

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Тихоокеанский океанологический институт

Посвящается Эрнсту Геккелю

С. В. Точилина

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ NASSELLARIA. БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ.
ЭВОЛЮЦИЯ

Ответственный редактор
доктор биологических наук,
профессор В. В. Михайлов

Владивосток
1997

УДК 551.782.12.563

С. В. Точилина. Проблемы систематики Nassellaria. Биохимические особенности. Эволюция. – 1997. 60 с. ISBN 5-7442-1063-6

Монография посвящена одной из крупнейших категорий планктонных организмов Мирового океана — Nassellaria, обитающих в его водах в течение фанерозойской эры, т.е. более 480 миллионов лет. Основное внимание уделяется аналитическим данным и теоретическим представлениям о химическом составе и структурной организации минерального скелета Nassellaria. Рентгеноструктурный анализ кайнозойских радиолярий Spumellaria и Nassellaria показал, что в составе раковин, кроме аморфного кремнезема, содержатся кристаллические модификации кварца, кристобалита и тридимита. Основной структурной единицей кристаллических модификаций SiO_2 является кремнекислородный тетраэдр, соответствующий четырехлучевой конструкции макроуровня.

Для филогенетического развития Nassellaria консервативная четырехлучевая конструкция, появившаяся в кембрийском периоде и сохранившаяся до настоящего времени, представляет факт большого значения. Приведенные данные служат реальным основанием и дальнейшим развитием формализованного предположения Э. Геккеля, высказанного более 100 лет назад, о значении симметрии для классификации Radiolaria.

Огромное морфологическое разнообразие Nassellaria рассматривается как результат действия эволюционных геохимических и гидродинамических факторов в гиперпространстве Мирового океана. Развитие Nassellaria шло по пути усовершенствования клеточных органелл и скелетов и становления адаптационного морфотипа, приспособленного к усложняющимся условиям среды океана.

Структура — как пространственная организация материи тесно взаимосвязана с функцией. Ф у н к ц и я выражает динамические процессы. Уровень организации Nassellaria свидетельствует о тесном взаимодействии со средой обитания в Мировом океане и о неразрывной связи ф о р м ы и функции.

Подобно тому, как в настоящее время в микробиологии развивается идея полифизной таксономии (Colwell, 1970; Woese, 1977), то и в системе классификации Radiolaria наступило время синтеза экологических, эволюционных и палеонтологических данных с применением данных молекулярно биологических исследований, которые перевернули представления о системности живого мира (Woese, 1977).

Систематика, учитывающая все фено- и генотипические, экологические и эволюционно-исторические признаки изучаемых категорий органического мира, может быть названа синтезной, или поливалентной. Такая систематика дает возможность по-новому подходить к филогении этих организмов и приблизиться к пониманию естественного пути развития органического мира.

В настоящей работе Nassellaria впервые выделены в ранг типа с двумя классами: *Trisymmetris* и *Axismetris*. Морфологический тип этой категории обладает специфическими формами гетерополярного строения, т.е. специфическими адаптациями в океане, которые формируют высший таксон, каким и является выделенный тип Nassellaria.

Для биологов и палеонтологов.

Библиогр. 259 назв. Илл. 11. Табл. 9.

Работа подготовлена и опубликована при финансовой поддержке фонда «Биологическое разнообразие».

Предисловие к изданию на английском языке

Монография посвящена систематике одной из крупнейших категорий зоопланктона Мирового океана – *Nassellaria*, которые в настоящее время относятся к отряду.

Сразу следует отметить, что автор выделяет *Nassellaria* в ранг типа. Понимая всю сложность проблемы, С.В. Точилина подошла к ее решению с исключительно профессиональных позиций, начиная с рентгеноструктурного анализа скелетов и заканчивая эволюционными построениями этой категории органического мира в течение фанерозойской эры.

Кроме того, в монографии на конкретном примере показано значение нумерической таксономии для систематики *Nassellaria*. Автором создана и обработана большая компьютерная база данных, в результате чего были выявлены наиболее значимые таксономические признаки и выделено семейство *Lamprocyclidae*.

Следует отметить безусловно положительную сторону работы, в которой автор обратилась к другим областям знания — микробиологии и молекулярной биологии, сделавшими за последние десятилетия огромный революционный прогресс в систематике живого мира: в установлении истинных филогенетических отношений между организмами на основе количественных критериев изучения их генома; в разрешении других общебиологических проблем. Целью этого обращения стало привлечение внимания специалистов радиоляриевого анализа к результатам исследования прокариот, чтобы привести методы, методологию и некоторые результаты в систему эукариот. Особенно привлекает идея автора о необходимости введения и использования при изучении любых организмов «поливалентной» таксономии, охватывающей все разнообразие гено- и фенотипа, а также экологию и историю этой категории органического мира.

Выделение нового типа — *Nassellaria* — из *Radiolaria* сделано на скрупулезном анализе скелетных образований с выделением консервативной части скелета — четырехлучевой спикулы. Показано ее значение в эволюции. Тип *Nassellaria* представлен как экоморфофункциональная категория, адаптированная к обитанию в водах Мирового океана.

Вышеизложенное свидетельствует о глубине понимания автором проблемы во всей ее объемности и сложности. В работе представлены большая библиография и ясные иллюстрации. Монография выполнена на высоком уровне, как по идеологии, так и по использованным методам и их анализу.

Профессор, доктор биологических наук

В. В. Михайлов

Доктор геолого-минералогических наук, член-корреспондент РАН, Ю. Д. Захаров

Предисловие к изданию на русском языке

В работе автор излагает свои соображения о новых подходах к разработке современной системы радиолярий и установления их места в системе протистов.

Наибольшее внимание автор уделяет анализу химического состава скелета кайнозойских радиолярий. В результате рентгеноструктурного анализа скелетов *Spumellaria*, *Nassellaria*, *Phaeodaria* показано, что все три основные группы радиолярий весьма близки по содержанию оксидов кремния и по молекулярной структуре биогенного кремнезема. Убедительно показано, что при всем большом структурном разнообразии многолучевых конструкций в скелетах *Nassellaria* хорошо выделяются четырехлучевые конструкции нескольких типов.

Эти новые и крайне ценные данные автор применяет для изучения филогении *Nassellaria*, начиная с раннего палеозоя до наших дней. Эти достаточно хорошо аргументированные соображения представляют большой интерес и действительно позволяют во многом по-новому осветить филогению этой категории органического мира и выделить тип *Nassellaria*.

Публикация данной работы не только целесообразна, но и необходима.

Доктор биологических наук, профессор, действительный член Российской Академии наук, академик
О. Г. Кусакин

*Математический формализм
оказывает совершенно удивительную
услугу при описании сложных вещей.*

Макс Борн

Часть I

**ЧИСЛЕННАЯ ТАКСОНОМИЯ
ДЛЯ КЛАССИФИКАЦИИ
СЕМЕЙСТВА LAMPROCYCLIDAE**

В современной литературе много противоречивых определений радиолярий. Причины этого заключены в недооценке всей сложности и многообразии строения этого типа фауны Мирового океана.

Большой спектр морфологических обобщений, допускаемых некоторыми исследователями, необоснованно увеличивает объемы видов, родов и семейств. Это исключает возможность наблюдения за эволюционным развитием радиолярий и значительно

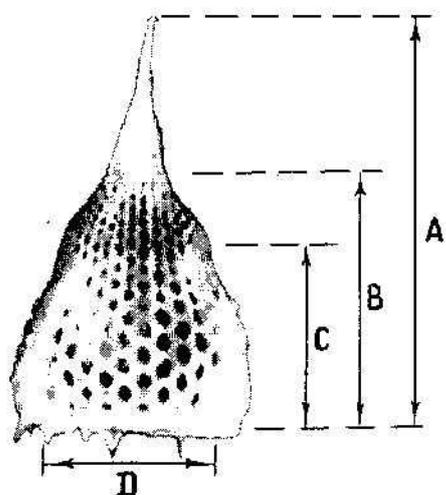


Рис. 1

снижает их стратиграфическую значимость. В настоящей работе были поставлены две задачи:

1. Проверить методом численной таксономии классификацию рода *Lamprocyclus*.
2. Полученные результаты внести в систематику *Nassellaria*.

Род *Lamprocyclus* был выделен Э.Геккелем в 1881 году (Haeckel, 1881). Позже результатам изучения радиолярий этого рода были посвящены работы: С. Nigrini (1967, 1968, 1970, 1971), S. Kling (1973), С. Baker (1983), С. Nigrini, J. Caulet (1988, 1992) и других.

Популяции видов рода *Lamprocyclus* достигли огромной численности и разнообразия в северо-восточной части Тихого океана в плейстоценовую эпоху. В зоне *Anthocyrtdium angulare* (станция 7239: 9°31'9»с.ш., 119°16'17» в.д.) их число достигло 30 000 экз./1 г осадка. Общее число радиолярий составило 3,5 млн. экз./1 г осадка, в зоне *Amphirhopalum upsilon* их было зафиксировано 19 000 экз./1 г ; общее число — 2.1 млн. экз./1 г осадка.

Из этой представительной коллекции было выбрано 124 экземпляра для анализа. Биометрический анализ проводился по нескольким параметрам (рис. 1). Значения этих параметров и их соотношения приведены в таблице (рис. 2). Наиболее значимыми оказались соотношения разницы высот отделов (A-B/B-C) (рис. 3) и отношение разницы высот 2-го и 3-го отделов к диаметру базального отверстия (B-C/D) (рис. 4).

Статистический анализ биометрических данных, обработанных на ЭВМ, показал четыре основных пика (рис. 5). Эти пики соответствуют четырем массивам данных. Пики четко отделены друг от друга, они представляют четыре различные категории, которые соответствуют 4-м видам рода *Lamprocyclus*: *L. deflorata* Hck., *L. maritima* Hck.; *L. lamprocyclus* (Hck.), *L. ventricosa* Nigrini. Таким образом, статистический анализ биометрических данных подтвердил действенность морфологических критериев трех видов, выделенных Э.Геккелем (Haeckel, 1887), и одного вида, выделенного К. Нигрини (Nigrini, 1971).

Рис. 2. Таблица размеров и отношений

	A	B	C	D	E	F	G	H
1	21.00	16.00	5.00	12.00	0.455	0.917	2.200	0.417
2	22.00	12.00	5.00	14.50	1.429	0.483	1.400	0.345
3	32.00	19.70	11.00	20.00	1.414	0.435	0.791	0.550
4	22.00	14.00	7.00	14.00	1.143	0.500	1.000	0.500
5	26.00	16.00	9.00	16.00	1.429	0.438	0.778	0.563
6	21.00	12.70	6.00	11.00	1.239	0.609	1.117	0.545
7	22.00	15.00	7.50	14.00	0.933	0.536	1.000	0.536
8	22.00	13.00	6.00	12.00	1.286	0.583	1.167	0.500
9	24.00	15.00	8.00	15.00	1.286	0.467	0.875	0.533
10	21.00	12.50	6.50	14.00	1.417	0.429	0.923	0.464
11	29.00	16.00	9.00	18.00	1.857	0.389	0.778	0.500
12	26.00	15.00	8.00	15.00	1.571	0.467	0.875	0.533
13	21.00	14.00	6.00	14.00	0.875	0.571	1.333	0.429
14	31.00	18.00	9.50	19.00	1.529	0.447	0.895	0.500
15	23.50	16.00	8.00	14.00	0.938	0.571	1.000	0.571
16	24.00	16.00	8.00	18.00	1.000	0.444	1.000	0.444
17	24.00	14.50	8.00	14.00	1.462	0.464	0.813	0.571
18	31.00	19.00	10.00	19.00	1.333	0.474	0.900	0.526
19	28.00	16.00	10.00	18.50	2.000	0.324	0.600	0.541
20	28.00	15.00	9.00	15.00	2.167	0.400	0.667	0.600
21	26.00	13.00	5.00	15.50	1.625	0.516	1.600	0.323
22	27.50	19.00	11.00	19.50	1.063	0.410	0.727	0.564
23	26.00	14.50	9.50	14.00	2.300	0.357	0.526	0.679
24	25.00	15.00	8.50	14.00	1.538	0.464	0.765	0.607
25	31.00	17.00	9.00	18.00	1.750	0.444	0.889	0.500
26	24.00	15.00	8.00	14.00	1.286	0.500	0.875	0.571
27	27.00	15.00	8.50	17.00	1.846	0.382	0.765	0.500
28	32.00	19.00	11.00	19.00	1.625	0.421	0.727	0.579
29	31.00	19.50	10.00	18.00	1.211	0.528	0.950	0.556
30	25.00	15.00	7.00	15.00	1.250	0.533	1.143	0.467
31	20.00	11.00	4.00	11.00	1.286	0.636	1.750	0.364
32	30.00	18.00	10.00	18.00	1.500	0.444	0.800	0.556
33	25.00	15.00	6.50	14.00	1.176	0.607	1.308	0.464
34	28.00	16.00	9.50	19.00	1.846	0.342	0.684	0.500

Условные обозначения для таблицы размеров и отношений: А — высота раковинки с апикальной иглой включительно; В — высота 2-го и 3-го сегментов; С — высота 3-го сегмента; D — диаметр базального отверстия.

$$E - \frac{A-B}{B-C}, F - \frac{A-B}{C}, G - \frac{B-C}{D}$$

Примечание. Размеры даны числами делений линейки микроскопа при увеличении $\times 200$; цена деления 5,1 μ .

Рис. 2. Таблица размеров и отношений (продолжение)

	A	B	C	D	E	F	G	H
35	25,00	13,00	5,00	15,00	1,500	0,533	1,600	0,333
36	25,00	14,00	8,00	16,00	1,833	0,375	0,750	0,500
37	28,00	16,00	8,00	16,00	1,500	0,500	1,000	0,500
38	25,00	14,00	7,00	16,00	1,571	0,438	1,000	0,438
39	31,00	20,00	11,00	17,00	1,222	0,529	0,818	0,647
40	33,00	21,00	11,00	21,00	1,200	0,476	0,909	0,524
41	25,00	17,00	8,00	17,00	0,889	0,529	1,125	0,471
42	25,00	15,00	7,00	15,00	1,250	0,533	1,143	0,467
43	26,00	15,50	7,50	17,00	1,313	0,471	1,067	0,441
44	39,00	25,00	15,50	23,00	1,474	0,413	0,613	0,674
45	30,00	18,50	11,00	19,00	1,533	0,395	0,682	0,579
46	29,00	18,00	10,00	18,00	1,375	0,444	0,800	0,556
47	28,00	19,00	9,00	18,00	0,900	0,556	1,111	0,500
48	29,00	17,00	9,00	18,00	1,500	0,444	0,889	0,500
49	32,00	19,00	13,00	19,00	2,167	0,316	0,462	0,684
50	32,00	18,00	11,50	19,00	2,154	0,342	0,565	0,605
51	27,00	16,50	8,00	16,00	1,235	0,531	1,063	0,500
52	31,00	20,00	10,00	18,00	1,100	0,556	1,000	0,556
53	29,00	16,00	10,00	17,00	2,167	0,353	0,600	0,588
54	31,00	19,00	10,00	19,00	1,333	0,474	0,900	0,526
55	24,00	15,00	8,00	13,00	1,286	0,538	0,875	0,615
56	32,00	19,00	12,00	19,50	1,857	0,359	0,583	0,615
57	26,00	16,50	8,50	20,00	1,188	0,400	0,941	0,425
58	31,00	19,00	9,00	18,50	1,200	0,541	1,111	0,486
59	29,00	17,00	10,00	19,00	1,714	0,368	0,700	0,526
60	35,00	21,00	12,00	21,00	1,556	0,429	0,750	0,571
61	15,00	8,00	3,00	9,00	1,400	0,556	1,667	0,333
62	14,00	11,00	5,00	11,00	0,500	0,545	1,200	0,455
63	32,00	18,00	11,00	19,00	2,000	0,368	0,636	0,579
64	29,00	15,00	8,00	17,00	2,000	0,412	0,875	0,471
65	23,00	14,00	7,00	13,00	1,286	0,538	1,000	0,538
66	30,00	17,00	10,00	19,00	1,857	0,368	0,700	0,526
67	27,50	14,00	8,00	16,00	2,250	0,375	0,750	0,500
68	24,50	16,00	7,00	16,00	0,944	0,563	1,286	0,438
69	22,00	14,00	7,00	13,00	1,143	0,538	1,000	0,538
70	22,00	12,00	6,00	11,00	1,667	0,545	1,000	0,545
71	22,00	13,00	5,00	11,00	1,125	0,727	1,600	0,455
72	27,00	15,50	7,50	16,00	1,438	0,500	1,067	0,469
73	23,00	14,00	7,00	14,00	1,286	0,500	1,000	0,500
74	19,00	10,00	5,00	10,00	1,800	0,500	1,000	0,500
75	17,50	11,00	5,00	11,00	1,083	0,545	1,200	0,455
76	28,00	18,00	12,00	19,00	1,667	0,316	0,500	0,632
77	24,00	15,00	7,00	13,50	1,125	0,593	1,143	0,519
78	15,00	7,00	3,00	12,00	2,000	0,333	1,333	0,250
79	23,50	14,00	7,50	14,00	1,462	0,464	0,867	0,536

Рис. 2. Таблица размеров и отношений (окончание)

	A	B	C	D	E	F	G	H
80	23.00	14.00	7.00	13.00	1.286	0.538	1.000	0.538
81	22.00	13.00	7.00	15.00	1.500	0.400	0.857	0.467
82	24.00	14.00	7.00	14.00	1.429	0.500	1.000	0.500
83	26.00	14.00	5.00	15.00	1.333	0.600	1.800	0.333
84	25.00	14.00	8.00	15.50	1.833	0.387	0.750	0.516
85	18.00	10.00	5.00	12.00	1.600	0.417	1.000	0.417
86	20.00	11.00	5.00	12.00	1.500	0.500	1.200	0.417
87	20.00	12.00	6.00	13.00	1.333	0.462	1.000	0.462
88	24.00	14.00	6.00	13.50	1.250	0.593	1.333	0.444
89	23.00	14.50	7.00	14.50	1.133	0.517	1.071	0.483
90	20.00	12.50	5.00	12.00	1.000	0.625	1.500	0.417
91	26.00	15.50	9.00	17.00	1.615	0.382	0.722	0.529
92	23.00	11.00	8.00	13.00	4.000	0.231	0.375	0.615
93	18.00	10.50	5.00	13.00	1.364	0.423	1.100	0.385
94	26.00	16.00	9.00	15.00	1.429	0.467	0.778	0.600
95	28.00	17.00	8.00	19.00	1.222	0.474	1.125	0.421
96	23.00	16.00	8.00	15.00	0.875	0.533	1.000	0.533
97	34.00	20.00	11.00	21.00	1.556	0.429	0.818	0.524
98	29.00	17.00	9.00	17.00	1.500	0.471	0.889	0.529
99	23.00	14.00	6.00	15.00	1.125	0.533	1.333	0.400
100	29.00	17.00	9.00	17.00	1.500	0.471	0.889	0.529
101	26.00	16.00	9.00	16.00	1.429	0.438	0.778	0.563
102	24.00	14.50	9.00	14.00	1.727	0.393	0.611	0.643
103	29.00	16.00	9.00	16.00	1.857	0.438	0.778	0.563
104	29.00	17.50	8.00	18.00	1.211	0.528	1.188	0.444
105	19.00	11.00	4.00	11.00	1.143	0.636	1.750	0.364
106	22.00	13.50	6.50	14.00	1.214	0.500	1.077	0.464
107	21.00	12.50	5.00	12.00	1.133	0.625	1.500	0.417
108	23.00	13.00	6.00	14.00	1.429	0.500	1.167	0.429
109	23.00	13.50	7.50	15.00	1.583	0.400	0.800	0.500
110	23.00	14.00	7.50	14.00	1.385	0.464	0.867	0.536
111	29.00	16.00	8.00	14.00	1.625	0.571	1.000	0.571
112	22.00	12.00	6.00	12.50	1.667	0.480	1.000	0.480
113	21.00	13.50	6.00	13.00	1.000	0.577	1.250	0.462
114	24.00	15.00	7.00	13.50	1.125	0.593	1.143	0.519
115	23.00	14.00	6.50	13.75	1.200	0.545	1.154	0.473
116	22.00	11.00	3.50	11.00	1.467	0.682	2.143	0.318
117	22.00	11.00	3.50	11.00	1.467	0.682	2.143	0.318
118	22.00	13.00	6.50	14.00	1.385	0.464	1.000	0.464
119	25.00	15.50	8.00	14.00	1.267	0.536	0.938	0.571
120	30.00	19.00	10.50	20.00	1.294	0.425	0.810	0.525
121	26.00	16.00	9.00	16.50	1.429	0.424	0.778	0.545
122	26.00	14.00	6.00	15.00	1.500	0.533	1.333	0.400
123	20.00	11.00	4.50	13.00	1.385	0.500	1.444	0.346
124	21.00	13.00	6.00	13.00	1.143	0.538	1.167	0.462

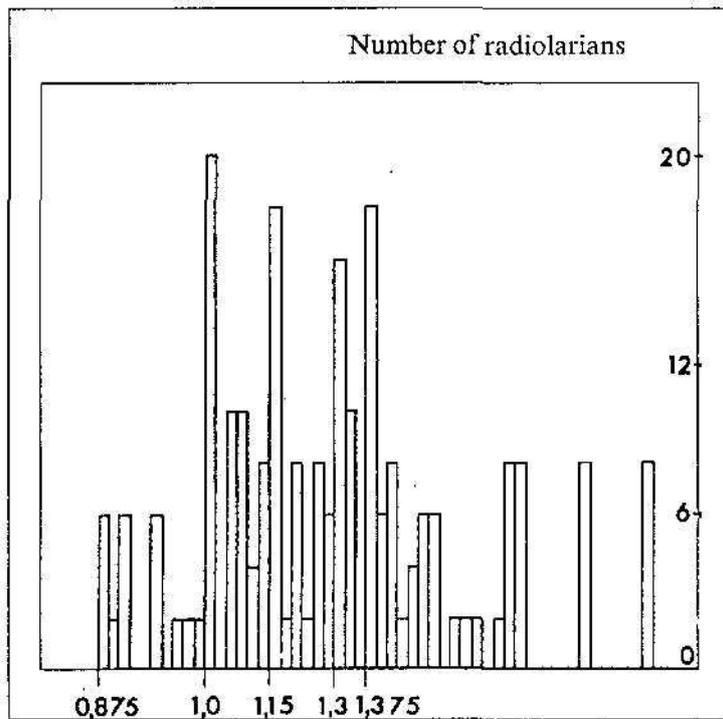


Рисунок 3. Гистограмма отношений $\frac{A - B}{B - C}$ по 124 экземплярам с интервалом 0,025.

