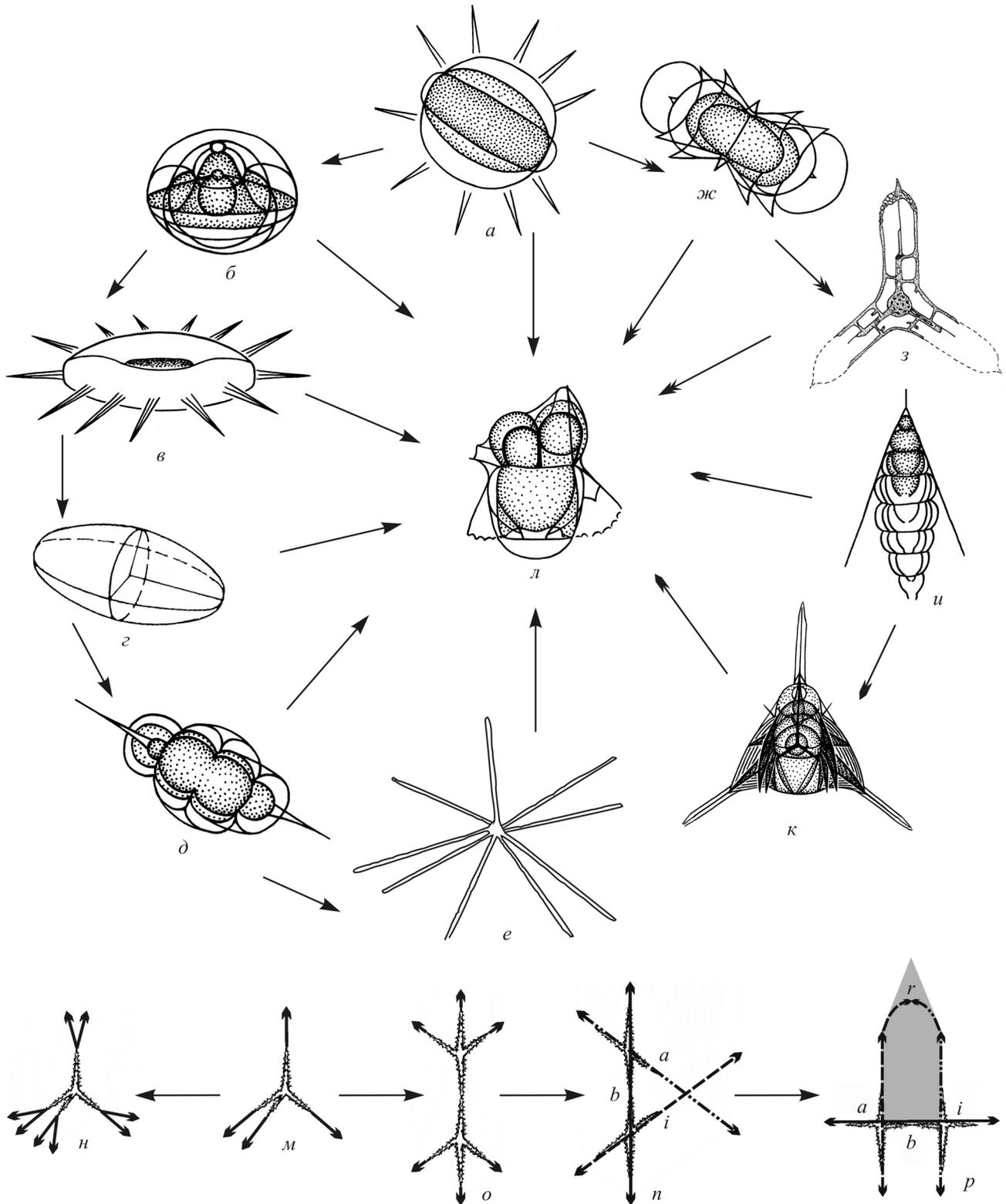


Рис. 1. Симметрия и возможные преобразования формы скелета в филогенезе радиолярий Polycystina, по [9, 35] с изменениями и добавлениями.

a – гомаксонная: сферическая; *б* – правильная полиаксонная: субсферическая; *в–е* – гомополярная (ставраксонная): *в* – дисковидная, *г* – эллипсоидальная, *д* – веретеновидная, *е* – п-лучевая; *ж, з* – радиально-лучистая: *ж* – гантелевидная, *з* – лучевая; *и, к* – монаксонная (гетерополярная): *и* – субконусовидная, *к* – форма треножника; *л* – билатеральная, разнообразной формы; *м–р* – формирование иглистого скелета Aculearia: *м* – Palacantholithidae, *н* – Palaeospiculinae, *о* – Xiphocladellidae, *п* – Ceratoikiscidae, *р* – Albaillellata. Обозначения: *a, b, i* – основные иглы скелета.