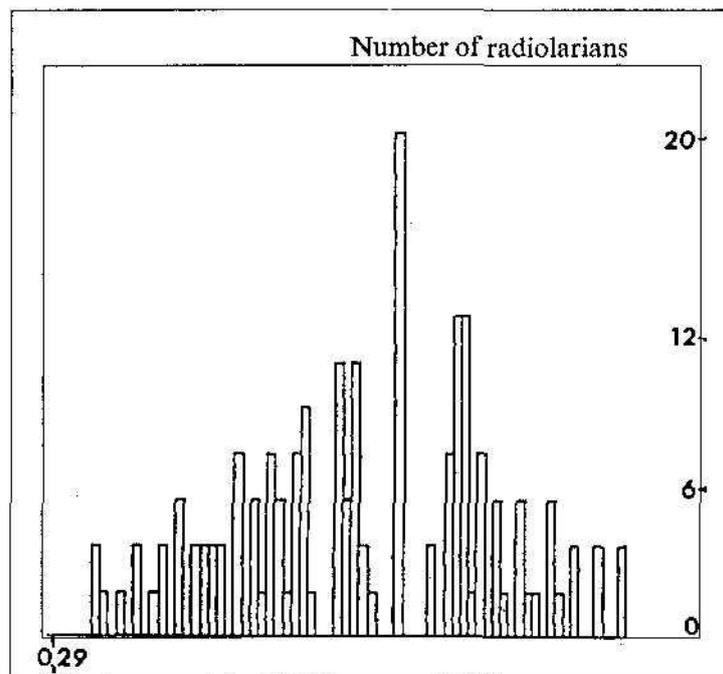


Рисунок 4. Гистограмма отношений $\frac{B - C}{D}$ с интервалом 0,05

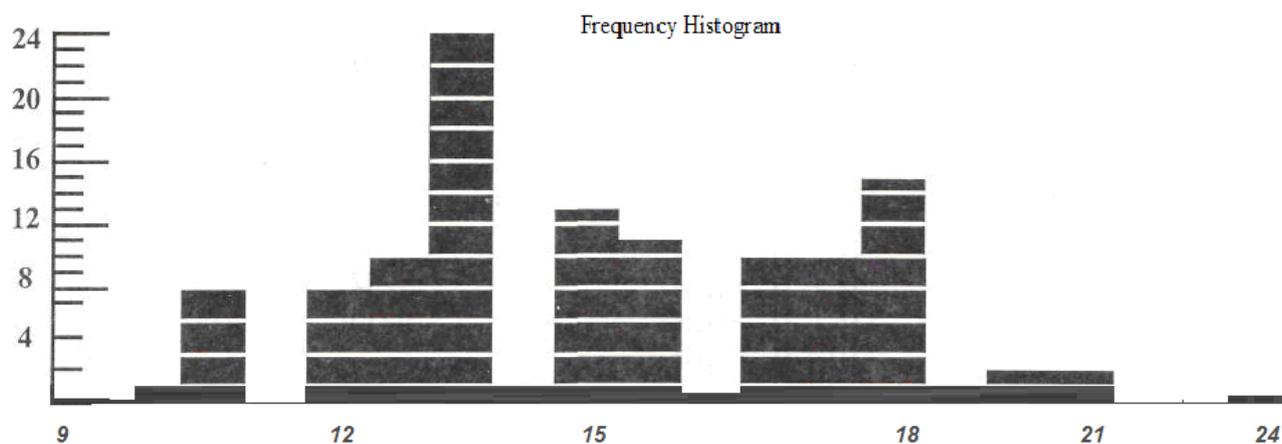


Рис. 5. Гистограмма размеров базальных отверстий четырех видов рода *Lamprocyclas*.

Биометрический анализ и последующая статистическая обработка данных не является переключением таксономической классификации на компьютеры. Сравнение результатов, полученных методом численной таксономии с визуальным способом наблюдения в электронном микроскопе, позволяет сделать вывод о том, что метод численной таксономии подтверждает известные ранее и выявляет новые морфологические критерии.

Сравнительный анализ многочисленных популяций радиолярий родов *Lamprocyclas*, *Lamprocyrtis*, *Theoconus*, *Theocorytium* позволил выявить у них несколько гомологичных элементов скелета и на этом основании объединить их в одно семейство — *Lamprocyclidae*, описание которого приведено ниже.

Основными морфологическими критериями при определении семейства *Lamprocyclidae* следует считать:

1. Наличие двойной 4-лучевой конструкции, заключенной в «цефалическом» отделе скелета (удлиненная форма цефалиса свидетельствует о развитой системе апофизов, табл. IV, f. 1, 2).
2. Общую форму скелета, состоящего из 3-х отделов.
3. Базальное отверстие имеет обрамление отростками или кольцевым образованием.

Другими морфологическими признаками являются: число пор и число рядов на каждом отделе скелета. Эти признаки можно определить визуально при микроскопическом изучении, но также можно рассчитать по одной из программ на ЭВМ.

Семейство *Lamprocyclidae* Tochilina fam.nov.

Типовой род *Theoconus jovis* Naesckel, 1887, p. 1401, pl.69, f.4 Диагноз. Скелет состоит из трех отделов и имеет конусовидную форму, увенчанную апикальной иглой; высокий, хорошо развитый «цефалис», пронизанный порами; двойная 4-лучевая конструкция, часто

усложненная дополнительными иглами, заключенная в удлинённом «цефалисе»; поровые отверстия расположены в продольных рядах. Следует отметить изменчивость формы второго и третьего отделов, крайние члены популяций характеризуются нарушением рядов пор.

Родовой состав. *Lamprocyclas* Haeckel, 1881, p. 434; *Lamprocyrtis* Kling, 1973, p. 638; *Theocorythium* Haeckel, 1887, p. 14, 16, как подрод рода *Theoconus* Nigrini, 1967, p. 77; *Theoconus* Haeckel, 1887, p. 1399.

Примечание. С большой долей вероятности можно отнести к семейству *Lamprocyclidae* некоторых представителей рода *Anthocyrtidium*: *A.jenhsisi* Streetar (Nigrini, Caulet, 1988, pl.1, f.11), *A.michelinae* Caulet (Nigrini, Caulet, 1988, pi. 1, f. 14), а также *Pterocorys longicollis* Caulet (Caulet, 1985, pi. 4, f.4,5).

Время существования. Олигоцен — современность.

Географическое распространение. Мировой океан, доминирует в Тихом и Индийском океанах.

Под Lamprocyclas Haeckel, 1881, emend Nigrini, 1967, emend Tochilina, 1996

Lamprocyclas Haeckel, 1881, p. 434; 1887, p. 1390; Campbell, 1954, p. 132; Nigrini, 1967, p. 74; Петрушевская, 1971, p. 232; Petrushevskaya, Kozlova, 1972, p.544; Nishimura, 1990, p. 145.

Описание. Раковины популяций видов имеют конусовидную форму с апикальной иглой и состоят из трех отделов. Базальное отверстие может иметь обрамление кольцевым выступом, иглами. У некоторых популяций базальное отверстие внутри раковины.

Наиболее характерным признаком этого рода является наличие двойной четырехлучевой конструкции внутри пористого «цефалического» отдела (табл. IV) и расположение пор параллельными рядами по длинной оси. Двойная 4-лучевая конструкция характерна для всех видов рода *Lamprocyclas*, но ее описание дается только в виде *L.deflorata*.

Время существования. Олигоцен — современность. Распространение. Мировой океан.

Lamprocyclas nuptialis Haeckel

Табл.3, фиг. 5 Типовой вид *Lamprocyclas nuptialis* Haeckel (Hск.,1887, pi.74, f. 15)

Описание. Раковина близкочилиндрической формы. Наиболее характерными признаками являются небольшое сужение при соединении 2-го и 3-го отделов и двойное кольцо с иглами, обрамляющими базальное отверстие; иглы направлены к центру; поры расположены параллельными рядами вдоль раковинки по 5-6 на 2-м отделе и по 3-4 — на 3-м отделе.

Размеры (в ц): общая длина раковины — 162-170, диаметр базального отверстия — 43, длина 1-го отдела — 43, ширина — 43, длина 2-го отдела — 43, ширина — 82, длина 3-го отдела — 38,7, ширина — 108.

Сравнение. Близким видом является *L.maritalis*; основное отличие состоит в общей форме скелета, близкого к цилиндрической, в меньшем количестве у *L.nuptialis* рядов пор и количестве пор.

Время существования. Плейстоцен — современность.

Распространение. Небольшая популяция в северо-восточной части Тихого океана.

Lamprocyclas deflorata Haeckel

Табл. IV, фиг. 3, 5 *Lamprocyclas deflorata* Haeckel, 1887, p.1390, pl. 74, fig. 10 м&к Неотип вида¹ *Lamprocyclas deflorata* Haeckel determinativ Tochilina плейстоцен Северо-Востока Тихого океана, станция 7239: 9°31'9"с.ш., 119°16'17"в.д., регистрационный № 12/34 в коллекции Тихоокеанского океанологического института ДВО Российской Академии наук.

Описание. Раковинка состоит из трех отделов, имеющих форму невысокого конуса, увенчана апикальной иглой. В первом отделе располагается двойная четырехлучевая конструкция. Один из лучей развивается в апикальную иглу. Соединение 2-го и 3-го отделов снаружи незаметно, а изнутри представлено валикообразным выступом в форме кольца. Базальное отверстие обрамлено внутренним кольцом и короткими редкими иглами.

Поры располагаются вдоль всей раковинки в рядах по 6-7 пор на 2-м отделе и по 4-5 пор — на 3-м отделе. Размеры неотипа (в ц): общая длина раковинки — 150, диаметр базального отверстия — 75, длина 1-го отдела — 50, ширина — 40, длина 2-го отдела — 50, ширина — 110, длина 3-го отдела — 50, ширина — 120.

Размеры других экземпляров популяции *L.deflorata* близки с приведенными; самые маленькие экземпляры имеют общую длину раковинки 100-110 ц.

Сравнение. Близким видом является *L.maritalis*; основное отличие состоит в обтекаемой форме скелета и, особенно, в форме 2-го отдела и базального отверстия, расположенного внутри раковинки у *L.deflorata*.

Время существования. Плейстоцен — современность.

Распространение. Большая популяция доминирует в северо-восточной части Тихого океана.

¹ Вид *L. deflorata* в работе Э. Геккеля (Haeckel, 1887, pl. 74? f. 10) имеет неясный рисунок. Согласно Кодексу Зоологической номенклатуры (Муждунар. Кодекс зоол. ..., 1988, стр. 93, статья 69а, §1) при неясном рисунке и описании следует вводить неотип вида.

***Lamprocyclus lamprocyclus* (Haeckel)**

Табл. I, фиг. 3

Phormocampe lamprocyclus Haeckel (Haeckel, 1887, pl.77, f. 16) Описание. Крупный 3-сегментный скелет в форме высокого конуса. В цефалисе располагается двойная четырехлучевая система игл, наибольшая из которых продолжается в апикальную иглу. Место соединения 2-го и 3-го отделов без пережима, но внутри имеется очень тонкое кольцо.

Поры располагаются параллельными рядами по длинной оси скелета — по 6-7 пор в восьми рядах на половине 2-го отдела и по 5 пор в 10-12 рядах на половине 3-го отдела.

Размеры (в ц): общая длина скелета – 200-210, диаметр базального отверстия – 107,5, длина 1-го отдела- 43, ширина – 21,5, длина 2-го отдела – 64,5, ширина – 107,5, длина 3-го отдела -80, ширина – 172,0.

Сравнение. Близким видом является *L.maritalis ventricosa*, основное отличие состоит в форме скелета в виде правильного конуса и в меньшем числе пор на 3-м отделе у *L.lamprocyclus*.

Время существования. Плейстоцен — современность.

Распространение. Доминирует в северо-восточной части Тихого океана.

***Lamprocyclus maritalis* Haeckel**

Табл. III, фиг. 2

Lamprocyclus maritalis (Haeckel, 1887, pl. 74, f. 12)

Lamprocyclus maritalis maritalis (Nigrini, 1967, pl. 7, f.5)

Описание. Раковина имеет форму широкого конуса. Наиболее характерными признаками являются: форма 2-го отдела, представляющего сочленение короткой призмы и пирамиды, и резкая граница между 2-м и 3-м отделами. Внутри эта граница представлена узким кольцом, стягивающим раковину.

Базальное отверстие небольшое, обрамленное маленькими иглами. Поры располагаются параллельными рядами по удлинению раковины — по 7-8 пор на 2-м отделе в 10 рядах и по 5 пор в 10 рядах на 3-м отделе (на половине).

Размеры (в ц): общая длина раковины — 120-140, диаметр базального отверстия — 64, длина 1-го отдела — 43,4, ширина — 43, длина 2-го отдела — 51,6, ширина — 82, длина 3-го отдела — 51,6, ширина — 108.

Сравнение. Наиболее близким видом является *L.regina*, который отличается удлинённым цефалисом с большим числом пор. Двойная четырехлучевая конструкция у *L. regina* имеет хорошо развитый 4-й (=MB) луч и дополнительные лучи по сравнению с двойной четырехлучевой конструкцией у *L.maritalis maritalis*.

Время существования. Плейстоцен — современность.

Распространение. Тихий океан, доминируют в северо-восточной части океана.

Заключение

Эффективность численной таксономии заключена в более объективной оценке морфологических критериев Riedel, 1990. Морфологическое разнообразие радиолярий семейства Lamprocyclidae указывает на высокую степень полиморфизма по фенотипическим признакам. Эти признаки следует коррелировать не только с изменениями физико-химических параметров среды, но и с цитологическими изменениями. Следует принять и вероятность гибридизации радиолярий, о которой написал Колин Бэкер (Baker, 1983). Наибольшую трудность для исследователя представляет таксономическое определение вероятностных гибридных экземпляров. В моем понимании это крайние члены популяций, что видно на примере рода Lamprocyclas: *L. ventricosa* (табл.1, фиг.2) и *L. lamprocyclas* (табл.1, фиг. 3).

Видообразование у радиолярий — проблема очень малоизученная. Процесс видообразования других групп организмов показывает, что виды, имеющие специфические требования к определенным условиям морской среды и с определенной пластичностью, имеют наибольшие шансы для видообразования. Различие радиоляриевых ассоциаций в различных областях Мирового океана предполагает определенную зависимость этого типа пелагических организмов от физико-химических условий среды.

Эволюция рода Lamprocyclas представляет самостоятельную проблему, которой должны быть посвящены отдельные исследования. Замечу только, что наиболее древние представители рода Lamprocyclas (табл. III, фиг. 13) были мною встречены в позднем миоцене в западной части Тихого океана (56-й рейс «Glomar Challenger», скв. 436, керн 18).

Природа велика и в малом.

Эрнст Геккель

Часть II

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ NASSELLARIA
БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ. ЭВОЛЮЦИЯ

Огромные успехи в области биохимии, биофизики и молекулярной биологии внесли коренные изменения в мегасистематику органического мира. В настоящее время эукариотные организмы представляют многоцарственную систему (Whittaker, 1969; Cavalier-Smith, 1975, 1978, 1981a,b; Margulis, Schwartz, 1982; Corliss, 1981, 1984; Старобогатов, 1986, 1989; Кусакин, Дроздов, 1994; Кусакин, 1995а, б и др.). Царство низших эукариот — *Protista* — вызывает наибольшие разногласия (Серавин, 1989). Объективное объяснение некоторых аспектов этой проблемы заключается в огромном многообразии строения низших эукариот, в трудностях таксономической диагностики и подходов к определению их филогенетического родства. Большинство исследователей признается полифилетичность этого царства (Margulis, 1974; Cavalier-Smith, 1981a, 1986 и др.).

В последние десятилетия в основу системы эукариот ввели данные о структуре и форме митохондриальных крист. В связи с этим важным признаком выяснилось, что царство *Protista*² состоит из разнородных групп с далеко отстоящими филетическими ветвями. Рассмотрим некоторых представителей *Radiolaria*³, которых ранее относили к *Protozoa*, а в настоящее время относят к царству *Chromobionta* (Cavalier-Smith, 1981b; Кусакин, Дроздов, 1994). *Radiolaria* — один из наиболее разнообразных и сложных типов планктонных организмов, населяющих Мировой океан почти 480 миллионов лет, т.е. с кембрийского периода по настоящее время.

В изучение *Protozoa* и радиолярий значительный вклад внесли протистологи немецкой, французской школ и русской школы Валентина Александровича Догеля: Наескел, 1862, 1887; Hertwig, 1879; Наескер, 1908; Догель, 1951; Догель, Решетняк, 1955; Шульман, Решетняк, 1980; Grell, 1953; Grell, Ruthmann, 1964; Стрелков, Липман, Хабаков, 1959; Догель, Полянский, Хейсин, 1962; Полянский, Хейсин, 1964; Полянский, Райков, 1972; Hollande, Enjumet, 1960; Cachon, Cachon, 1970, 1971a,b, 1974, 1976a,б, 1982a,б; Cachon-Enjumet, 1961, 1964; Cachon, Cachon-Enjumet, 1965; Corliss, 1963, 1981, 1984, 1993; Решетняк, 1966, 1981; Райков, 1978; Anderson, 1980, 1981, 1983 и др.