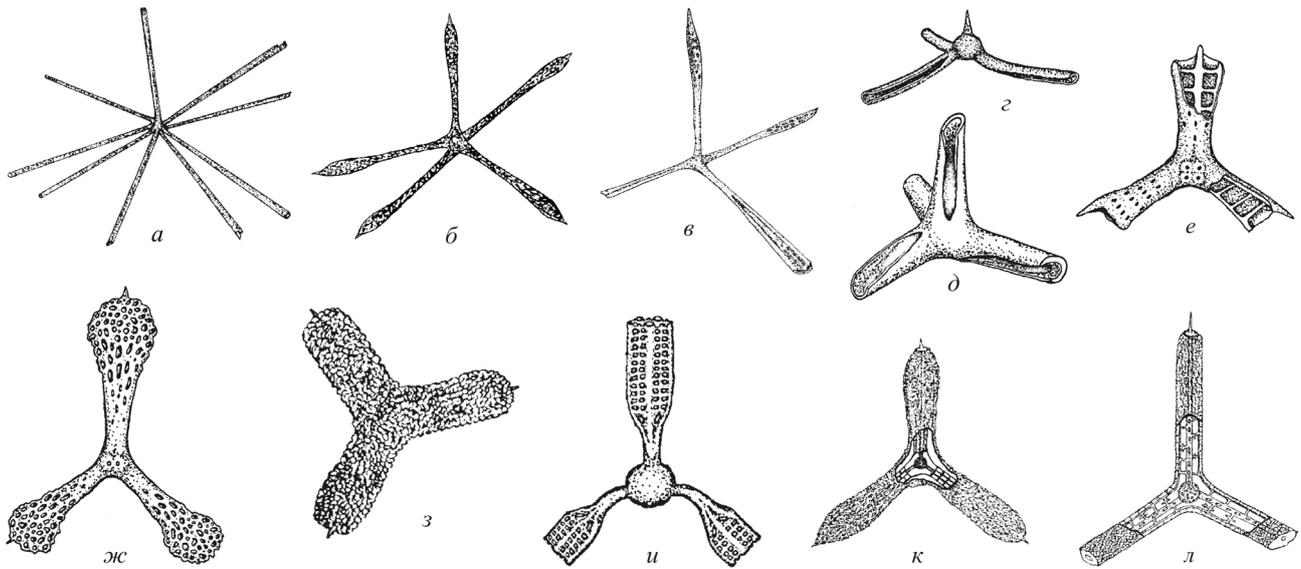


Рис. 2. Лучевые и лопастные скелеты ставраконных радиолярий отряда Radiiformata.

a – Polyfistulidae: *Polyfistula*; *б, в* – Quadriremidae: *б* – *Quinqueremis*, *в* – *Quadriremis*; *г, д* – Ormistonellidae: *г* – *Nazarovella*, *д* – *Ormistonella*; *е* – Deflandrellidae: *Deflandrella*; *ж–л* – Latentifistulidae: *ж* – *Ishigaum*, *з* – *Latentifistula*, *и* – *Pseudotormen-*
tus, *к* – *Latentibifistula*, *л* – *Triactofenestrella*. *а, з, л* – из [33], *б, в, к* – из [51], *г–ж, и* – из [47].

ристики, одновременно являются весьма экономичными в плане расходования организмом вещества, энергии и информации для ее создания (принцип “минимакса” – достижение максимального результата при минимуме средств). Эти формы скелета являются идеальными для обеспечения планктонного образа жизни, присущего многим протистам [9, 16, 35].

Показано, что в живой природе реализуется не все многообразие теоретически возможных полых полиэдров, предельным выражением которых являются сфера и сфероид, а только лишь весьма ограниченная часть. Это связано с программой “экономного расходования вещества и энергии” по Ю.Л. Войтеховскому [16]. Одним из важных выводов Войтеховского [16–19] является биоминеральная гомология между полиэдрами фуллеренов углерода, полиэдрами вирусов, скелетов радиолярий и колоний вольвоксов. Данная гомология предопределена не столько вещественным воплощением, сколько топологической оптимальностью формы, реализующей минимум энергетических и материальных затрат. Небезынтересно отметить, что потенциально стабильными являются фуллерены диапазона C60–C100, т. е. максимально симметричные, с минимальным числом контактирующих граней. Этим условиям отвечают икосаэдрическая и додекаэдрическая группа полиэдров, часто воплощающаяся в скелетах сферических радиолярий [8].

При этом важно подчеркнуть, что сфероиды и полиэдры неоднократно появлялись в большом количестве на разных этапах эволюционного развития радиолярий и не были отринуты как “прой-

денный примитивный” этап, а, наоборот, выбирались как наиболее оптимальные по расходу строительного материала и идеальные для жизни в планктоне.

Гетерополярная и другие виды так называемых “высших” симметрий более затратны и, скорее, отражают узкие приспособительные реакции. Среди радиолярий это наглядно проявляется у представителей класса Stauraxonaria (см. ниже).

Вместе с тем, “зависимость между формой симметрии простейших, с одной стороны, средой обитания и способом движения, с другой, – отнюдь не является однозначной и абсолютной” [14, с. 33].

СМЕШАННАЯ СИММЕТРИЯ

Появившиеся в раннем кембрии радиолярии не “удовольствовались” только наиболее экономной сферической (сфероидной) формой, а начали создавать фигуры со смешанной симметрией, ведущей к дополнительным расходам вещества и энергии. Подобные траты оправданы тем, что разнообразная внешняя орнаментация на скелете существенно облегчает парение (флотирование) организма в толще воды в различных по физико-химическим параметрам (температура, плотность, вязкость, соленость, содержание газов и определенных растворенных минеральных веществ и др.) биотопах Мирового океана [9, 35].

Вся постраникембрийская история развития радиолярий, вплоть до наших дней, – это история выработки различных и самых разнообразных по геометрии скелетов, стремящихся к классической

симметрии: сферы и сфероиды присутствуют во многих систематических группах; конусы широко представлены у населлярий; цилиндры развиты, например, у представителей родов *Prunobrachium*, *Ommatogramma*; и многие другие причудливые формы, но с неизменными элементами смешанной симметрии.

Фигуры смешанной симметрии не могут быть разделены на равные части, следовательно, являются асимметричными с точки зрения классической симметрии. Огромное число типов скелетов радиолярий образовано именно фигурами со смешанной симметрией, но такие тела никак нельзя назвать бесформенными, лишенными какой-либо упорядоченности, напротив, они гармоничны, соразмерны и конструктивны.

Комбинация различных геометрически-симметричных тел в одном скелете радиолярий приводит к вырождению симметрии. Так, если на правильной сфере появляется хотя бы одна цилиндрическая игла, то составная фигура будет иметь общими ось ∞ и плоскости симметрии, проходящие через эту ось (с исчезновением всех элементов симметрии цилиндра, перпендикулярных оси ∞ ; а у сферы – с возникновением выделенного диаметра и исчезновением перпендикулярных ему элементов). В общем случае сфера с “уложенным” на нее цилиндром, т.е. фигура со смешанной симметрией, сохранит лишь один элемент симметрии – плоскость, проходящую через ось цилиндра и центр сферы.

Классическая симметрия никогда не реализуется в биологических и кристаллических объектах с математической точностью. Живые организмы и минералы являются наиболее композиционно-сложными и структурно-совершенными иерархически организованными системами вещественно-материального мира. Конечная форма и структурированность скелета являются результирующим итогом действия и взаимодействия двух основных факторов: абиогенного и биогенного [5, 6, 8, 9, 24, 41–43].

Процесс роста скелета в клетке радиолярий, равно как и других организмов, контролируется цитобioхимическими реакциями, управляемыми генетическим аппаратом, что не позволяет SiO_2 в полной мере кристаллизоваться так, как это присуще ему в неживой среде [5, 6, 8, 9, 42, 43].

В кристаллографии это привело к разделению понятий “реального кристалла” и “идеального кристалла”. Кристаллографические исследования Р.В. Галиулина [21, 22] показали, что если внутренняя геометрия зародыша кристалла совпадает с геометрией пространства, в котором он растет, то структура некоторое время продолжает расти. Однако пространство, в частности, пространство органической матрицы скелетов, неоднородно, и для того, чтобы присоединить очередной атом, кристалл должен сначала подготовить для него место. В связи с этим, в процессе роста кристалл меняет

кривизну пространства. Для роста кристалла достаточно, чтобы его структура была комбинаторно правильной. И “если бы эта комбинаторная правильность могла сохраниться, то ничто бы не помешало собрать всю Вселенную в один кристалл. Однако комбинаторная правильность неустойчива, она всегда скатывается к метрической правильности, которая уже несовместима с меняющейся кривизной пространства [20, 30]. В противоположность кристаллам живые организмы не столь детерминированы. Эта недетерминированность проявляется в виде мутаций, которые снимают напряжения, возникающие между растущей структурой и пространством. Но главное, чем жизнь отличается от кристалла – это непредсказуемость и обязательное присутствие элементов нерациональности” [22, с. 103–104].

АСИММЕТРИЯ

Классическая симметрия – это, хотя и важный, но не единственный способ проявления упорядоченности, регулярности и соразмерности строения организмов и их развития.

Одним из проявлений упорядоченности биоструктур оказывается асимметрия, проявляющаяся во многих аспектах.

Случаем отклонения от идеальной симметрии является смешение, соединение в предмете различных, иногда противоречивых симметрий. Такие фигуры, если брать их чисто геометрическую сущность, в целом представляются асимметричными, но составные части симметричны.

Распространено явление, когда геометрически возможными являются левые и правые зеркальные двойники в зеркальной симметрии, но в живой природе, наряду с существованием обеих зеркальных модификаций, существует и запрет на развитие какой-либо из модификаций. У радиолярий, например, направление ветвления апофизов на иглах и закручивание игл может быть либо только правым, либо только левым. Другим примером асимметрии у радиолярий и других живых биоструктур можно назвать расположение элементов морфологии по двум системам спиральных рядов на поверхности более или менее вытянутого конуса. У радиолярий – это расположение камер у спирально свернутых *Porodiscidae*, у которых числа рядов, ориентированных противоположно, принимают не какие угодно значения, а только вполне определенные: $1/2, 2/3, 3/5, 8/13, 13/21, \dots$, пределом этого ряда является иррациональное число a (золотое сечение) [2]:

$$a = 1/2 \cdot (\sqrt{5} - 1) \approx 0.61803\dots$$

Асимметрия не означает бесформенности, хаоса, и асимметрия у радиолярий – это гармония, которую мы всего лишь не можем описать языком классической теории симметрии из-за его недостаточности. Однако мы видим, понимаем и чувствуем

ем эту гармонию. И здесь полезно напомнить, что эквивалентность высших порядков гармоний и хаоса проявляется в высшем равновесии. Гармонии должно быть в меру. Слишком много гармонии – это смерть. Слишком много хаоса – это распад [31].

ДИССИММЕТРИЯ

Нелишне напомнить, что В.Н. Беклемишев [14], построив стройную восходящую систему усложнения симметрии, тем не менее, не считал ее идеальной и адекватно отражающей реалии мира протист. В частности, он писал: “начав с полного, или почти полного отсутствия симметрии у амёб, в конце рядов развития, у наиболее дифференцированных инфузорий, динофлагеллят и пр., мы опять приходим к почти полному отсутствию симметрии” [14, с. 28–29]. Различая первичную асимметрию, т.е. асимметрию неопределенности, и вторичную, т.е. асимметрию гиперспециализации, В.Н. Беклемишев [14, с. 30] предложил обозначать вторую термином “диссимметрия”, т.е. нарушенная симметрия.