Положение *Radiolaria* в системе органического мира до недавнего времени было не выше ранга класса (Петрушевская, 1981; Назаров, 1988) или надкласса (Anderson, 1983). В восьмидесятые годы был выделен тип *Radiolaria* (Corliss, 1981, 1984; Кусакин, Дроздов, 1994). Этим был сделан принципиально важный шаг в направлении разработки естественной классификации *Radiolaria*. Следует обратить внимание на то, что к *Radiolaria* относятся три категории организмов, скелеты которых состоят из оксидов кремния: *Spumellaria*, *Nassellaria* и *Phaeodaria*. Но эти три категории характеризуются различными типами структурной

² Царство *Protista* выделил Э. Геккель (Наескел, 1866).

³ Первое название радиолярий дано Х. Эренбергом – *Polycystina* (Ehrenberg, 1838). Однако большее распространение получило название *Radiolaria*, данное Мюллером (Müller, 1858).

организации, различным пространственным расположением скелетных образований и различными типами их симметрии и аксоподиального комплекса.

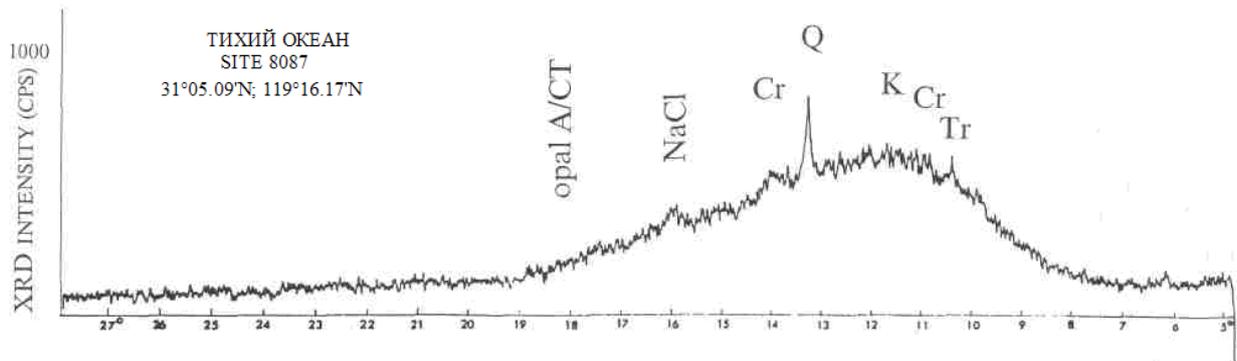


Рис. 6. Дифрактограмма скелетов современных радиолярий станции 8087 (слой 0-8 см.): Q – кварц 13.4°(3.34 Å); Cr – кристобалит 10,8 (4,04 Å) и 13.6°(3.16 Å); K — полевошпат 11.8° (4.25 Å); Tr — тридимит 10.5° (4,10 Å).

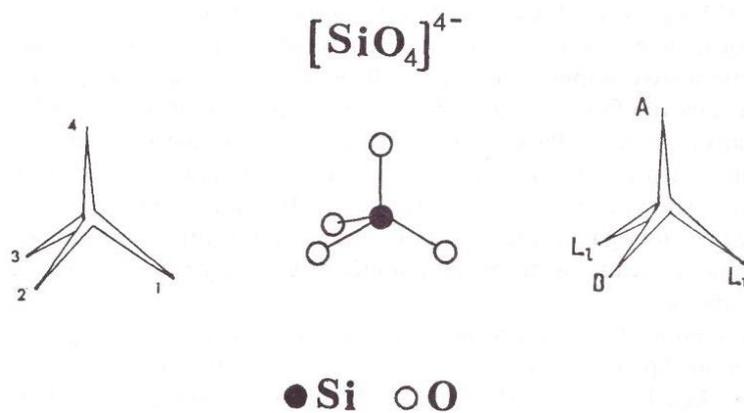


Рис. 7. Основной структурный элемент SiO₂ – тетраэдр [SiO₄]⁴⁻

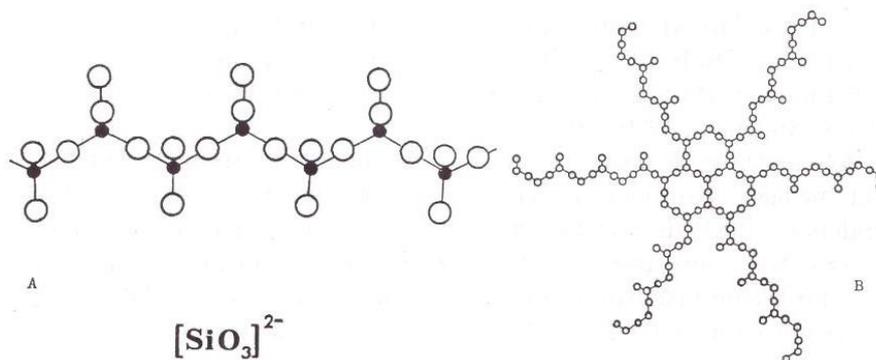


Рис. 8. А – Структура цепочных силикатов (Брегг, Кларингбулл, 1967), В – Расположение продольных микротрубочек в аксонемах Nassellaria (Cachon and Cachon, 1971).

У всех *Nassellaria* тип симметрии одноосный, поэтому центр аксоподий, называемый «аксопластом», располагается у *Nassellaria* гетерополярно: *Proaxoplastia*, *Apoaxoplastia*. О.Андерсоном (Anderson, 1983) выявлено еще несколько особенностей различного расположения клеточных органелл *Nassellaria*.

Для *Spumellaria* характерно несколько типов симметрии: двухосного эллипсоида — *Stylosphaera*; трехосного эллипсоида — *Tholospira*; сферического многоосного — *Thecosphaera*, *Haliomma* и др. Положение аксопласта также различается местоположением: *Centroanaxoplastia*, *Anaxoplastia*, *Periaxoplastia* (Hollande, Enjumet, 1960; Cachon, Cachon, 1971a).

Представители *Phaeodaria* характеризуются резкими отличиями в симметрии скелетов внутри самой категории организмов: так у *Aulosphaera* и *Polypyramis* — симметрия многоосная, тогда как у *Tuscarilla*, *Tuscaretta*, *Cadium* — одноосная.

Распознавания различных типов симметрии очень важны для классификации любых категорий: и минеральных, и биологических. Симметрия большинства *Radiolaria* отражена как в совершенных формах скелетов, так и в лучевых конструкциях: наружных и внутренних (Мордухай-Болтовской, 1936). Определяющими характеристиками минерального скелета радиолярий являются его химический состав и кристаллическая структура. Эти два свойства взаимосвязаны и полностью определяют симметрию.

Химический состав скелета кайнозойских⁴ Radiolaria

К настоящему времени имеется небольшое число данных о химическом составе скелетов *Radiolaria*. Это результаты спектрального анализа *Phaeodaria* и *Spumellaria*, полученные В.Решетняк (1966), и рентгеноструктурного анализа *Spumellaria* и *Nassellaria*, полученные С.В.Точилиной (Tochilina, 1994). По результатам этих анализов оказалось, что все три категории: *Spumellaria*, *Nassellaria* и *Phaeodaria* — имеют близкий химический состав по содержанию SiO_2 . Однако этот состав различается по полиморфным типам SiO_2 и по содержанию таких элементов, как *Mg*, *Al*, *Ca*, *K*, *Cu*, *Ba*. Эти элементы являются важными в жизнедеятельности и эволюции *Radiolaria*.

Рентгеноструктурный анализ (Tochilina, 1994) показал наибольшее содержание в скелетах радиолярий аморфного кремнезема — опала — $SiO_2 \cdot nH_2O$, и четырех полиморфных модификаций SiO_2 : α -кварца, кристобалита, опала — СТ, тридимита (рис. 6). Все приведенные модификации имеют высокую симметрию, основной структурной единицей которой является кремнекислородный тетраэдр $[SiO_4]^{4-}$ (рис.7).

⁴ Химический состав *Radiolaria* палеозоя и мезозоя неизвестен.

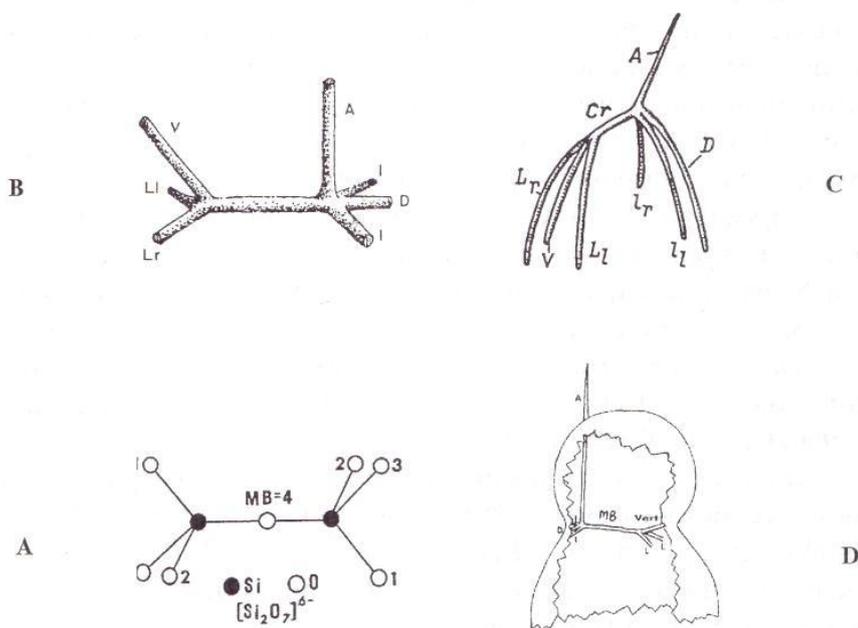


Рис. 9. Двойная четырехлучевая конструкция: $MB=Cr=4$; А – микроуровень; В – макроуровень: (Hays, 1965); С – Jørgensen, 1905; D – (Riedel, 1958).

Что касается структуры так называемого аморфного кремнезема, то очень важные результаты были получены Фрэнком Франкисом (Francois, 1989), который показал, что молекулярная структура глубоководного биогенного аморфного кремнезема состоит из непрерывных трехмерных коротких цепочек $[SiO_4]^{4-}$ – тетраэдров, окруженных гидроокислами⁵. Эти исследования подтвердили наличие скрытокристаллической структуры биогенного аморфного кремнезема. Полученные данные позволяют расширить границы их применения для организмов, скелетная ткань которых состоит из аморфного кремнезема. К таким организмам, в первую очередь, относятся кайнозойские радиолярии. Как показано Ф.Франкисом, основным элементом аморфного кремнезема является кремнекислородный тетраэдр – $[SiO^{4-}]$ в котором ион Si^{4+} находится в четвертной связи с ионом O^{2-} .

На молекулярном уровне соединение тетраэдров осуществляется через общий атом кислорода (рис.8). Этот элемент ультраструктуры у радиолярий образует лучевые конструкции цефалиса, т.е. микроуровень проявляется на макроуровне.

Может вызвать некоторое удивление тот факт, что я отождествляю форму тетраэдра микроуровня с формой тетраэдра макроуровня. Лучшее объяснение этому явлению было дано Пьером Кюри (Curie, 1885), который доказал, что «во внешней форме кристалла сохраняются общие элементы молекулярного кристалла и питающей среды». Позднее проблемой симметрии кристаллов занимались другие физики, которые также пришли к выводу, что

⁵ Исключительно важную роль в биологических процессах играет вода H_2O : её водородные связи в жидкой фазе располагаются также структуре.

внешняя симметрия отражает строение ультраструктуры, построенной из тождественных частиц материи.

Рассмотрим тетраэдры макроуровня, которые мы называем внутренними четырехлучевыми конструкциями. Тетраэдр является универсальным параметром радиолярий. Он устойчив во времени и пространстве и содержится как в цефалическом и постцефалическом отделах *Nassellaria*, так и образует самостоятельные формы: *Tetraplagia*, *Plagoniscus* и др. Кроме этого, тетраэдры содержатся в центральной капсуле многих *Spumellaria*: *Stauroxiphus* (Haeckel, 1887, pi. 15, f.7), *Rhizoplegma* и др.

Характеристика четырехлучевых конструкций Nassellaria

Характерно огромное структурное разнообразие многолучевых конструкций, расположенных внутри раковин у радиолярий *Nassellaria*. Эти особенности были отмечены Э.Геккелем (Haeckel, 1887), О.Бючли (Biitschli, 1889), Ф.Поповским (Popofsky, 1908, 1913), В.Риделем (Riedel, 1958), А.Дефландром (Deflandre, 1953, 1963), Е.Формэн (Foreman, 1963), М.Петрушевой (1964, 1967, 1968а,б, 1981), Де Вевером (De Wever, 1982), П.Думитрикой (1984), А.Такемура (Takemura, 1986), Х.Нисимура (Nishimura, 1990), С.Точиной (1989а,б; Tochilina, 1991, 1994, 1996), С.Фунакава (Funakawa, 1994) и др.

Большое разнообразие лучевых конструкций связано с различной степенью развития лучей и различной величиной углов между лучами. Однако среди этого разнообразия хорошо выделяются четырехлучевые конструкции (табл. I, фиг. 1, 2а).

Классическим примером одинарной четырехлучевой конструкции являются *Tetraplagia phaenaxonia* Нск., *Plagoniscus tripodiscus* Нск., *Plectaniscus cortiniscus* Нск. (Haeckel, 1887: pi.91, fig.3,4, 9).

Классическим примером двойной четырехлучевой конструкции является *Sphaerozoum rhombatum* (Miiller, 1858: tab.VIII, fig. 2), *Plagonium sphaerozoum* (Haeckel, 1887: pi.91, fig.6), *Campylacantha cladophora* (Jorgensen, 1905: fig.47), *Poulpus phasmatodes* (De Wever, 1982: pl.XLVIII, fig. 2, 3).

В настоящей работе двойные четырехлучевые конструкции показаны на таблице I, фиг.1, 2а; табл. II, фиг. 2, 4, 6.

Основным лучом, соединяющим обе конструкции, является срединный луч МВ⁶. Одновременно он представляет собой четвертый луч одной из конструкций. У другой конструкции четвертый луч представляет апикальную иглу, которая часто представляет собой кристалл (табл. I, фиг. 4). Чтобы избежать разногласий в определении лучей, следует

⁶ Срединный луч МВ по обозначению А. Поповского (Popofsky, 1908) и Cr по обозначению Е. Йоргансена (Jörgansen, 1905).

возвратиться к числовым определениям А.Поповского (Popofsky, 1913): 1, 2, 3, 4. При равномерном развитии лучи образуют макротетраэдры: *Tetraplecta pinigera* Haeckel, *Tetraplagia phaenaxonia* Haeckel и др. (рис. 9).

О причинах разнообразия лучевых конструкций *Nassellaria*

В реальной картине разнообразия лучевых конструкций наиболее часто встречаются только три луча, а четвертый короткий или заметен в виде маленького бугорка. У многих других *Nassellaria* в цефалисе имеется целая система пяти, шести, семи, восьми и более лучей с апофизами⁷. Форма и размеры лучей многообразны: трехгранные и округлые; длинные и короткие; прямые и изогнутые; с различным числом апофизов. Но среди этого разнообразия почти всегда можно выделить четырехлучевую конструкцию как наиболее устойчивую. Пространственное расположение лучей многообразно: зависит от различия углов.

Результаты изучения лучевых конструкций у четвертичных *Nassellaria* показали, что форма лучей связана с их длиной. Как правило, удлиненные лучи имеют хорошо ограниченную форму, близкую к кристаллам тригональной сингонии. Пьер Кюри, изучая рост граней в кристаллах, открыл закон, связывающий рост грани с величиной ее поверхностной энергии и густотой расположения на ней молекул. Применительно к *Nassellaria* можно предполагать, что и масштабы длины лучей также подчинены законам симметрии.

В чем заключена причина такого разнообразия лучевых конструкций? Одной из причин является связь процессов трансформации SiO_2 и других элементов и соединений клеточными органеллами. Изучение кинетики биохимических реакций SiO_2 и других химических элементов в клеточных структурах *Nassellaria* представляет начальный этап изучения этой проблемы.

Другой важной причиной следует считать химический состав водных масс океана. Воды Мирового океана рассматриваются как сложный солевой раствор с различными температурами, рН, еН, гН и т.д., в котором протекают химические реакции по законам термодинамики или вне их (Лисицин, 1984). Проявление гидротермальных полей и развитие в океане различных категорий органического мира еще более усложнили все химические процессы: «Биогенная миграция явилась одним из самых масштабных процессов биосферы» (Вернадский, 1989). Однако по-прежнему наиболее важными параметрами остаются температура (Т) и давление (Р); с повышением Т и Р значительно изменяются характеристики электрических и магнитных полей.

В океане существует действие различных полей: концентрационного, температурного,

⁷ О. Андерсон (Anderson, 1983) уделил апофизам большое внимание. Наблюдения над расположением апофиз у 124 представителей *Lamprocyclidae* (см. часть 1 настоящей работы) и *Thocopiliniidae* (Попова, 1989, 1991) показали, что форма, число и размер апофиз влияют на форму сегментов. Это наблюдение можно интерпретировать как показатель тесной связи развития не только игл, но и апофизов со скелетом.

электромагнитного, гравитационного и др. Если морская вода — n -компонентный электролит, то каждый вид иона может рассматриваться как отдельный компонент, поэтому диффузные процессы имеют большое значение для электрического поля океана (Тищенко, 1984).

Известно, что все кристаллические структуры в процессе развития подвергаются действию тепловых, магнитных и электрических полей. Во всех кристаллических структурах химические «примеси», т.е. другие элементы, оказывают огромное влияние на электропроводность, увеличивая ее в десятки тысяч раз. Эти элементы — «примеси» — являются центрами диссоциации кристаллов (Иоффе, 1985). Это приводит к нарушению симметрии и изменению формы кристаллов.

Естественно полагать, что действию физических полей подвергаются и все биогенные объекты, в том числе *Radiolaria*, содержащие в составе скрытокристаллической скелетной ткани, кроме *Si*, другие элементы: *Al*, *Fe*, *Mg*, *K*, *Ca*, *Cu*. Так, если в анионном радикале Si_4O_{10} два иона Si^{4++} заменены двумя ионами Al^{3+} , то отрицательный заряд в нем возрастает до 2. В этом случае он может быть компенсирован двухвалентными двухзарядными катионами, например Ca^{2+} , ионы которого должны располагаться в местах шестерной координации ионов кислорода.

В меловой период получили широкое распространение карбонатные толщи гидротермально-осадочного происхождения. Наибольшее развитие получили минералы, представленные группой кальцита — $CaCO_3$. Почти все минералы этой группы кристаллизуются в тригональной сингонии (это карбонаты двухвалентных металлов *Mg*, Co^{2+} , *Zn*, Fe^{2+} , Mn^{2+} , *Sr*, *Ba*, *Ca*). Велика вероятность предполагать, что «звездчатые» структуры стенок и ограниченные отверстия пор многих *Pantanelum*, *Mirifusus*, *Parvizingula*, *Sethocapsa*, *Cecrops* и др. связаны со скрытокристаллической структурой не только кремния *Si*, но и кальция *Ca*.

Особенное внимание следует обратить на огромное число различных полиморфных модификаций *Ca*. Например, кальцит $CaCO_3$ имеет до 600 форм. Причина этого заключена в различном пространственном расположении атомов, которое самым непосредственным образом зависит от физико-химических условий среды. (Все кристаллы снега — H_2O — также имеют сотни различных модификаций, однако все они кристаллизуются в гексагональной сингонии).

До недавнего времени считалось, что кристаллические вещества не могут обладать симметрией 5 порядка. Но распространенность этого типа симметрии у растений, иглокожих и некоторых радиолярий объяснялась как свидетельство того, что жизнь представляет качественно другой уровень организации. В 1984 году было сделано открытие

квазикристаллов (Nelson, 1986) – шехманита – сплава *Al* и *Mn*, который обладает симметрией 5 порядка.

Следующей причиной того, что лучевые конструкции чаще всего имеют трехгранную форму (табл. 1, фиг. 4) или шестигранную (обрамление пор), является полиморфизм кремния и его свойство кристаллизоваться в различных формах тригональной и гексагональной симметрии. Полиморфные модификации SiO_2 зависят от понижения или повышения температуры. Взаимное превращение полиморфных модификаций с различными структурами включает разрыв химических связей и образование новых связей. Тесно связаны с кристаллической структурой энтропия и плотность. Высокоэнтропийные модификации имеют гексагональную симметрию, а низкоэнтропийные — тригональную⁸.

⁸ Теорией относительности Эйнштейна все симметрии были объединены в единую симметрию четырехмерного пространства-времени.

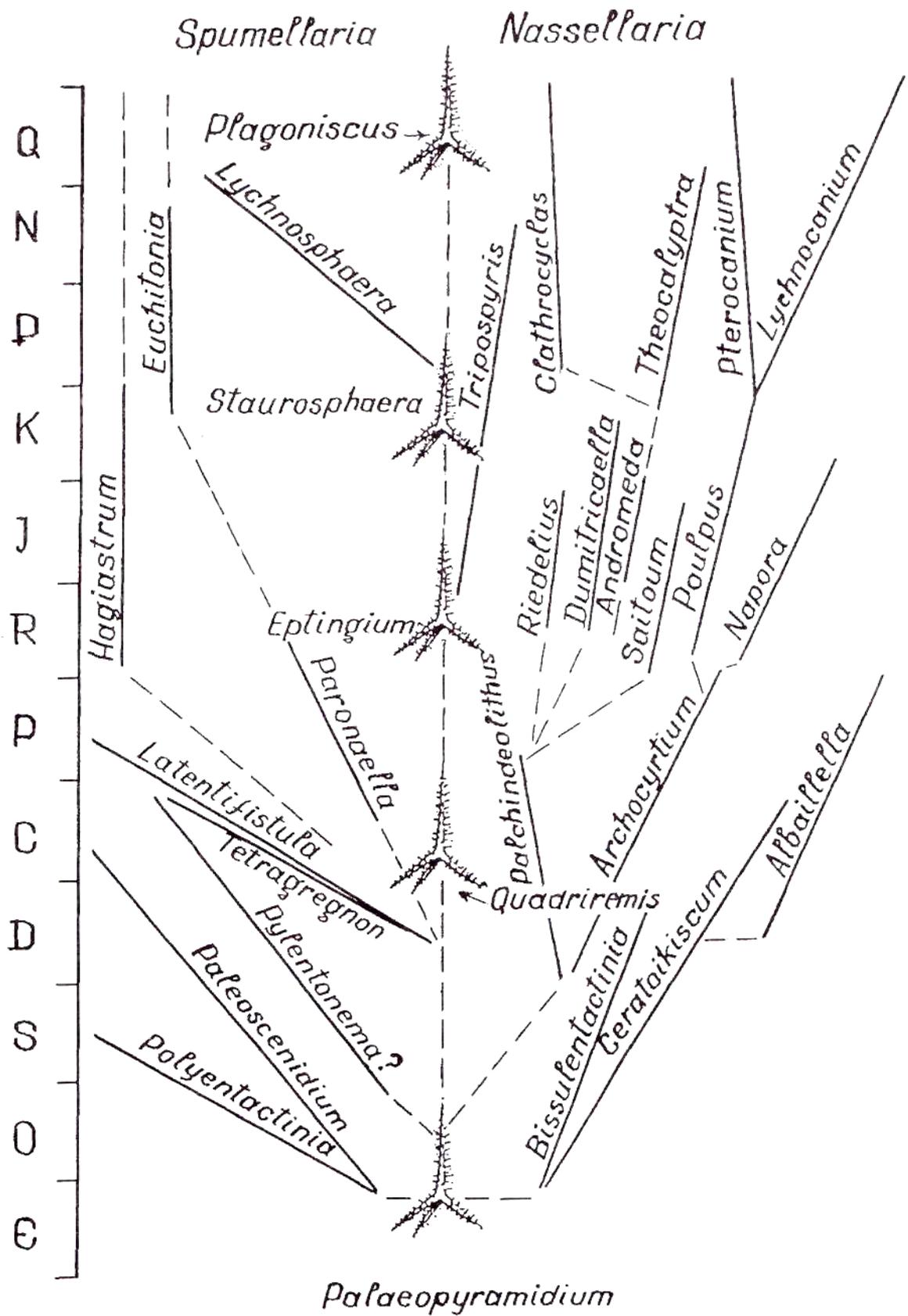


Рис. 10. Схема сохранения и развития четырехлучевых конструкций Radiolaria в фанерозе.

О значении четырехлучевых конструкций в эволюции и филогении *Nassellaria*

Наиболее важным критерием, который может объединить многие роды и семейства радиолярий в одну филему, является именно четырехлучевая конструкция. Среди большого разнообразия лучевых конструкций число их типов у *Nassellaria* ограничено: это одинарная и двойная четырехлучевые конструкции, а все другие разновидности представляют производные от них, в том числе и «сагиттальное кольцо». «Сагитта»⁹ – это и есть четвертый луч, апофиза которого преобразовалась в кольцевидную форму: *Tholospyrus tripodiscus* и *Lamrospyrus darwini* (Naeckel, 1887, pi. 89, f.1,13) и др.

Четырехлучевая конструкция, как наиболее распространенный тип, тесно связана с формированием клетки: она располагается близко к ядру, поэтому ее можно назвать *п р и я д е р н о й*. На эту конструкцию, как на очень важный признак в систематике, указывали А.Поповский (Popofsky, 1913), А.Кампбелл (Campbell, 1954: fig. 7, 8). Самое пристальное внимание внутренней лучевой конструкции и *Nassellaria*, и *Spumellaria* уделили П.Думитрика (1970), Н.Козур, Н.Мостлер (1978, 1979, 1981), Р.Баумгартнер (1980), Р.Де Вевер (1982) в диагнозах нескольких родов и семейств радиолярий.

Четырехлучевая конструкция оказалась наиболее консервативной, она была заложена в раннепалеозойскую эру и, вероятно, может быть морфофоном *Nassellaria*.

Архетипом четырехлучевых конструкций могли быть *Palaeopyramidium* или *Palaeotripus*, обнаруженные в кембрийских отложениях Алтае-Саянской области (Назаров, 1973), а позднее описанные из раннесилурийской формации Cape Phillips Канадского арктического архипелага К. Гудбодом (Goodbody, 1986).

В позднесилурийский и девонский периоды продолжалось развитие ствола четырехлучевых форм: *Bissulentactinia* и *Palaeoscenidium*, а также *Ceratoikiscum*. Эти роды описаны Б.Назаровым (1988) из силурийских и девонских отложений Казахстана и Южного Урала.

В середине девонского периода произошло ветвление с образованием первых *Archaecyrtium* и *Albaillella*. Е.Фореман (Foreman, 1963) и Б.Хольдсворд (Holdsworth, 1969a,b) справедливо отметили, что конусовидные раковины *Albaillella* унаследовали лучевые конструкции *Ceratoikiscum*.

В карбоновом периоде продолжали развитие *Palaeoscenidium* (существовавшие до триаса. Dumitrica, 1978b), *Pylentonema*, *Foremaniella*, *Archocyrtium*. Внутри раковин *Pylentonema antiqua* и *Archocyrtium riedeli*, описанных А.Дефландром (Deflandre, 1973c) из карбона Монтань-Нуар Франции, судя по их изображениям, содержатся двойные

⁹ «Sagitta» – латинское слово, обозначающее «стрела».

четырёхлучевые конструкции в виде тончайших иглочек. В карбоновом же периоде продолжал развитие основной ствол четырёхлучевых конструкций, сохранившийся с кембрийского периода; он получил новый импульс развития, образовав четырёхлучевые формы *Quadriremis gliptoacus* Nazarov et Ormiston и др, а также формы, соединенные губчатой сеткой, – *Tormentum*, *Tetratormentum* и др., выделенные Б.Назаровым в ставраксонные *Spumellaria*.

В пермский период большое развитие получили многокамерные формы и многообразные *Albaillella: Al.app or recta* Nazarov et Ormiston, *Neoalbaillella*, *Folliculitis*. Можно предположить, что стержневые колумеллы и иглы представляют измененную четырёхлучевую конструкцию, что видно на примере *Haplodiacanthus perforatus* (Kozur).

В триасовый период двойные четырёхлучевые конструкции составили внутреннюю структуру раковин многих *Nassellaria*. Эти конструкции можно увидеть на фотодокументальном материале родов *Saitoum* и *Poulpus* из триасовых отложений Тетиса, показанном П.Де Вевером (De Wever, 1982: pl.XLVIII, fig. 1, 2, 3). Следует отметить, что первая «*Sagitta*» описана Паулино Думитрикой (Dumitrica, 1978a) в *Eptingium* из триасовых отложений Тетиса (ладий-норий).

В юрском и меловом периодах произошло сальтационное развитие многокамерных *Nassellaria*. Вероятно, поэтому многие многокамерные формы характеризуются очень слабым развитием лучевых конструкций и имеют цефалис близкосферической формы и очень маленьких размеров. В таком цефалисе располагаются тончайшие иглы, как у представителей *Dictyomitra* и *Ectonocorys* (Foreman, 1963: fig.4a-c). Тогда как у *Tripodocorys* и *Eribostrys* (Foreman, 1963: fig.10a,b) отмечена усложненная система лучей, расположенных в цефалических сегментах.

Тогда как у родов *Jacus* (De Wever, 1982: pl.LIV, fig.4), *Riedelius* (De Wever, 1982: pl.XXXVIII, fig. 7) и других *Nassellaria* лучевые конструкции очень хорошо выражены и составляют внутренний каркас раковины.

В кайнозойскую эру лучевые конструкции дивергировали с образованием большого ствола двусимметричных *Nassellaria: Dorcadospyris*, *Dipospyris* (Haeckel, 1887: pl.85, fig. 1, 5, 6) и др. с сагиттальным кольцом, разделяющим клетку и скелетные образования на две симметричные части.

Следует отметить, что многокамерные формы сократились в развитии (Moore, 1972). У этих представителей *Nassellaria* произошла значительная редукция четырёхлучевой конструкции. Однако в стенке цефалиса сохранились или тонкие иглочки, или тонкая веточка из трех лучей, как это показано на примере рода *Cyrtocapsa* (Nishimura, 1990, fig.4). Это может свидетельствовать о «затененном образе общего прародителя» (Darwin, 1859: т.3,

с. 536). Ч. Дарвин высказал эту мысль не по поводу радиоларий, но справедливость этих слов позволяет расширить круг применения этого замечательного высказывания.

Четырехлучевые населлярии *Cladoscenum* (Haeckel, 1887: pi.98, fig.2), *Lamprospyris darwinii* (Haeckel, 1887: pi.89, fig. 13), *Dictyophimus* (Haeckel, 1887: pi.60, fig. 1), *Trissocyclidae* (Goll, 1978), *Neosemantis* (Goll, 1979) продолжали свое развитие, достигнув большого морфологического разнообразия за последние 45 млн. лет.

Я подробно остановилась на характеристике четырехлучевых конструкций потому, что эти образования наиболее консервативны, и поэтому их следует использовать в филогении и систематике. В современных микробиологических исследованиях при воссоздании филогенетических связей используются данные консервативной части генома¹⁰. Кроме этого используется сравнительный морфологический анализ других скелетных образований. У населлярий выявлена тесная связь скелетных лучевых конструкций с клеточными органеллами: «*Cytocalimma*» по О.Андерсену (Anderson, 1981). У Э.Геккеля (Haeckel, 1887) эта связь показана на примерах *Tetraspyris tetracorethra* Нск., *Sethoconus venosus* Нск., *Lampromitra coronata* Нск. У этих видов четыре луча внедрены в ядро, разделяя его на четыре лопасти. Следует отметить, что микротубулярный луч (стержень) у *Nassellaria* состоит из упорядоченного множества микротубулярных связок (пучков), выстроенных в гексагональную призматическую сеть (рис. 8). Приведенные примеры позволяют предполагать вероятность параллельного развития этих структур и поэтому выделить четырехлучевую конструкцию как важный филогенетический признак. Пример филогенетического родства *Nassellaria* и *Spumellaria* показывает исключительно важную роль этой связи для систематики *Radiolaria* в целом.

К эволюции Radiolaria

Биологическая эволюция восходит к двум фундаментальным философским идеям: общности и развитию.

Общностью представителей *Nassellaria* является лучевая конструкция, которую можно увидеть не только у *Nassellaria*, но и у *Spumellaria* (Dumitrica, 1978b :pl.I, fig. 1,4; pi. II, fig. 4).

Яркий пример наличия четырехлучевых конструкций в центре раковин *Spumellaria* представляют ставраксонные радиоларии семейства *Hagiastridae*. Эволюционный тренд ставраксонных *Spumellaria* в карбоновом и пермском периодах показан Б.Назаровым (1988), Ченг Ун-Нейном (Stars of the inner Spheres. Ed. Stanley-Baker, 1992, pl.25, fig. 23), а в юрском и

¹⁰ Генетическая информация, записанная в молекулах ДНК, содержит сведения о структуре десятков тысяч белков. Поток информации от ДНК к белку идет посредством транскрипции и трансляции. Транскрипция протекает в ядре клетки и заключается в переписывании генетической информации с ДНК на матричную РНК. Химический язык передачи – единый; его можно сравнить с немецким языком, переписанным с готического на латинский шрифт.

меловом периодах – Питером Баумгартнером (Baumgartner, 1980, fig. 5).

Это является большим достижением в радиоляриевом анализе.

Развитие *Nassellaria* следует начать с обсуждения их происхождения. Появление *Nassellaria* как отдельной категории органического мира в океане, как это было показано ранее, относится к раннепалеозойской эре. Мои наблюдения четырехлучевых конструкций пирамидальной формы в коллекции Б.Назарова из кембрийских отложений Алтае-Саянской области позволяют отнести эти конструкции к древним *Palaeopyramidium*. Можно предполагать, что именно четырех-лучевая конструкция была самой первой основой населлярий, а позднее и всех радиолярий. Как она могла появиться? Если обратиться к кристаллохимическим данным Н.Белова (1961, 1965), то исходный магматический расплав представлял собой непрерывную сетку из кремний-тетраэдров. Кремний для радиолярий – один из наиболее важных элементов.

Существенная роль в первоначальном формировании основных магматических пород принадлежала SiO_2 , MgO , CaO . При этом MgO представляет кристаллизующееся соединение, активно присоединяющее на первых стадиях кремнезем Si в форме дискретных тетраэдров, а далее и более крупных сцеплений тетраэдров (Белов, 1965). Я предполагаю, что минеральная компонента была первичной перед появлением биологической клетки.

Происхождение *Radiolaria sensu lato* остается дискуссионным до настоящего времени. Наиболее глубокий анализ заложен в гипотезе, предложенной А. Олландом, Жаном и Моникой Кашонами (Hollande, Cachon J., Cachon M., 1970). Они полагают, что *Radiolaria* произошли от динофит, в связи со сходством центральной капсулы и наличием у динофит кремневых игл, как у радиолярий. Последнее обстоятельство мне наиболее близко и интересно из-за возможности предположения о начальном зарождении первых лучевых конструкций на примере неорганической – минеральной кристаллизации магматических расплавов в древние эпохи с привлечением данных Н.Белова (1965) и др. Зарождение кремневых игл в форме первых тетраэдров позволяет предполагать, что именно радиолярии были более древней категорией органического мира по сравнению не только с динофитами, но и с губками – *Triaxonia*.

Развитие лучевых конструкций у *Nassellaria* проходило путем увеличения числа лучей и дуг или их редукции. Эти изменения повлекли за собой эволюцию «пограничной» зоны соприкосновения 1-го и 2-го отделов раковин. На изменения числа лучей, их формы и пространственного расположения влияли и сложные процессы трансформации химических элементов в клетках *Nassellaria*, и физико-химические особенности водных масс океана, которые, изменяя метаболические процессы, могли вызвать генетические изменения.

Естественно предполагать, что эволюция *Radiolaria* не могла идти вне зависимости от экологических и симбиотических факторов (Takahashi, 1995). Радиолярии характеризуются

огромным морфологическим разнообразием. Это является отражением их вероятной гибридизации в сочетании с полиплоидностью. Многообразие радиолярий выражено в существовании нескольких типов различной структурной организации.

Структура как пространственная организация материи тесно взаимосвязана с функцией. Функция выражает динамические процессы (Лима-де-Фариа, 1991). В циркуляции Мирового океана течения характеризуются узкоструйным характером. *Nassellaria* выработали форму одноосного плана строения, которая является их адаптационным типом. Этот уровень организации *Nassellaria* свидетельствует о тесном взаимодействии со средой обитания в Мировом океане, о неразрывной связи формы и функции. Большие различия в пространственном расположении скелетных образований и клетки позволяют в будущем выделить, вероятно, несколько типов.

В настоящей работе автор выделяет только один тип – *Nassellaria*, диагноз которого приводится ниже. Морфологический тип этой категории обладает специфическими формами гетерополярного строения, т.е. специфическими адаптациями в океане, которые формируют высший таксон, каким и является выделяемый тип *Nassellaria* (см. ниже).

О некоторых данных эволюции океана

Согласно точке зрения В. Руби (Rubey, 1964), гидросфера Земли образовалась из воды, вынесенной из недр Земли в результате вулканической деятельности. В течение палеозойской и, особенно, мезозойской эр количество воды значительно увеличилось.

Модель эволюции Мирового океана сложна и пока недостаточно изучена, поскольку палеоокеанология очень молодая область знания (Шопф, 1980). Некоторые из выдвинутых идей только предположения (Кеннетт, 1983). Громадные количества магматических веществ и вулканических газов поступали из глубинных слоев Земли на ее поверхность. Позже важное значение приобрел круговорот водных масс, благодаря которому происходила миграция элементов и эволюция химического состава геосфер. Большое значение принадлежит данным, полученным по изотопам различных элементов. Остановлюсь на некоторых из них.

В геологической истории взаимоотношений осадочного комплекса океанов и континентов большое значение придается изменению соотношений двух основных изотопов серы ^{32}S и ^{34}S . Для сульфатов в современных океанах характерно среднее значение δ , равное $\delta = +20\%$, а для осадочных сульфатов — $\delta = -20\%$.

Следует обратить внимание на совпадение существенных изменений в соотношениях изотопов серы в земной коре и в экосистемах радиолярий на границах девона и карбона и перми и триаса (рис. 10, 11).

Касательно изотопного состава углерода в карбонатных осадках океана исследования

показали, что на рубеже палеозоя и мезозоя произошла смена факторов, играющих ведущую роль в формировании соотношения C_{org}/C_{carb} (Прилуцкий, 1995 а, в). Именно с этим рубежом связаны изменения в структуре сообществ радиолярий: произошло интенсивное развитие ставраксонных *Latentifistulidae*, *Formentidae* и затухание развития *Albaillellaria* и *Palaeoscenidiidae*.

Результаты исследований А.Ронова (1980, 1983) показали, что общее количество поступившего углерода находится в прямой корреляции с синхронно поступавшими вулканогенными массами в течение фанерозойской эры. Как это могло сказаться на развитии биоты, в том числе радиолярий? Корреляционный анализ минералогического состава кайнозойских осадков и радиолярий по глубоководному разрезу Западно-Тихоокеанской плиты (скв. 436, 56 рейс "Glomar Challenger") показал прямую зависимость общего числа радиолярий с вулканическим стеклом и опалом — А (Точилина, Попов, 1986)

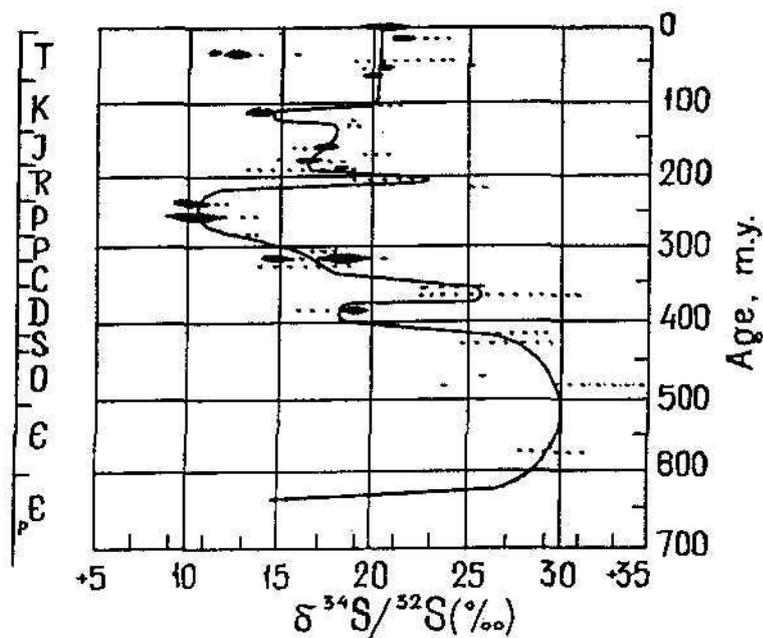


Рис. 11. Изменение $\delta^{34}\text{S}/\delta^{32}\text{S}$ в зависимости от возраста эвапоритов (Holser W., Kaplan I., 1966)

Геологическая история ложа Мирового океана характеризуется проявлением магматической и гидротермальной деятельности. Эволюция Мирового океана шла по пути изменения термогалинных и динамических характеристик, по пути появления новых физико-химических обстановок с проявлением гидротермальных полей с образованием усложненной системы крупно- и мезомасштабной циркуляции. Все это естественным путем влияло на эволюцию радиолярий.