С нашей точки зрения, диссимметрия, иначе хиральность, есть уникальное свойство Живого реализовывать невозможные с точки зрения законов физики и химии процессы и явления, в том числе и в симметрии, и, как полагают, фундаментально отличающее Живое от Косного [29]. Считается, что о диссимметрии впервые писал Л. Пастер в 1848 г. и осознал ее как космическое явление жизни. Изучение диссимметрии продолжил П. Кюри, сформулировавший теорему в 1884 г., впоследствии названную его именем – “принцип Кюри”. Позднее, в 1930–40х гг. проблеме диссимметрии придавал большое значение В.И. Вернадский, откуда термин и понятие получили распространение в отечественной литературе. На самом деле, Л. Пастер в своих трудах, в том числе незадолго до своей кончины в 1883 г., говорил только об асимметрии²: “Жизнь, открытая нам, есть порождение асимметрии мира и ее следствий... Я даже думаю, что все виды жизни в изначальной своей структуре, в своих внутренних формах являются порождением космической асимметрии”.

Таким образом, как нам кажется, термин и понятие “диссимметрия”, являющаяся частным случаем более общего понятия “асимметрия” [2, 23, 39, 40], мало пригодны для раскрытия проблемы симметрии тела у радиолярий и лучше пользоваться более нейтральными терминами “асимметрия” или “нарушенная симметрия”, “вырожденная симметрия”, “недостаточная симметрия”.

СТАВРАКСОННЫЕ РАДИОЛЯРИИ

Класс ставраксонных радиолярий – *Stauraxonia Afanasieva et Amon, 2005* – объединяет весь

ма специфические формы. Это ставраксонные (монаксонные, гомополярные) (рис. 1*в–е*; рис. 2*а–д*) и радиально-лучевые (рис. 1*ж, з*; рис. 2*е–л*) радиолярии, характеризующиеся разнообразной уплощенной, выпуклой или лопастной формой скелета, внутренний каркас которого образован полый сферой, спикулой или микросферой. Этот класс – довольно удобный модельный объект для рассмотрения проблем симметрии у радиолярий.

Данная группа своеобразных радиолярий отличается от всех остальных полицистин крайне разнообразной формой скелета и перекрестными осями симметрии, лежащими в плоскости, перпендикулярной главной оси, что позволило нам выделить самостоятельный класс *Stauraxonia*, объединяющий восемь отрядов ставраксонных радиолярий [9]: *Palaeodiscata Afanasieva et Amon, 2005*, *Radiiformata Afanasieva et Amon, 2005*, *Pyramidata Afanasieva et Amon, 2005*, *Lobatiradiata Afanasieva et Amon, 2005*, *Pyloniata Haeckel, 1881 emend. Dumitrica, 1989*, *Spongurata Haeckel, 1862*, *Oviformata Afanasieva et Amon, 2005*, *Spongodiscata Haeckel, 1862*. Представители класса *Stauraxonia* распространены с позднего кембрия до наших дней.

Еще раз подчеркнем, что главной особенностью ставраксонных радиолярий, принципиально отличающей их от всех других радиолярий, является своеобразная форма скелета: от уплощенной дискоидальной и субтреугольной до веретенной, от пирамидальной до лопастной с тремя, пятью и более лопастями, которая создавала, по-видимому, дополнительные преференции для планктонного образа жизни этих организмов и способствовала их широкому географическому распространению.

Названные выше типы симметрии у ставраксонных радиолярий (ставраксонные и радиально-лучевые) – это всего лишь генерализованные схемы, служащие классификационным целям и свертыванию исходной информации в компактную форму диагноза таксона. В действительности классической симметрии у радиолярий наблюдать не удается: морфологическое многообразие скелетов образовано фигурами со смешанной симметрией. Но подобные фигуры никак нельзя назвать бесформенными, лишенными какой-либо упорядоченности, хотя, с точки зрения классической симметрии, формы со смешанной симметрией являются асимметричными.

Однако они не бесформенны, а, скорее, гармоничны в своем строении. Это касается многих деталей организации и строения скелетов. В частности, различны длина и толщина лопастей (даже у одного экземпляра), наблюдаются нюансы в расположении и форме терминальных игл на лопастях. Пластинчатая скелетная ткань, крайне характерная для ставраксонных радиолярий и сравнительно слабо представленная в других классах радиолярий-полицистин, поразному облекает лучи-лопасти и прободена на ло-

² Цитируется по [23, с. 148].

пастях разным количеством пор разного размера и формы. Существует еще довольно много деталей строения, противоречащих классической симметрии форм [11].

Ставраксоновые радиолярии отряда *Radiiformata*

Отряд *Radiiformata* Afanasieva et Amon, 2005 представлен ставраксонными (рис. 1e; рис. 2a–d) и радиально-лучевыми (рис. 1з; рис. 2e–л) *Stauropora*, отличающимися развитием скелета лопастьевидной формы с тремя и более расходящимися лучами (часто с полыми образованиями), с губчатой, пористой или пластинчатой стенкой внешней оболочки.

Происхождение *Radiiformata* относится к раннему карбону – 1 род. Пермское время позднего палеозоя отличается взрывом таксономического разнообразия ставраксоновых радиолярий, особенно представителей отряда *Radiiformata* (11 родов).

Эти радиолярии распространены в позднекаменноугольных (гжельский ярус) и раннепермских образованиях Южного Урала, Западного Техаса, Японии [33, 45, 52]; в вулканогенно-осадочных породах поздней перми юго-западной Японии [47, 48] в слоистых полосчатых кремнях поздней перми формации Квин Ривер (Queen River Fm) Невады [46]; в красных радиоляритах переходного интервала от поздней перми к раннему триасу офиолитового комплекса Хот Спринг Рендж (Hot Spring Range) Невады [54].