Известно, что эпохи кремненакопления сменялись эпохами карбонатного осадконакопления. На развитие радиолярий эта смена оказывала существенное влияние, вызывая интенсивные или замедленные изменения структур экосистем (Vishnevskaya, 1997). Радиолярии относятся к одной из самых разнообразных и высокочувствительных категорий органического мира Мирового океана. Поэтому, чтобы понять, как протекает эволюция, необходимо понять процессы, происходящие не в одном экземпляре вида, а в пределах популяционного уровня (Солбриг, Солбриг, 1982, с. 10). Эти слова сказаны по общебиологической проблеме, но, полагаю, что они в полной мере могут относиться и к радиоляриям.

Развитие радиолярий шло по пути усовершенствования клеточных органелл, скелетов, вырабатывая адаптационные морфотипы и экотипы, приспособленные к усложняющимся условиям гиперпространства Мирового океана.

О значении экологических факторов для систематики Radiolaria

Эволюции биосферы посвятили свои исследования В.И. Вернадский (1926, 1954, 1965, 1989), В.Е. Соколов (1959), А.В. Сидоренко (1984), Б.С. Соколов (1986), Дж. Вудвелл (1972), А.В. Лапо (1987) и др.

Концепции пространства экологической ниши посвящены многие работы: Е. Odum, А. de la Cruz (1963), Е. Odum (1969, 1986), Е. Odum (1975, 1983), Е. Mayr (1968), R. Whittaker (1969), О. Solbrig, В. Simpson, (1974), R. Colwell (1970), R. Colwell, Е. Fuentes (1975), Р. Риклефс (1979), О. Солбриг, Д. Солбриг (1982) и др.

Эта концепция дает возможность оценить значимость экологических факторов, воздействующих на биологические системы органического мира в многомерном пространстве и во времени. Крупные таксономические категории органического мира занимают большие адаптивные ниши (Красилов, 1973). К таким категориям, безусловно, относятся *Nassellaria*, которые занимают гиперпространство Мирового океана в течение 480 , а возможно и более миллионов лет.

Виды радиолярий различаются по местообитаниям как по многокилометровой вертикали, так и по горизонтали огромного пространства океана.

В.И. Вернадский (1926а, 1965) впервые сформулировал положение о зависимости эволюционных преобразований органического мира в биосфере¹¹ от геохимических факторов среды. Эти идеи В.И. Вернадского получили развитие в трудах А. Виноградова (1933, 1959, 1960, 1963), В. Ковальского (1960, 1974) и др. А. Виноградов полагал, что эволюция органического мира является в том числе и геологическим процессом, поэтому «следует выделять

¹¹ Термин введён впервые австрийским геологом Э. Зюссом в 1875 году.

палеобиогеохимические провинции, образованные в результате действия геологических факторов» (Виноградов, 1963, стр. 200).

Продукты вулканизма структур ложа океана имеют значительные петрохимические различия, что свидетельствует о крупных неоднородностях земных глубин (Пушаровский, Пейве, 1987). Результаты исследований по изотопной геохимии $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$; $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$; $^{87}\text{Pb}/^{86}\text{Pb}$ позволяют выделять среди этих неоднородностей близкие по составу мантийные резервуары. Физико-химические особенности различных мантийных резервуаров и гидротермальных систем предопределяют различие геохимических провинций и, опосредованно, различие сообществ, населяющих эти провинции.

Радиолярии, как часть экологического сообщества, обладают рецепторами, распознающими физико-химические факторы среды. Хемо- и терморекцепторы естественно передают информацию клетке (Хесин, 1984), что и определяет дальнейшее развитие радиолярий и структуры радиоляриевых ассоциаций.

Результаты изучения кайнозойских радиолярий северо-запада Тихого океана и его окраинных морей (Точилина, 1985) показали существенные отличия в их развитии на изохронных уровнях. Примером могут служить отличия ассоциаций радиолярий позднего палеогена и неогена северо-западной и северо-восточной частей Тихого океана, или миоцена Тихого океана и Японского моря. Поэтому выделенные провинции по радиоляриям очень близки к геохимическим провинциям, выделенными И.Говоровым с соавторами (1987).

К систематике Nassellaria

Систематике радиолярий за полтора столетия посвятили свои работы многие исследователи. Особенно следует отметить за последние три десятилетия замечательные работы В. Решетняк (1966, 1981); О. Anderson, 1983, Б. Назаров, 1988, Р. Baumgartner, 1980, 1984, 1992, 1995, De Wever, 1982, L. O'Dogherty, 1994; Р. Dumitrica, 1970, 1978, 1984, 1995; Н. Kozur, Н. Mostler, 1979, 1981; Е. Pessagno, 1977; Е. Pessango, С Blome, 1980, 1982, 1992, 1993; Е. Pessango, Р. Whalen, 1982, 1986; W. Riedel, 1958, 1967; S. Takemura, 1986; S. Takemura, К. Nakaseko, 1982; А. Matsuoka, 1991; А. Yao, 1979; R. Goll, 1969, 1976, 1979, С Hollis, 1997.

Но современная система кайнозойских радиолярий по-прежнему остается геккелевской. Неоценимой заслугой Э.Геккеля следует признать глубокое понимание им различий структурной организации *Radiolaria*, их симметрии и лучевых скелетных образований. Э.Геккель описал более восьми тысяч видов, дав каждому виду название по наиболее характерным его чертам.

Однако система *Radiolaria* Э. Геккеля спустя столетие нуждается в значительном ее усовершенствовании благодаря колоссальным коллекциям радиолярий, полученным по

программе глубоководного бурения. Приблизить эту систему к естественной классификации возможно только коллективным трудом при соблюдении нескольких условий:

1. Ревизия коллекций *Radiolaria* на уровне популяций видов.
2. Ревизия имеющихся диагнозов родов и разработка новых на основании учета таких таксономических признаков: типов симметрии общей формы раковины; лучевых конструкций; числа камер (отделов), их размеров; принципа расположения поровых отверстий и числа пор.
3. Объединение родов в семейства, семейств в отряды, а отрядов в классы на эволюционной основе с учетом размеров основных параметров раковин.
4. Из успешно развиваемой области знания — микробиологии следует взять пример организации хранения коллекций культур¹² для правильного хранения коллекций радиолярий. «Коллекция – это постоянный источник штаммов для сравнения и изучения биоразнообразия на планете» (Михайлов, 1995).
5. Не забывать правил кодекса профессиональной этики.

Жорж Кювье, создавший естественную классификацию животных, автор знаменитой теории типов, писал своему другу, физику К. Пфаффу, который с пренебрежением отозвался о французском химике Антуане Лавуазье: «Разве природа изменяется вместе с правительствами? Почему ты делишь химию на немецкую, французскую, английскую и прочее? Помни, любезный друг, что настоящий ученый ценит истину везде, где она проявляется» (Великие естествоиспытатели. «Человек и природа». М.: Знание, 1977. С. 14).

В. Вернадский в предисловии к лекциям по геохимии в Сорбонне в 1929 написал: «В наше время потрясений и ненависти традиция объединения научной мысли человечества должна поддерживаться всеми средствами».

Все приведенные условия, необходимые для усовершенствования систематики *Nassellaria*, продиктованы ее современным критическим состоянием. Критическое положение систематики кайнозойских радиолярий подтверждается десятками работ, в которых систематическая часть представлена только описанием радиолярий в ранге родов. Все еще существует практика нескольких названий одного и того же рода, например: *Cycladophora*, *Theocalyptra*, *Diplocyclas*, *Clathrocyclas* и др. Род — очень важная категория в систематике (Красилов, 1986).

В систематике многих *Radiolaria*, особенно у кайнозойских *Nassellaria*, до настоящего времени остаются запутанными или отсутствуют вовсе диагнозы таких важных таксономических категорий, как род, семейства. Примером может быть работа М.

¹² Международный союз микробиологических наук (IUMS) и Международный союз биологических наук (IUBS) образовали Всемирную федерацию коллекций культур.

Петрушевской (1981) «Радиолярии отряда *Nassellaria* Мирового океана», в которой диагнозы родов, семейств, по справедливой оценке Р.Х. Липман и С. Шульмана (1983), крайне неудовлетворительны и полностью отсутствует диагноз самого отряда *Nassellaria*. Причина создавшегося положения в системе *Nassellaria* заключается в недооценке всей сложности строения и функций клеточных органелл и скелета этой категории органического мира. Приведу только некоторые примеры.

Диагноз рода *Eucyrtidium* относится к наиболее запутанному. Поэтому в этот род включают много различных форм с разным числом камер сегментов. Первоначально восьмикамерный род *Eucyrtidium acuminatum* был выделен Х. Эренбергом в 1847 году. А позднее Х.Эренберг включил в этот род 47 различных форм с разным числом сегментов (Ehrenberg, 1875: Taf. IX, Fig. 1-11; Taf. X, Fig. 1-14; Taf.XI, Fig. 1-22). Как показали исследования, большинство из приведенных 47-ми форм относятся не только к разным видам, но и к разным родам.

Один из примеров неоправданно широкого диагноза рода *Eucyrtidium*, названный позднее *Stichocorys*, привел к большой неясности в стратиграфии неогена. Это касается зонального вида-индекса кайнозоя *Stichocorys delmontensis*, более раннее название которого было *Eucyrtidium delmontensis*. Вид *Eucyrtidium delmontensis* впервые был описан А.Кемпбеллом и Б.Кларком (Campbell, Clark, 1944) из вальмонтских диатомитов Калифорнии на границе формаций Mohnian и Delmontian. Вальмонтские диатомиты перекрывают глины Altamira и составляют самую верхнюю часть формации Mohnian. Образец А-3462, содержащий раковинки *Euc. delmontensis*, относится к зоне N 15 Blow по планктонным фораминиферам и к зоне *Bolivina hughesi* по бентосным фораминиферам. В названии вида авторы отразили название яруса Delmontian, возраст которого по разрезу New-Port Дж. Ингл и Дж. Баррон (Ingle, Barron, 1978) на основании нескольких групп фоссилий диатомей, планктонных и бентосных фораминифер и радиолярий определили поздним миоценом — ранним плиоценом.

В 1965 г. К.Накасеко с соавторами (Nakaseko et al., 1965) при изучении неогена и неогеновых радиолярий о-ва Хоккайдо на площади Хидака, в нижней части формации Abetsu, выделили зону *Eucyrtidium delmontensis*. Современные представления о возрасте нижней части этой формации – 6,4 млн. лет, что соответствует нижней части зоны *Denticulopsis kamtschatica*.

В 1973 г. при изучении радиолярий неогена западной части о-ва Хонсю К. Накасеко и К. Сугано (Nakaseko, Sugano, 1973) проследили зону *Stichocorys delmontensis* (они отнесли этот вид к другому роду – *Stichocorys*) в позднемиоценовых и раннеплиоценовых отложениях формации Kitamata и Tateyama на площади Саката (скв. К-48, К-31, К-42).

Парадоксально, но в 1974 г. зона с этим же индекс-видом *St.delmontensis* была выделена В.Риделем и А.Санфилиппо (Riedel, Sanfilippo, 1974) в нижнемиоценовых отложениях океана. В кратком примечании (так как описания вида не приведено) авторы отмечают, что вид *St. delmontensis* принимается авторами в широком спектре изменений первого – третьего отделов. В последующих работах многих исследователей вид *St. delmontensis* определялся с широчайшими допущениями его объема, как морфологического, так и стратиграфического.

Нельзя не отметить другой важный факт: многие виды радиолярий, названные как один вид *St. delmontensis*, отнесены к разным родам. Так, типовой вид *Eucyrtidium delmontensis* А.Кэмпбелл и Б.Кларк (Campbell, Clark, 1944) относили к роду *Eucyrtidium*, а не *Stichocorys*. Тип рода *Eucyrtidium*, впервые установленный К. Эренбергом в 1847 г., был принят по виду *Euc.acuminatum*. Этот вид характеризуется обтекаемой сигарообразной формой раковинки, состоящей из 8 отделов с ровной тонкой стенкой. К сожалению, впоследствии многие исследователи, и сам К. Эренберг в том числе, начали относить к этому роду многие экземпляры радиолярий, резко отличающиеся основополагающими признаками от типового вида. К сожалению, даже Э.Геккель в этот род включил, наряду с *Euc.hexagonatum*, *Euc. chienkowskii* такие существенно отличающиеся виды, как *Euc.teuscheri*, *Euc.biitschlii*, *Euc.tricinctum*. Учитывая изложенное, полагаю, что следует особенное внимание уделять таким существенным признакам, как число основных сегментов (отделов) и форме каждого сегмента и раковинки в целом. Число сегментов (отделов), выделяющихся одинаковой структурой стенки, определяет основной каркас скелета, который закладывается на раннем этапе развития организма и сохраняется во взрослой его стадии. В процессе роста скелета появляются дополнительные сегменты, но они, как правило, имеют более тонкую стенку и хорошо отличаются от сегментов основного каркаса.

Следует отметить важное наблюдение, проведенное Э.Майром (Maug, 1968): «Каждая популяция и генетически и биометрически отличается от всех других популяций» (с.269). Биометрический анализ, выполненный (Точилина, 1989 а, б) на 100 экземплярах *St.delmontensis* и близких к нему видах из неогена Тихого океана, показал вероятностный аллометрический характер связи общей формы раковинки с их размерами.

Печальное продолжение путаницы диагнозов родов содержится и в более поздней работе А. Санфилиппо (Sanfilippo, 1990). Так, к одному роду *Lophocyrtis* отнесено несколько принципиально различных таксономических групп, тогда как каждая группа представляет вполне самостоятельный род. И биометрический анализ это может подтвердить.

Неправильно обобщенные объемы родов не могут принести успеха систематике радиолярий. Так же не могут принести успеха попытки работы с так называемыми «крупными таксонами», предпринятые С.Кругликовой в течение последних 20 лет (Kruglikova, 1993).

Но это не означает, что в системе радиолярий нет серьезных работ. Такие исследования есть. Например, в сильной швейцарской школе вышла из печати целая серия замечательных работ (Baumgartner, 1980, 1984, 1995; Baumgartner, Guex, Dumitrica, 1995; Bartolini, Baumgartner, Mattioli, 1995; Guex, 1991; Gorican, 1994; Jud, 1994; Carter, 1993; O'Dogerty¹³, 1994; Dumitrica, Immenhauser, Dumitrica-Jud, 1997; Middle Jurassic, 1995; Escher, Masson. Steck, 1988 и др.).

Следует отметить, что в швейцарской школе ведутся исследования широкого палеонтолого-стратиграфического диапазона, судя по работам по истории океана (Thierstein, Berger, 1978; Perch-Nielsen, 1972; Lazarus, Spencer-Cervato, Pianko-Biolzi, Becman, Holbrecht, von Salis, Thierstein, 1995; Mohr, 1990; Baud, 1987, и др.).

Конкретный анализ работ по *Nassellaria*, как представителям эукариот, показал, что эта область исследований нуждается в междисциплинарном взаимодействии и информации из других областей знания.

Стараясь подойти к проблеме систематики *Nassellaria* по возможности объективно, я обратилась к литературе по микробиологическим исследованиям прокариот, некоторые сведения о которых приведены ниже.

Некоторые сведения о Prokaryota

В 1965 г. Е. Цукеркандл и А. Поллинг (Zuckerkindl, Pauling, 1965) в статье «Молекулы как документы истории эволюции» сформулировали кредо нового направления в науке – изучения информационных молекул: ДНК, РНК, белков с позиций теории эволюции. Они показали, что «сравнительное изучение последовательности мономеров молекул позволяет устанавливать филогенетические отношения между организмами». Эта идея оказалась исключительно плодотворной.

Основополагающее значение имело выявление последовательностей нуклеотидов рибосомальных РНК. Рибосомы очень древнего происхождения, их РНК были и остаются широко распространенными у всех *Prokaryota* и *Eukaryota*, а их функции эквивалентны у всех таксонов. Примером может служить молекула 16S_RРНК, в которой имеются области как экстремально консервативные, так и переменные. Анализ этих областей дает возможность устанавливать как близкие, так и далекие родственные отношения (связи). Секвенс этих молекул позволяет выразить степень родства в количественных характеристиках.

Эти идеи были высказаны и в блестящей форме экспериментально подтверждены Карлом Воузом, его школой и последователями (Woese, Fox, 1977a,b; Woese et al., 1984; Woese,

¹³ Однако и в очень добросовестных исследованиях Луиса О`Догерти меловых населярий ярко проступила проблема их классификации: приведённые ряды многосегментных населярий выходят за пределы ранга отряда.

1987, 1994; Fox et al., 1980). Это привело к открытию нового царства живого клеточного мира *Archaea* и к перестройкам в мегасистематике живого мира.

В то же время успешными результатами этих исследований было подтверждено большое значение традиционных фенотипических характеристик. Ярким примером ценности фенотипического признака для таксономии истинных бактерий являются особенности строения их клеточной стенки.

Таким образом, переход таксономических исследований на более высокий молекулярный уровень не отверг традиционных фенотических признаков для систематики.

Революция в естественной систематике, произошедшая после этих исследований, вызвала новый этап работ, в которых молекулярные биологи смогли сопоставить гены нескольких тысяч ныне живущих и нескольких вымерших видов. Одним из основных результатов такого анализа стала гипотеза молекулярных часов (Kimura, 1983). Выявленные различия в макромолекулах могут быть использованы для оценки времени дивергенции применительно ко всему разнообразию видов. Эволюционная биология была обогащена количественными характеристиками, что внесло значительно более достоверные представления.

Работы, посвященные «молекулярным часам», затронули не только *Prokaryota* (Balows et al., 1992). Все чаще методы молекулярной биологии применяют и в таксономии *Eukaryota*, что, несомненно, должно привести к открытиям общебиологического значения.

Подобно тому, как в настоящее время в микробиологии развивается идея полифазной таксономии (Colwell, 1970), то и в системе классификации *Radiolaria* наступило время синтеза эволюционных, экологических и палеонтологических данных с применением полимеразной цепной реакции.

Такая синтезная эволюционная систематика должна учитывать все фено-и генотипические, экологические и эволюционно-исторические признаки изучаемых категорий органического мира.

Tun Nassellaria (Ehrenberg, 1875) Phylum nov Tochilina

Диагноз. Большая категория органического мира, относящаяся к микропланктону и населяющая воды Мирового океана в течение последних четырехсот восьмидесяти миллионов лет. Пространственный план расположения клетки с аксоподиальной системой и скелета представлен одноосным гетерополярным экоморфологическим типом. *Nassellaria* характеризуется наличием одной, но высокоспециализированной клетки, приспособленной к образу жизни в сложных условиях Мирового океана. Геохимические параметры и динамика водных масс океана обусловили их огромное разнообразие, сохранив гетерополярный план

строения как морфофункциональную структуру. Основным отличием от *Spumellaria* служит наличие крупного ядра и рядом с ядром – плотной внутриядерной органеллы *nucleolus*, расположенной вблизи апекса – вершины под конуса, а также гетерополярно расположенный аксоподиальный комплекс с постоянным числом аксоподий, равным 48.

Цитоплазматическое тело разделено центральной капсулой на экзо- и эндоплазму. Такая дифференциация цитоплазмы определяет высокую степень специализации *Nassellaria* (Anderson, 1983). В центральной капсуле содержатся: большое ядро с плотной внутриядерной органеллой [*nucleolus*], митохондрии, табулярные кристы, ризосомы, тела Гольджи, вакуоли с жировыми включениями и гетерополярный аксоподиальный комплекс (аксопласт с аксонемами). Внешнекапсулярная цитоплазма окружена вакуолизированным слоем, содержащим липиды.

А к с о п о д и а л ь н ы й к о м п л е к с представлен аксопластом, расположенным в проксимальной части раковин. В аксопласте постепенно формируются аксонемы, состоящие из белковых молекул-протофибрилл. Число аксоподий у *Nassellaria* постоянно и равно 48 (Cachon, Cachon, 1974, 1976 a,b). В поперечном разрезе аксонемы представляют трехлучевую конструкцию, которая к концу аксонемы превращается в сложную шестигональную систему. Пространственное положение аксопласта характеризуется специфической особенностью близости к ядру и к среднему лучу (Cr = MB) внутренней скелетной конструкции.

Морфология ядер *Nassellaria* самым тесным образом связана с устройством аксоподиального комплекса: ядра имеют трех- и четырехлопастную форму и близко прилегают к лучевой конструкции внутреннего скелета, облекая ее.

Скелет *Nassellaria* формируется в эндоплазме и состоит преимущественно из опала – $SiO_2 \cdot nH_2O$ (90%), некоторого количества полиморфных модификаций кремния, а также элементов *Al*, *Mg*, *Ca*, *K*, *Na*. Все *Nassellaria* имеют «внутреннюю» приядерную лучевую конструкцию. Полиморфные соединения кремния *Si*, α -кварца, тридимит обладают скрытокристаллической структурой в форме тетраэдров: именно тетраэдрами обусловлено наличие четырехлучевых конструкций макроуровня. Лучевые конструкции имеются двух основных типов: одинарные и двойные с апофизами.

В общем гетерополярном плане строения скелеты характеризуются огромным морфологическим разнообразием и состоят из отделов (сегментов) — от 1 до 12-30. В этом отчетливо выраженном разнообразии обсуждаемой категории имеется один экоморфофункциональный объединяющий признак — это одноосный гетерополярный план пространственного расположения клеточных органелл и скелета. Все изложенное позволяет выделить рассматриваемую категорию *Nassellaria* в самостоятельный тип организации с

двумя классами – *Trisemmetris* и *Axisymmetris*, которые ранее (Точилина, 1989а,б) выделялись в ранге подотрядов. Однако углубленное изучение скелетов фанерозойских населлярий заставило повысить таксономический ранг и предложить гипотезу о выделении 2-х классов. Характеристика классов должна начинаться с характеристик популяций видов, затем родов, семейств, отрядов. Диагнозы этих таксономических категорий чрезвычайно важны.

Примечание. Полагаю, что один специалист-палеонтолог может тщательно изучить только несколько родов и семейств, поэтому ниже приводятся только те роды, которые автор изучила сама. Диагнозы классов, отрядов и семейств представляют непрерывный процесс исследований и впоследствии могут быть уточнены.

Класс *Trisymmetris*, Class nov.

Диагноз. Наиболее существенным признаком этой категории является хорошо развитая система игл, образующая одинарную или двойную 4-х лучевую конструкцию.

Скелеты состоят от одного до трех отделов. Четырехлучевая конструкция может образовывать целую раковину; продолжаться в форме наружных игл. Три базальные иглы располагаются по отношению к апикальной игле под равными углами и этим напоминают тригональный тип симметрии. Иглы имеют различную форму и осложнены апофизами.

Двойная четырехлучевая конструкция может образовывать форму с четырьмя базальными иглами и двумя апикальными, как у *Hilarisirex quadrangularis* Takemura & Nakaseko, или находиться внутри раковины, как у *Poulpusphasmatodes* De Wever. Распространение. Кембрий – ныне.

Отряд *Plectaniida* (Haeckel, 1887), status nov.

Диагноз. Скелеты представляют систему игольных конструкций с апофизами. Но основными являются одинарная и двойная четырехлучевая конструкции, которые представляют архетип *Radiolaria*. Распространение отряда с позднекембрийского периода по настоящее время.

Семейство	<i>Plectanidae</i> Haeckel, emend Campbell, 1954 D. 104
Род	<i>Plectanida</i> Haeckel, 1881
Семейство	<i>Palaeosценидиidae</i> Riedel, 1967
Род	<i>Palaeosценидий</i> Deflandre, 1953
	<i>Palaeopyramidium</i> Goodbody, 1986
Семейство	<i>Plagiocanthidae</i> Hertwig, 1879
Род	<i>Plagiocantha</i> Claparede, 1856

Plagoniscus Haeckel, 1887

Euscenium Haeckel, 1887

Tetraplagia Haeckel, 1887

Enneaphormis Haeckel, 1881

Tetraplecta Haeckel, 1881

Отряд *Spyridida* Ehrenberg, 1847 status nov.

Диагноз. Раковины характеризуется наличием сагиттального кольца, которое разделяет скелет на две симметричные части. Сагиттальное кольцо представляет собой часть четырехлучевой конструкции: одна из игл или ее апофиза преобразованы в кольцевую или полукольцевую структуру.

Система лучевых конструкций может образовывать целые раковины; проходить в стенках, выходя апикальными или базальными иглами.

Степень развития лучей связана также с образованием «галея».

Распространение. Кайнозойский период.

Семейство *Tripospyrididae* Haeckel, 1881

Типовой род *Tripospyris* Haeckel, 1881

Типовой вид *Tripospyris capitata* Haeckel, 1887, pi. 84, f. 1

Род *Gorgospyris* Haeckel, 1881

Ceratospyris Ehrenberg, 1847 emend Nigrini, 1967

Petalospyris Ehrenberg, 1847

Dorcadospyris Haeckel, 1881

Семейство *Tholospyrididae* Haeckel, 1887

Род *Tholospyris* Haeckel, 1881

Lamprospyris Haeckel, 1881

Семейство *Acanthodesmidae* Haeckel,

1862

Род *Acanthodesmia* Miiller, 1858

Zygothephanus Haeckel, 1887

Tristephanium Haeckel, 1887

Eucoronis Haeckel, 1881

Примечание. Архетипом *Spyridida* является триасовый *Eptingium*, описанный П. Думитрикой (Dumitrica, 1978). Поэтому сем. *Eptingiidae* с большой вероятностью может быть в составе отряда *Spyridida*.

Отряд *Lychnocaniida* Haeckel, 1881 status nov.

Диагноз. Минеральный скелет имеет характерную 4-лучевую форму, образованную одной апикальной и тремя базальными иглами, соединенными двумя-тремя отделами. Именно четырехлучевая, хорошо развитая, конструкция создает форму тригональной симметрии, хотя единой конструкции часто нет: имеются апикальная игла и, отделенные тораксом, – базальные иглы. Однако встречаются формы, имеющие от четырех до шести базальных игл. Это может быть связано с усиленным развитием только двух игл в двойных четырехлучевых конструкциях: например *Hilarisirex*; тогда как наибольшее развитие трех лучей в двойных конструкциях дает пример *Anthocyrtis (?) mespilus Ehrenberg*, хорошо видный на фотодокументальном материале Акико Нисимура (Nishimura, 1990, pi. 6, f. 12-13, p. 345).

Форма и структура цефалиса у представителей этого отряда различная: от цефалоконуса, как у *Ultranapora*, до овального, пронизанного порами, как у *Lithomelissa butschlii*. Форма игл от трехгранной до округлой и спиральной.

Распространение. Триас – ныне.

- | | |
|-------------|---|
| Семейство | <i>Lychnocanidae</i> Haeckel, 1881 |
| Типовой род | <i>Lychnocanium</i> Haeckel, 1881, emend |
| Типовой вид | <i>Lychnocanium falciferum</i> Ehrenberg, 1854, taf. 36, f. 7 |
| Род | <i>Pterocanium</i> Ehrenberg, 1847 |
| | <i>Tripocyrtis</i> Haeckel, 1887 |
| | <i>Becoma</i> Riedel, Sanfflrppo, 1971 |
| Семейство | <i>Ultranaporidae</i> Pessagno, 1977 status nov. |
| Род | <i>Ultranapora</i> Pessagno, 1977b |
| | <i>Napora</i> Pessagno, 1977 |
| Семейство | <i>Poulpidae</i> De Wever, 1982 status nov. |
| Род | <i>Poulpus</i> De Wever, 1982 |
| | <i>Saitoum</i> Pessagno, 1977a |
| | <i>Jacus</i> De Wever, 1982 |
| Семейство | <i>Hilarisirexidae</i> Fam. nov. |
| Род | <i>Hilarisirex</i> Takemura, Nakaseko, 1982 |
| Семейство | <i>Sethoperidae</i> Haeckel, 1881 |
| Род | <i>Clathrocorus</i> Haeckel, 1881 |
| | <i>Callimitra</i> Haeckel, 1881 |

Класс *Axisymmetris* Class nov.

Диагноз. Скелеты характеризуются одноосной симметрией. Отличительной особенностью выделяемой категории является большое число равновеликих отделов, которые напоминают сегменты; число их от шести до тридцати. Общая форма раковин от округлой до сигарообразной и пирамидальной. Лучевые конструкции отличаются различной степенью развития: от хорошо до слабо развитых (до «тени прародителя» в стенке цефалиса).

Важной отличительной особенностью является большое разнообразие в строении стенок раковин: минеральные образования представлены в виде «звездчатых», «спонгиевых», «ребристых» и других структур; или симметричным переплетением, как у *Acropyramidae*.

Распространение. Палеозой – ныне.

Отряд *Eucyrtida* Ehrenberg, 1887, status nov.

Диагноз. Скелеты имеют пирамидально-цилиндрическую форму и состоят из 6-12 отделов, часто равная и небольшая высота которых позволяет их называть сегментами. Характерными особенностями являются: строение стенок раковины – их «ребристость» и слабое развитие лучевых конструкций: в основании маленького цефалиса в постцефалическом отделе имеется или 2-3 тонких иглы, или система тонких игл, как у *Amphipindax*. Поры расположены в местах «пережимов» у *Pseudodictyomitra*.

Распространение. Мезозой – ныне.

Семейство	<i>Eucyrtidae</i> Ehrenberg, 1847 p. 53
Типовой род	<i>Eucyrtidum</i> Ehrenberg, 1847a; 54
Типовой вид	<i>Eucyrtidum acuminatum</i> Ehrenberg, 1844; 1854. Tab. 22, fig. 27
Род	<i>Eucyrtis</i> Haeckel, 1881
Род	<i>Pseudoeucyrtis</i> Pessagno, 1977b
Семейство	<i>Amphipyndacidae</i> Riedel, 1967
Род	<i>Amphipyndax</i> Foreman, 1966
	<i>Stichomitra</i> Cayeux, 1897, p. 204
	<i>Stichomitra takanoensis</i> Aita, 1987, pi. 3, f. 10a
	<i>Archaeodictyomitridae</i> Pessagno, 1976
	<i>Archaeodictyomitra</i> Pessagno, 1976 emend
	<i>Archaeodictyomitra chalilovi</i> (Aliev), 1965, pi. 12, fig. 10
	<i>Dictyomitra</i> Zittel, 1876 emend Pessagno, 1976
	<i>Mita</i> Pessagno, 1977b, p. 44

Transsuum Takemura, 1986 p. 51

Acropyramidae Haeckel, 1881, emend Petrushevskaya, 1981

Bathropyramis Haeckel, 1881 p. 428

Sethopyramis Haeckel, 1881

Отряд Parvicingulida Pessagno, 1977 status nov.

Диагноз. Основной особенностью этой категории является удлинённо-пирамидально-овальная форма скелета, состоящая от 6-7 до 20 и более отделов (которые из-за маленькой высоты можно назвать сегментами) и расположение пор в шахматном порядке, в рядах. Лучевая конструкция цефалиса развита слабо: в ископаемом состоянии сохраняется только апикальная игла. Однако стенки раковин покрыты разнообразными тонкими лучевыми образованиями. Базальные отверстия суженные.

Распространение. Юра — мел.

Семейство	Parvicingulidae Pessagno, 1977a
Типовой род	Parvicingula Pessagno, 1977a; p. 84
Типовой вид	Parvicingula spinata Vinassa, 1890; p. 237, pi. 2, fig. 40
Род	Xitus Pessagno, 1977b
Семейство	Pseudodictiomitridae Pessagno, 1977b, p. 50
Типовой род	Pseudodictiomitra Pessagno, 1977, emend.
Типовой вид	Pseudodictiomitra carpatica Lozyniak, 1969; pi. 2, fig. 11
Семейство	Mirifususoidae Baumgartner, 1980
Род	Mirifusus Baumgartner, 1980

Отряд Sethocapsida Haeckel, 1862 status nov.

Диагноз. Минеральный скелет состоит из двух-шести отделов и имеет округло-пирамидальную и эллипсоидальную форму. Стенки скелетов характеризуются разнообразием строения: минеральные агрегаты образуют шестигональное обрамление пор, ребристые выступы продольные или спиральные. Лучевые конструкции малоразвиты и представлены тонкими иглочками в основании цефалиса.

Распространение. Мезозой — ныне.

Семейство	Sethocapsidae Haeckel, 1881 p. 433
Типовой род	Sethocapsa Haeckel, 1881
Типовой вид	Sethocapsa piriformis Haeckel, 1887; pi. 57, fig. 2
Род	Lithopera Ehrenberg, 1847a; p. 54
Семейство	Tricolocapsidae Haeckel, 1881

Род	<i>Tricolocapsa</i> Haeckel, 1881
Семейство	Williriedellidae Dumitrica, 1970
Род	<i>Williriedellum</i> Dumitrica, 1970
Семейство	Cyrtocapsidae Haeckel, 1881 status nov.
Типовой род	<i>Cyrtocapsa</i> Haeckel, 1881
Типовой вид	<i>Cyrtocapsa tetrapera</i> Haeckel, 1887; pi. 78, fig. 5
Род	<i>Stichocorys</i> Haeckel, 1881 sensu Riedel, Sanfilippo, 1970, emend.
	<i>Stichocapsa</i> Haeckel, 1881, p. 439
	<i>Parvifavus</i> Takemura, 1986, pi. 10.
Семейство	Calocyclidae Ehrenberg, 1847b status nov.
Типовой род	<i>Calocyclas</i> Ehrenberg, 1847b, p. 54
Типовой вид	<i>Calocyclas turris</i> Ehrenberg, 1873; 1875, taf. 18, f. 7
Семейство	Stylocapsidae Principi, 1909 status nov.
Типовой род	<i>Stylocapsa</i> Principi, 1909
Типовой вид	<i>Stylocapsa exagonata</i> Principi, 1909, p. 20
Род	<i>Protunuma</i> Ichikawa, Yao, 1976, p. 144
	<i>Unuma</i> Ichikawa, Yao, 1976, p. III
Семейство	Lithocampidae Ehrenberg, 1838 status nov.
Типовой род	<i>Lithocampe</i> Ehrenberg, 1838, p. 128
Типовой вид	<i>Lithocampe radricula</i> Ehrenberg, 1838; 1854; tab. 22, fig. 23a
Надсемейство	Eucyrtidiellidea Takemura, 1986 status nov.
Семейство	Eucyrtidiellidea Takemura, 1986
Типовой род	<i>Eucyrtidiellum</i> Baumgartner, 1984
Типовой вид	<i>Eucyrtidiellum unumaensis</i> Yao,

1979

Род Theocorys Haeckel, 1881
Семейство Lamprocyclidae Tochilina, 1996
Род Lamprocyclas Haeckel, 1881

Theocorytium Haeckel, 1887

Podocyrtis Ehrenberg, 1847b, p. 54

Отряд Palinadromeda Pessagno, Blome, Hull, 1993 status nov.

Диагноз. Скелет, состоящий из трех-пяти отделов, которые имеют форму сильно уплощенной пирамиды, близкой к плоскому кругу, – в юре и пирамидальную форму – в кайнозое. Лучевая конструкция хорошо развита, связана апофизами с цефалисом и постцефалическими отделами. Это имеет большое значение для таксономии этой категории.

Распространение. Юра – ныне.

Семейство Palinandromedae Pessagno, Blome, Hull, 1993

Типовой род Palinandromeda Pessagno, Blome, Hull, 1993

Типовой вид Palinandromeda crassq (Baumgartner), 1980, pi. 4, f. 9

Семейство Cycladophoridae Ehrenberg, 1854

Типовой род Cycladophora Ehrenberg, 1854

Типовой вид Cycladophora davisiana Ehrenberg, 1873, tab. II, fig. 10

Род Clathrocyclas Haeckel, 1881 Diplocyclas Haeckel, 1881

Семейство Neosciadiocapsidae Pessagno, 1969 status nov.

Род Neosciadiocapsa Pessagno, 1969, p. 392

Perseus Takemura, Nakaseko, 1983

Sethophormis Haeckel, 1881

Примечание. Радиолярии, относящиеся к родам *Albaiella* (Deflandre, 1952), *Pseudoalbaiella* (Ishiga et.al., 1982), *Follicucullus* (Ormiston, Babcock, 1979), представляют вероятные архетипы осесимметричных радиолярий. Систематическое их положение, вероятно, более естественно в самостоятельном отряде осесимметричных *Nassellaria*.

Заключение

Современная система органического мира имеет сложную структуру. Система Р. Уиттекера (Whittaker, 1965, 1969) состоит из четырех царств. Н. Воронцов (1965, 1973, 1987), являясь сторонником этой системы, в значительной степени развил и улучшил систему, предложив в качестве наивысшего таксона «империю». В «империи» выделяются две подимперии: доклеточных – *Noncellulata* и клеточных – *Cellulata*. Исследования Н.Воронцова, а позднее О. Кусакина и А. Дроздова (1994), можно назвать важным этапом в развитии системы органического мира.

Русские и зарубежные исследователи пошли по последовательному пути. Этот путь предопределен микробиологическими и палеонтологическими исследованиями на огромном коллекционном материале.

Создание мегасистематики органического мира является прорывом в новую область биологии. Это подтверждается и колоссальным разнообразием радиолярий Мирового океана, которые не могут быть уложены в прокрустово ложе такого ранга, как «класс». Реальное существование нескольких типов структурной организации радиолярий представляет очевидный факт. Нельзя далее не замечать резких различий в строении скелетов и аксоподиальных систем у сферических и гетерополярных радиолярий и по-прежнему относить их к одному классу.

Каждый исследователь видит будущее развитие своего научного направления. Классификацию радиолярий автор представляет в ранге высокой категории монофилетического «подцарства». Естественна необходимость выделения типа *Spumellaria*¹⁴, центральные многогранники которых состоят из системы кремневых игл. Объединение типов *Nassellaria*, *Spumellaria*, *Phaeodaria*¹⁵ и *Acantharia* в монофилетическое подцарство *Radiolaria* на основе содержания SiO_2 – подтвердит их естественное родство. В раковинках *Acantharia* содержится более 20% SiO_2 и около 80% $SrSO_4$; двадцать игл у *Acantharia* – есть не что иное, как четырехлучевые конструкции оксидов кремния в пятикратном их повторении.

Выделение подцарства *Radiolaria* может вызвать скептическое отношение из-за сложившихся представлений о кажущейся возможности очень широких объединений в один таксон (ранга рода, семейства, отряда и т.д.) существенно различных экземпляров. Однако *Radiolaria* представляют большую часть микромира Мирового океана и нуждаются в значительно более углубленном анализе, чем это проводится в настоящее время.

Мое представление о развитии систематики и классификации *Radiolaria* заключается в уверенности, что развитие идет по логическому пути, предопределенному колоссальным биоразнообразием, которое основано на полиморфизме одного из наиболее распространенных

¹⁴ Липман (1975), Козлова (1967 а, б), Dumutrica (1978b, 1984, 1995), Baumgartner (1980, 1984, 1995), Jud (1994), De Wever (1982), Steiger (1995) много полезного сделали для таксономии и систематики *Spumellaria*.