Строение скелета из трех и более расходящихся лучей является ведущим признаком, на основании которого данная группа радиолярий выделяется в самостоятельный отряд *Radiiformata* Afanasieva et Amon, 2005, в состав которого входят пять семейств, объединяющих 11 родов:

Отряд *Radiiformata* Afanasieva et Amon, 2005

Семейство *Latentifistulidae* Nazarov et Ormiston, 1983 (C-P)

Подсемейство *Latentifistulinae* Nazarov et Ormiston, 1983 (C-P)

Ishigaum De Wever et Caridroit, 1984 (P₂)

Latentifistula Nazarov et Ormiston, 1983 (C₁-P₁)

Pseudotormetus De Wever et Caridroit, 1984 (P₂)

Подсемейство *Latentibifistulinae* Afanasieva, 2000 (C₃-P)

Latentibifistula Nazarov et Ormiston, 1983 (P)

Triactofenestrella Nazarov et Ormiston, 1984 (C₃)

Семейство *Polyfistulidae* Amon, 1999

Polyfistula Nazarov et Ormiston, 1984 (P₁)

Семейство *Quadriremidae* Afanasieva, 2000 (C₃-P)

Quadriremis Nazarov et Ormiston, 1985 (C₃-P₂)

Quinqueremis Nazarov et Ormiston, 1983 (C₃-P₁)

Семейство *Deflandrellidae* De Wever et Caridroit, 1984 (P₂)

Deflandrella De Wever et Caridroit, 1984 (P₂)

Семейство *Ormistonellidae* De Wever et Caridroit, 1984 (P)

Nazarovella De Wever et Caridroit, 1984 (P₂)

Ormistonella De Wever et Caridroit, 1984 (P₂)

В скелетах встречаются полые образования, но у данных представителей радиолярий полыми являются не иглы, а длинные трубковидные лопасти или “руки” (blades, arms), т.е. не первичные, а структуры иного уровня организации скелета [13]. Повторим, что конечная форма и структурированность скелетов являются результирующей производной, синергичным результатом взаимодействия двух факторов (главных компонент) – абиогенного и биогенного, причем на разных уровнях организации [9]. И если формирование основных игл – это результат взаимодействия факторов на молекулярном и наноуровнях, то полых лопастей – на микро- и макроуровнях, где влияние биогенного фактора особенно велико. У названных ставраксонов часто, как например, у *Nazarovella* (рис. 2e), полые структуры у проксимального основания – это трубки, а далее, по всей длине лопасти, трубки размыкаются, образуя своеобразный желоб. У некоторых форм, например, у *Deflandrella* (рис. 2e), лопасти внутри поделены септами на отдельные камеры (5 и более) [48, pl. 1, fig. 3]. Кроме того у *Quadriremis* (рис. 2e) лопасти в дистальной половине прободены крупными порами четырехугольного или близкого к нему облика, что несомненно, облегчало скелет.

Эти крайне интересные полые структуры с неясным морфофизиологическим назначением, безусловно, заслуживают дальнейшего более внимательного рассмотрения. Здесь можно лишь предположить, что длинные желобообразные лопасти являлись своеобразной поддержкой особых аксоподий-жгутиков, которые активно поддерживали организм с довольно тяжелым и массивным скелетом в состоянии парения (флотирования) и перемещений в водной среде. Продольные волны изгибаний-сокращений, пробегавшие вдоль главной оси таких аксоподий, могли способствовать вращательному и поступательному движениям организма. Здесь возникает аналогия с продольным и поперечным жгутиками-флагелломами динофлагелля, лежащих в углублениях-бороздах амфиесмы – сулькусе и цингуломе [4].

Окончание кунгурского века ранней перми (переход к гвадалупию, средняя пермь) 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 [53], поэтому не исключено, что появление полых структур у радиолярий связано с критическими стрессовыми состояниями климата.

Ставраксонарии радиоларии перми, обладавшие массивным, подчас громадным скелетом (как у *Triactofenestrella* с длиной лопасти более 1 мм, рис. 2л), как бы “нарушают” многие из “закономерностей”, присущих радиолариям в целом. Это касается, в частности, широкого использования пластинчатой ткани для построения основного скелета, что, несомненно, серьезно отяжеляло организм, несмотря даже на присутствие прободенных пор. Сомнительно, чтобы пластинчатая ткань придавала скелету дополнительную прочность, поскольку прочность скелетов у радиоларий достигалась иными средствами: развитие шестиугольных решеток, равномерное распределение нагрузки на каждый скелетный элемент, на каждую перекладину, на каждую иглу [32]. Следовательно, эта морфологическая конструкция из пластинчатой ткани выполняла какую-то иную физиологическую функцию, природа которой не ясна.

Радиолариям в целом присущ основной эволюционный тренд прогрессивного развития с усложнением структур скелета во времени [1, 3, 6, 9, 35], однако ставраксонарии в отдельных филах демонстрируют регрессивное развитие, чем-то напоминающее катаморфоз. Это наблюдается, например, по сокращению скелетных структур в линии развития (рис. 2а–е): от представителей рода *Polyfistula* (Южный Урал, аргинский ярус; США, Невада и Техас, леонардский ярус) с семью и более лучами-лопастями к формам с пятью (*Quinquermis*, средняя пермь США, Техас), четырьмя (*Nazarovella*, *Ormistonella*, верхняя пермь, Япония) и тремя лучами (*Defladrella*, верхняя пермь, Япония) [1, 6, 9].