¹⁵ *Phaeodaria* может оказаться гетерогенной категорией.

элементов земной коры – кремния.

Первое появление кремниевых тетраэдрических форм было основным элементом зарождающегося скелета *Nassellaria*. И это может свидетельствовать о монофилетичности *Radiolaria*.

Позже, большую роль в синтезе первых аминокислот и оснований нуклеиновых кислот сыграли химические реакции с катализаторами гидроокисей щелочноземельных металлов и температурных воздействий земных вулканов. Химическая эволюция формировала многомолекулярные системы, которые привели к образованию жизни на Земле. Кремний – Si – наиболее распространенный элемент планеты Земля. «Преобладание кремния в земной области круговых процессов представляет факт большого теоретического значения в строении нашей Планеты... Геохимический цикл кремния имеет первенствующее значение в земной коре» (Вернадский, 1954, стр. 98).

Современные представления о развитии жизни предполагают, что первые органические соединения возникли в результате неорганических процессов (Рутген, 1973; Егами, 1982; Лима де Фариа, 1991). Можно ожидать прогресса в изучении молекулярных ископаемых, созданных неорганическими соединениями.

Представленную модель классификации нельзя рассматривать как всеобъемлющее исследование. Эта модель представляет собой гипотезу, и как каждая гипотеза, она нуждается в проверке. Подтверждающей аргументацией может служить эволюционное развитие радиолярий в фанерозое (Tochilina, 1996). Следует предполагать, что эволюционное развитие шло по пути дивергенции размножения генотипа (транскрипция и репликация). Выявление связей между дивергенцией и функциональной деятельностью соответствует природе адаптационных типов, каким и предложен новый тип *Nassellaria*.



Благодарности

Автор признательна профессору Патрику Де Веверу за его приглашение работать в Университете Пьера и Марии Кюри в 1995 году. Автор благодарна за дискуссию и апробацию первой части этой работы с профессором Патриком Де Вевером (Университет Пьера и Марии Кюри) и доктором Жаном Пьером Коле (Национальный Музей истории природы, Париж).

За первую и вторую части работы я глубоко признательна академику О.Г. Кусакину и профессору В.В. Михайлову за их внимание и конкретные замечания, улучшившие работу.

Разработка прикладных математических программ сделаны доктором физико-математических наук С. Косенковой и В. Поповым.

Английский перевод был осуществлен И. Юговым, английская редакция сделана доктором биологических наук В. Старосткой (США).

Всем автор выражает глубокую признательность.

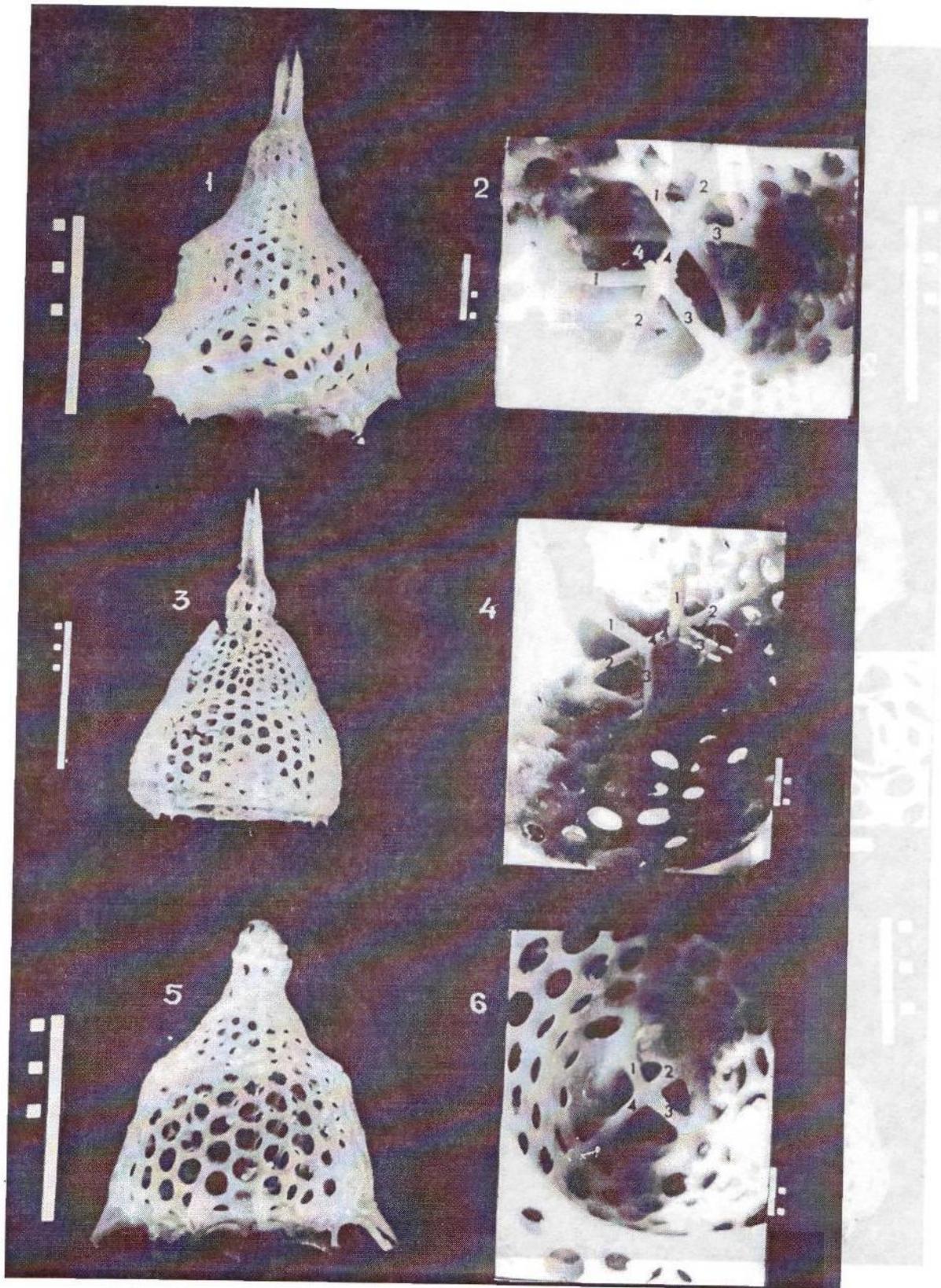
Часть III

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ТАБЛИЦЫ

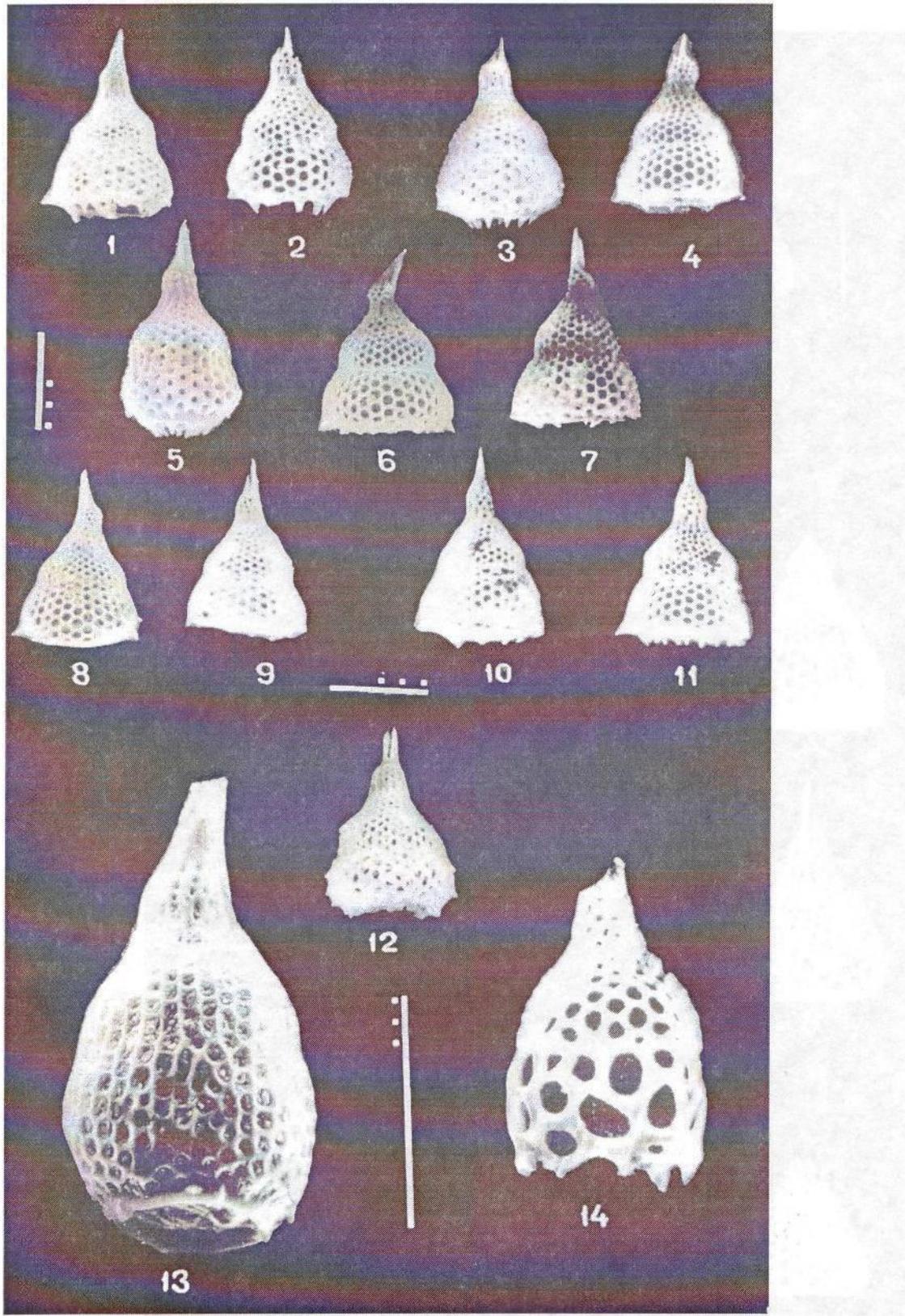
I-IX



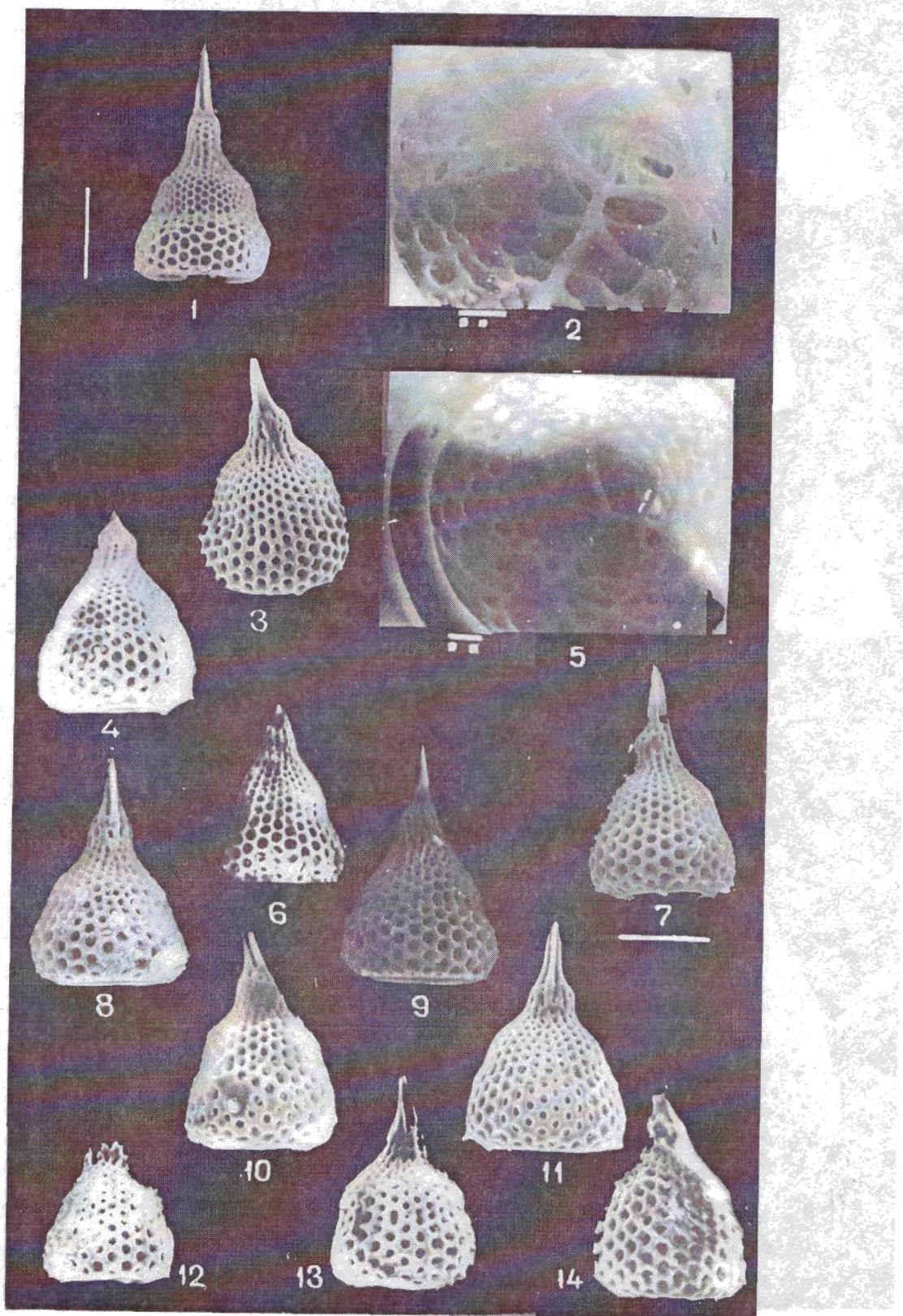
Фиг. 1 — двойная 4-х лучевая конструкция *Lamprocyclus lamprocyclus* (Haeckel)
 2 — *Lamprocyclus ventricosa* Nigrini. Site 7239-22, zone A. ypsilon
 3 — *Lamprocyclus lamprocyclus* (Haeckel). Site 7239-22, zone A. ypsilon
 4 — *Lamprocyclus(?) vestalis* (Haeckel). Leg 56, Hole 436-20-1, zone St. peregrina
 5 — *Theocorythim vetulum* Nigrini. Site 7239-30, zone A. angulare
 6 — *Lamprocyclus deflorata* Haeckel. Site 7239-22, zone A. ypsilon



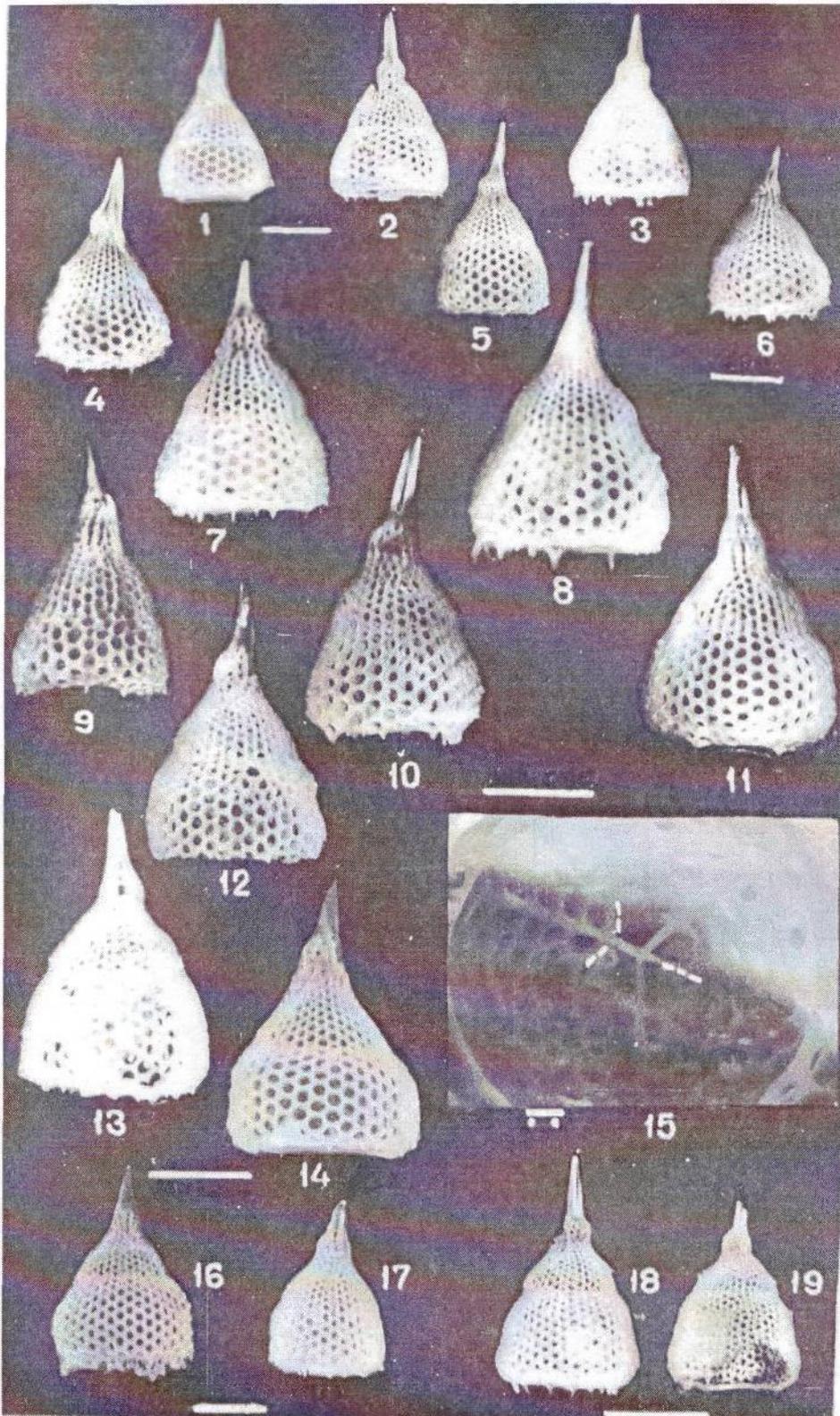
Фиг. 1, 2 — *Lamprocyclus maritalis* Haeckel. Site 7239-22, zone A. epsilon
 3, 4 — *Lamprocyclus ventricosa* Nigrini. Site 7239-22, zone A. epsilon
 5, 6 — *Anthocyrtidium jenghisi* Streeter. Leg 54, Hole 421-4-1, zone A. epsilon