Разумеется, это не есть истинный катаморфоз в том смысле, который в него обычно вкладывается в эволюционной биологии, т.е. регрессивные преобразования организмов при переходе их к более простым условиям существования, лежащие в основе регрессивной эволюции – катагенеза (по И.И. Шмальгаузену) [15]. Катаморфоз часто связан с потерей организмами в процессе эволюции некоторых приспособлений к частным условиям существования (деспециализация), например, у усоногих раков, оболочников и др. В случае ставраксонарий верхней перми Японии, имеет место не деспециализация, а наоборот, приспособление к каким-то особым условиям существования, возможно, к активной вулканической деятельности, свойственной региону (подушечные лавы), частым подвижкам блоков земной коры (олистостромы и олистолиты, конгломераты) [47, 48], и, соответственно, к очень активной гидродинамике (волнение, течения, включая турбидные потоки). В таких условиях большое количество лучей-лопастей в скелете может стать не только избыточным, но и опасным.

Интересно отметить, что при уменьшении (редукции) числа лучей общая симметричность ске-

лета возрастает. Это относится к ставраксонариям с тремя лопастями, которые могут быть названы вполне симметричными: *Ishigaum*, *Latentifistula*, *Pseudotormentus*, *Latentibifistula*, *Triactofenestrella* (рис. 2ж–л). Представители данных родов отличаются развитием радиально-лучевых форм с одной неопределенной плоскостью симметрии, относительно которой две половины объекта зеркально симметричны. Но даже в этом случае, как, впрочем, и у истинно билатерально-симметричных животных (венец эволюции по В.Н. Беклемишеву), зеркальная симметрия проявляется не в абсолютной аутентичности левой и правой половинок тела, а лишь в схожести или сравнительно полной идентичности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Восприятие красоты у человека чаще всего связано с симметрией: “Симметрия отражения – один из древнейших и самых простых способов создавать изображения, радующие глаз” [23, с. 37]. Неудивительно поэтому, что специалисты-протистологи, начиная с Э. Геккеля [49], столько внимания уделяли симметрии, находя ее в одноклеточных микроорганизмах.

Радиоларии – редкая и своеобразная группа протист, использующая для построения внутреннего скелета полимер ортокремниевой кислоты и обладающая совершенным с геометрической точки зрения скелетом. Их скелеты не только фантастически разнообразны, но красивы и весьма привлекательны с эстетической точки зрения. Более того, известны попытки, уподобляя скелеты радиоларий кристаллам, создавать стройные классификационные схемы [28, 32, 36–38, 49, 50], подобно системе Федорова-Шенфлиса в кристаллографии, в которых вывод и объяснение наблюдаемых форм симметрии у живых тел представляли собой задачу геометрии и топологии, а не биологии.

Вместе с тем, классическая симметрия никогда не реализуется в биологических и кристаллических объектах с математической точностью. Живые организмы и минералы являются наиболее композиционно-сложными и структурно-совершенными иерархически организованными системами вещественно-материального мира. Поэтому уподобление скелетов радиоларий кристаллическому телу с идеальной симметрией неправомерно [3, 5, 6, 8, 9, 12, 42, 43]:

1) опаловая скелетная ткань радиоларий в прижизненном состоянии не является кристаллоидом, а проявляет себя как очень сложный по структуре и свойствам биогенный агломерат кристаллических и органических компонентов;

2) рост и развитие скелета не подчиняется законам симметрии, властвующим в мире кристаллов, включая сюда и принцип Кюри (наложение симметрии среды обитания на симметрию тела).

Заметим также, что, согласно синергетическим представлениям, физический смысл процессов образования диссипативных структур, возникновение и существование которых определяется исключительно активным взаимодействием с внешней средой, состоит в стремлении с помощью более совершенной организации адаптироваться к новым условиям. Такая адаптация сопровождается изменением (понижением) симметрии при переходе из прежнего, более простого, к будущему, более сложному состоянию, возникновению принципиально новых качеств и свойств [25, 26]. Иными словами, в процессах эволюционных экспансий радиолярий, особенно при освоении новых биотопов и обретении ими новых адаптивных реакций, периоды начальных стадий должны сопровождаться снижением симметрии, усилением асимметрии. Конечным стадиям экспансий будет свойственно увеличение симметрии.

Строго симметричные формы или такие, которые приближенно соответствуют симметричным, достаточно редки. В действительности у радиолярий, как это наблюдается, например, на модельном объекте – ставраксонариях отряда *Radiiformata* – господствует не классическая симметрия кристаллов, а асимметрия, выражающаяся, чаще всего, в смешанной симметрии. Более того, формы со смешанной симметрией появились в самом начале эволюции радиолярий и доминировали на всех ее этапах.

Все известные типы симметрии животных и, в частности, ставраксонных радиолярий – это всего лишь генерализованные схемы, служащие классификационным целям и свертыванию исходной информации в компактную форму диагноза таксона. Обладание каким-либо преимущественным типом симметрии не предполагает реального успеха или неуспеха в жизнедеятельности и в эволюционном процессе. Преобладание в какой-либо группе радиолярий определенного типа симметрии обусловлено не давлением среды, как следовало бы ожидать, исходя из принципа Кюри, и не нахождением на некоторой ступени эволюционного развития, как следует из посылок В.Н. Беклемишева, а сочетанием значительно большего числа факторов.

Но главное, чем симметрия живых организмов отличается от идеальной симметрии кристаллов – это непредсказуемость и обязательное присутствие элементов нерациональности. Гармонии должно быть в меру. Абсолютно симметричный мир – мертвый.

Таким образом, реальная смешанная, а не геометрически идеальная симметрия ставраксонных и других радиолярий является правилом, а не исключением. Поэтому можно вполне согласиться с выводом Ю.Л. Войтеховского: “По-видимому, должен иметь место принцип: чем активнее движение биологической формы, чем динамичнее ее морфогенез, тем ниже ее результирующая симме-

трия. Ее абсолют – комбинаторно асимметричная форма” [19, с. 9].

Авторы приносят свою искреннюю благодарность рецензенту за конструктивные замечания и рекомендации.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амон Э.О. Система высших таксонов ставраксонных радиолярий палеозоя // Ежегодник-1999. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2000. С. 3–11.
2. Амон Э.О. К вопросу об ограниченности использования элементов теории симметрии в классифицировании ископаемых радиолярий // Ежегодник-2002. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2003. С. 3–13.
3. Амон Э.О. Роль и значение симметрологии в классифицировании и описании радиолярий // Микропалеонтология в России на рубеже веков: мат-лы XIII Всерос. микропалеонтол. совещ. М.: Геос, 2005. С. 69–70.
4. Амон Э.О. Палеонтология микрофоссилий (микропалеонтология). Екатеринбург: УГГУ, 2011. 520 с.
5. Афанасьева М.С. Ультраструктура и вторичные изменения раковин радиолярий // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 28–38.
6. Афанасьева М.С. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный мир, 2000. 480 с.
7. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Новая классификация радиолярий // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 72–86.
8. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Синергетика пространственно-структурных взаимосвязей в биоминерализации скелетов радиолярий // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках: тр. IV Междунар. конф. Тюмень: ТюмГНГУ, 2004. С. 167–172.
9. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиолярии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
10. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Кембрийский этап эволюции радиолярий и его особенности // Современная микропалеонтология: тр. XV Всерос. микропалеонтол. совещ. М.: ГИН РАН, 2012. С. 261–264.
11. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Симметрия в скелетах ставраксонных радиолярий // Современная микропалеонтология: тр. XV Всерос. микропалеонтол. совещ. М.: ГИН РАН, 2012. С. 265–268.
12. Афанасьева М.С., Амон Э.О. К вопросу о симметрии и асимметрии в скелетах радиолярий // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия: тез. докл. конф. М.: ПИН РАН, 2012. С. 2–3.
13. Афанасьева М.С., Амон Э.О. Полые структуры в скелетах радиолярий и их функциональное значение // Литосфера. 2012. № 6. С. 34–54.
14. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964. 324 с.
15. Биологический энциклопедический словарь / Гл.

- ред. М.С. Гиляров. М.: Советская энциклопедия, 1986. 565 с.
16. *Войтеховский Ю.Л.* Биоминеральные гомологии: фуллерены, радиолярии, вольвоксы // Биниология, связь с другими парадигмами естествознания. Тюмень: ТюмГНГУ, 2002. С. 112–118.
 17. *Войтеховский Ю.Л.* Примеры биоминеральной гомологии: I. Фуллерены и радиолярии // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках: тр. IV Междунар. конф. Тюмень: ТюмГНГУ, 2004. С. 59–62.
 18. *Войтеховский Ю.Л.* Примеры биоминеральной гомологии: II. Вольвоксы и вирусы // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках: тр. IV Междунар. конф. Тюмень: ТюмГНГУ, 2004. С. 62–65.
 19. *Войтеховский Ю.Л.* Симметрия, диссимметрия и асимметрия полиэдрических форм: определения, становление, функции // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия: тез. докл. конф. М.: ПИН РАН, 2012. С. 8–9.
 20. *Галулин Р.В.* Идеальные кристаллы в пространствах постоянной кривизны // Кристаллография. 1994. Т. 39, № 4. С. 581–585.
 21. *Галулин Р.В.* Принципиальное различие между органическими и неорганическими структурами // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия: тез. докл. II Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт, 1996. С. 9–10.
 22. *Галулин Р.В.* Как жизнь спасает Вселенную от минерализации // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия: тез. докл. II Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт, 1996. С. 103–104.
 23. *Гарднер М.* Этот правый, левый мир. М.: КомКнига, 2007. 272 с.
 24. *Голубев С.Н.* Реальные кристаллы в скелетах кокколитофорид. М.: Наука, 1981. 164 с.
 25. *Горяинов П.М., Иванюк Г.Ю.* Самоорганизация минеральных систем. М.: ГЕОС, 2001. 212 с.
 26. *Горяинов П.М., Иванюк Г.Ю., Калашиников А.О.* Самоорганизация структур литосферы – характерные признаки и практические следствия // Коэволюция геосфер: от ядра до Космоса: мат-лы Всеросс. конф. Саратов: СГТУ, 2012. С. 106–110.
 27. *Жамойда А.И.* Некоторые проблемы изучения радиолярий (этапность развития, зональная стратиграфия, наименование подкласса) // Систематика, эволюция и стратиграфическое значение радиолярий. Тр. ВСЕГЕИ. Новая серия. Т. 226. М.: Наука, 1981. С. 5–9.
 28. *Жамойда А.И., Козлова Г.Э.* Соотношение подотрядов и семейств в отряде Spermellaria // Новое в систематике микрофауны. Л.: ВСЕГЕИ, 1971. С. 76–82.
 29. *Кизель В.А.* Оптическая активность и диссимметрия живых систем // Успехи физических наук. 1980. Т. 131, вып. 2. С. 209–238.
 30. *Кузьменков Л.С.* Рост структур с сохранением их подобия: Теория А.А. Власова // Процессы реального кристаллообразования. М.: Наука, 1977. С. 227.
 31. *Мельников Б.Н., Амон Э.О.* О соотношении гармоний и хаоса (несколько дефиниций) // Биниология, симметрология и синергетика в естественных науках: мат-лы Междунар. конф. Тюмень: ТюмГНГУ, 2001. С. 15–18.
 32. *Мордухай-Болтовской Д.Д.* Геометрия радиолярий // Уч. зап. Ростов. ун-та. 1936. Вып. 8. С. 1–91. Репринтное переиздание: Мордухай-Болтовской Д.Д. Геометрия радиолярий / Вступ. ст. Е.А. Каца. М.: Книжный дом “ЛИБРОКОМ”, 2012. 104 с.
 33. *Назаров Б.Б.* Радиолярии палеозоя: Практическое руководство по микрофауне СССР: Справочник для палеонтологов и геологов. Т. 2. Л.: Недра, 1988. 231 с.
 34. *Петрушевская М.Г.* Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука, 1981. 406 с.
 35. *Петрушевская М.Г.* Радиоляриевый анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.
 36. *Точилина С.В.* К систематике Nassellaria (класс Radiolaria) // Палеонтолого-стратиграфические исследования фанерозоя Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 58–63.
 37. *Точилина С.В.* Проблемы систематики Nassellaria. Биохимические особенности эволюции. Владивосток: ДВО РАН, 1997. 71 с.
 38. *Хабаров А.В., Стрелков А.А., Липман Р.Х.* Подкласс Radiolaria // Основы палеонтологии. Т. 1. Общая часть: Простейшие. М.: АН СССР, 1959. С. 369–467.
 39. *Шафрановский И.И.* Симметрия в природе. Л.: Недра, 1968. 184 с.
 40. *Шубников А.В., Копчик В.А.* Симметрия в науке и искусстве. М.: Наука, 1972. 340 с.
 41. *Юшкин Н.П.* Биоминеральные взаимодействия: От биоминералогии к витаминералогии // Минералогия и жизнь: биоминеральные взаимодействия: тез. докл. II Междунар. семинара. Сыктывкар: Геопринт, 1996. С. 7.
 42. *Afanasyeva M.S.* Experimental Evidence for Changes during Fossilization of Radiolarian Tests and Implications for a Model of Biomineralizations // Marine Micropaleontology. 1990. № 15. P. 233–248.
 43. *Afanasyeva M.S.* Biomineralization and development of radiolarian skeletons // Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology. 2006. V. 3. P. 1–30.
 44. *Afanasyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S.* Radiolarians in the geological Record // Paleontol. J. 2005. V. 39, Suppl. 3. P. S135–S392.
 45. *Amon E.O., Braun A., Chuvashov B.I.* Lower Permian (Artinskian) Radiolaria from the Sim type section, southern Urals // Geologica et Palaeontologica. 1990. № 24. S. 115–137.
 46. *Blome Ch.D., Reed K.M.* Radiolarian biostratigraphy of the Queen River Formation, Black Rock Terrane, north-central Nevada – correlation with eastern Klamath Terrane geology // Micropaleontol. 1995. V. 41, № 1. P. 49–68.
 47. *Caridroit M., De Wever P.* Some Late Permian radiolarians from pelitic rocks of the Tatsuno Formation (Hyogo Prefecture), southwest Japan // Mar. Micropaleontol. 1986. V. 11. P. 55–90.
 48. *De Wever P., Caridroit M.* Description de quelques nouveaux Latentifistulidea (radiolaires polycystines) Paleozoiques du Japon // Revue de Micropaleontologie. 1984. V. 27, № 2. P. 98–106.
 49. *Haeckel E.* Die Geometrie der Radiolarien // Sitzungsber. Med.-Nat. Gesellsch. Jena. 1884. Bd. 17. S. 104–108.
 50. *Haeckel E.* Report on the Radiolaria collected by H.M.S.

- “Challenger” during the years 1873–1876 // Report on Scientific Results of the Voyage H.M.S. “Challenger”. Zoology. Edinburgh, 1887. V. 18. P. 1–1803.
51. *Nazarov B.B., Ormiston A.R.* A new superfamily of stauroxylon polycystine Radiolaria from the Late Paleozoic of the Soviet Union and North America // *Senckenberg. Lethaea*. 1983. Bd 64, № 2/4. S. 363–379
 52. *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.
 53. *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.
 54. *Sosson M., De Wever P., Vrielijnck B.* Datation et analyse structurale de l'unité ophiolitique du Hot Springs Range (NW du Nevada, États Unis): conséquences sur l'âge de mise en place de ce domaine océanique sur le craton Nord Américain // *C.R. Acad. Sci. Paris*. 1983. V. 298(6). P. 235–240.
 55. *Suzuki N., Aita Y.* Radiolaria: achievements and unresolved issues: taxonomy and cytology // *Plankton & Benthos Research*. 2011. V. 6, № 2. P. 69–91.

Рецензент Б.И. Чувашов

Symmetry in the radiolarian skeletons

M. S. Afanasieva, E. O. Amon

Paleontological Institute of RAS

The history of Radiolarian evolution from the earliest Cambrian to present days – is a history of the making of very varied and diverse geometry of the skeletons, tending to the forms of classical symmetry: spheres and spheroids, cones, cylinders and many other shapes, but with indispensable participation of the elements of mixed-symmetry. Skeletons with mixed-symmetry appeared in the early evolution of radiolarians and dominated during all periods. These figures from the point of view of classical symmetry are the asymmetric, lacking any order. However, they are not formless, but rather harmonious in its structure. The classical symmetry is never realized in the biological and crystalline objects with mathematical accuracy. Living organisms and minerals are compositionally complicated and structurally perfect hierarchically organized systems of real material world. Therefore, the assimilation of radiolarian skeletons to crystalline body with ideal symmetry is incorrect.

Key words: Radiolaria, classical symmetry, mixed-symmetry, morphology, Phanerozoic.