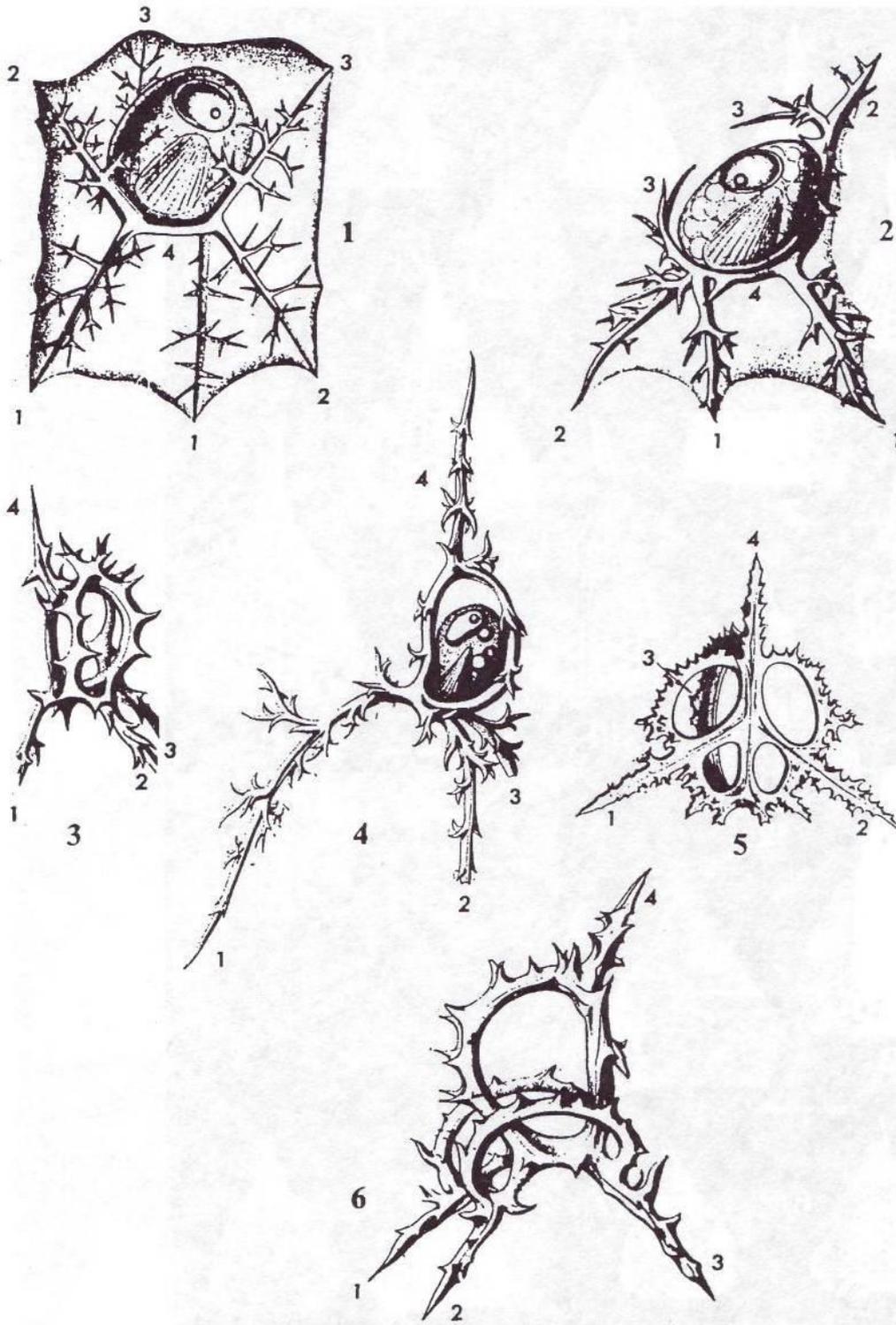
Фиг. 1-4, 6-12 — *Lamprocyclus maritalis* Haeckel assemblage. Site 7239-15
 5 — *Lamprocyclus nuptialis* Haeckel. Site 7239-15
 13 — *Lamprocyclus parthenia* (Haeckel). Leg 21, Hole 205-5-2, zone Om. antepenultimus
 14 — *Lamprocyrtis heteroporos* (Hays). Leg 18, Hole 173-7-1, zone E. matuyamae



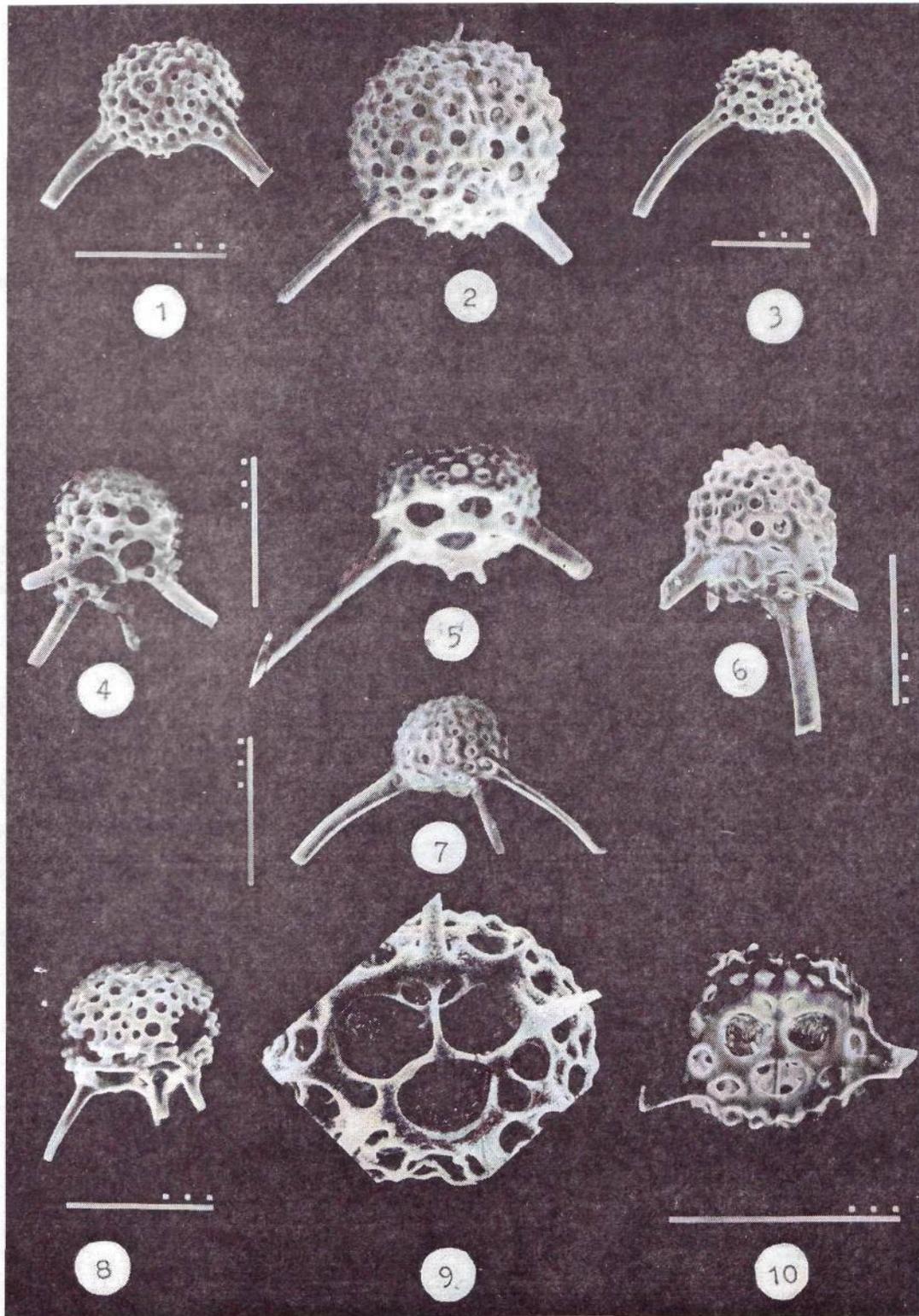
Фиг. 1, 2 — *Lamprocyclus regina* (Haeckel). Site 7239-14, zone A. ypsilon
 3, 5 — *Lamprocyclus deflorata* Haeckel. Site 7239-22, zone A. ypsilon
 4, 6-11 — *Lamprocyclus deflorata* Haeckel form A. Site 7239-22, zone A. ypsilon
 12-14 — *Lamprocyclus deflorata* Haeckel form B. Site 7239-22, zone A. ypsilon



Фиг. 1, 3 — *Lamprocyclus maritimalis* Haeckel. Site 7239-2, zone A. ypsilon
 4 — *Lamprocyclus lamprocyclus* (Haeckel). Site 7239-9, zone A. ypsilon
 2, 6-8, 10, 11 — *Lamprocyclus maritimalis venricosa* Nigrini. Site 7239-11, zone A. ypsilon
 5, 9, 12, 17 — *Lamprocyclus* ex. gr. *L. jenghisi* (Streeter). Site 7239-15
 14, 15 — *Lamprocyclus jenghisi* (Streeter). Site 7239-15, zone A. ypsilon
 13, 16 — *Lamprocyclus hadros* Caulet, Nigrini. Site 7239-30, zone A. angulare
 18, 19 — *Theocorytiun vetulum* Nigrini. Site 7239-30, zone A. angulare

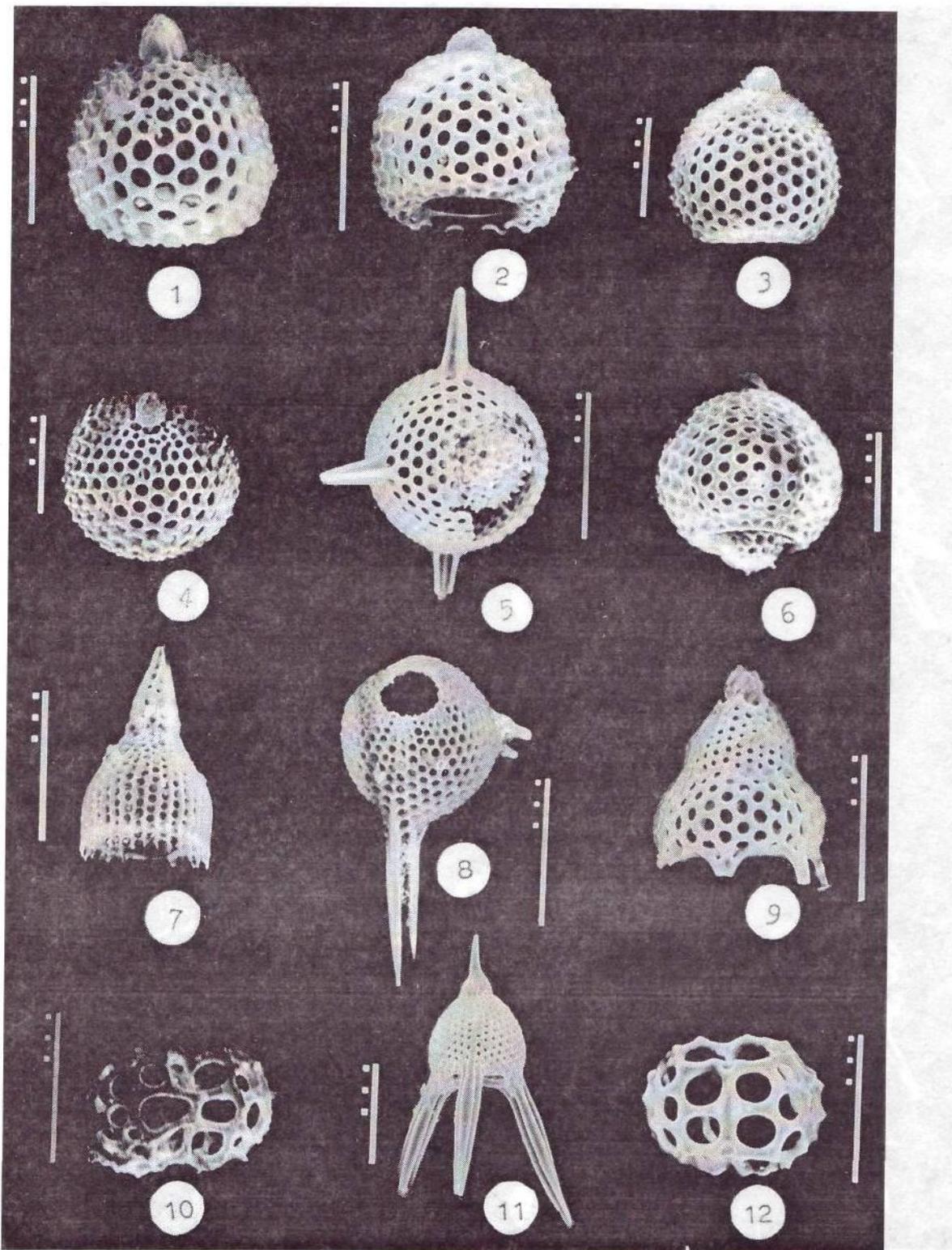


Фиг. 1 — *Plagonium sphaerouzoum* (Haeckel, 1887: pl. 91, g. 6)
 2 — *PlagoniOcarpa procortina* (Haeckel, 1887: pl. 91, g. 5)
 3 — *Podocoronis cortiniscus* (Haeckel, 1887: pl. 97, g. 2)
 4 — *Cortina typus* (Haeckel, 1887: pl. 97, g. 1)
 5 — *Cortiniscus typicus* (Haeckel, 1887: pl. 92, g. 12)
 6 — *Cortiniscus tripodiscus* (Haeckel, 1887: pl. 92, g. 11)



Олигоценовые радиолярии Филиппинского моря (DSDP-59).

- Фиг. 1 — *Tristylospyris* sp. скважина 448, керн 17, секция СС
 2 — *Tristylospyris conifera* (Naeckel). Скважина 448, керн 3, секция 1
 3 — *Tristylospyris irregularis* (Naeckel). Скв. 448, керн 8, секция 1
 4 — *Tristylospyris triceros* (Ehrenberg). Скв. 448, керн 31, секция СС
 5 — *Tristylospyris triceros* (Ehrenberg). Скв. 448, керн 15, секция СС
 6 — *Dorcadospyris(?) atechus* (Ehrenberg). Скв. 448, керн 31, секция СС
 7 — *Tristylospyris triceros* (Ehrenberg). Скв. 448, керн 8, секция 1
 8 — *Petalospyris pentas* (Ehrenberg)
 9,10 — *Tristylospyris triceros* (Ehrenberg) — четырехлучевая конструкция.



Олигоценовые радиоларии Филиппинского моря. DSDP-59-Скважина 448, керн 17, секция СС

Фиг. 1 — *Calocycloma ampula* (Ehrenberg)

2-4, 6 — *Calocycloma* sp. F. B.

5 — *Staurolonche pertusa* (Haeckel)

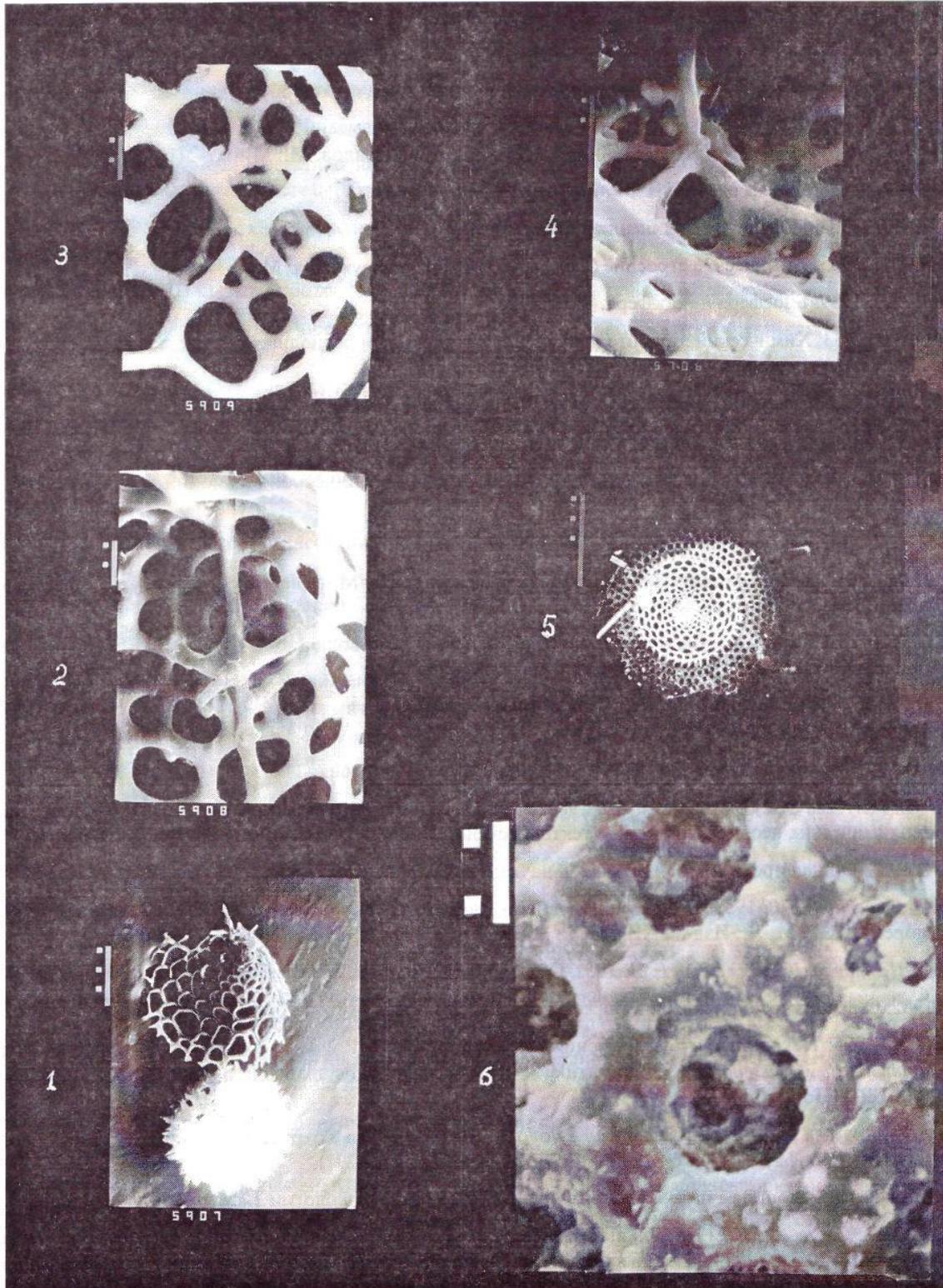
7 — *Sethocyrtis oxycephalus* Haeckel

8, 11 — *Lychnocanium sigmopodium* Haeckel

9 — *Podocyrtis gracilis* (Riedel)

10 — *Dictiospyris* (?) *cervina* Haeckel

11 — *Cerathospyris clathrata* (Ehrenberg)



Фиг. 1 — *Sethoconus carneolus* Haeckel
 2-3 — Одинарная четырехлучевая конструкция цефалиса с апофизой у *Seth. carneolus* Нск.
 4 — Одинарная четырехлучевая конструкция *Cor. elisabetha* Нск.
 5 — *Corocalyptra elisabetha* Haeckel
 6 — Шестиугольное обрамление поры *Halimma* sp., на котором размещены бугорки оксида кремния.

Литература

- Белов Н.В.* 1961: Кристаллохимия силикатов с крупными катионами. М.: Изд-во АН СССР.
- Белов Н.В.* 1965: Кристаллохимия в магматическом сотворении мира породообразующих. – Проблемы геохимии. М.: Наука: 309-311.
- Брегг У.Л., Кларингбулл Г.Ф.* 1967: Кристаллическая структура минералов. М.: Мир: 1-271.
- Вернадский В.И.* 1926: Биосфера. Л.: 1-148.
- Вернадский В.И.* 1954: Избранные сочинения в 5-ти томах. М.-Л., т.1: 1-696.
- Вернадский В.И.* 1965: Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: 1-374.
- Вернадский В.И.* 1989: Биосфера и ноосфера. М.: Наука:
- Виноградов А.П.* 1933: Химический элементарный состав организмов и периодическая система Д.Менделеева. – Природа, № 8-9:28-36.
- Виноградов А.П.* 1959: Возникновение биосферы. – Возникновение жизни на Земле. М.: 28-41.
- Виноградов А.П.* 1960: О генезисе биогеохимических провинций. – Труды биогеохим. лаб, т.11: 3-7.
- Виноградов А.П.* 1963: Биохимические провинции и их роль в органической эволюции. – Геохимия, № 3: 199-213.
- Виноградов А.П.* 1967: Введение в геохимию океана М.: Наука: 1-215.
- Воронцов П.П.* 1965: Происхождение жизни и многообразие ее форм. Материалы к новому курсу общей биологии. Новосибирск: вып.5: 1-55.
- Воронцов Н.Н.* 1973: Происхождение жизни и многообразие ее форм. Эволюционный процесс и его закономерности. – Общая биология. Пособие для учителей: 176-301.
- Воронцов Н.Н.* 1987: Системы органического мира и положение животных в них. – Зоол. журн., т.66(11): 1668-1684; т.66 (12): 1765-1774.
- Вудвелл Дж.* 1972: Круговорот энергии в биосфере. – Биосфера. М.: 41-60.
- Говоров И.П., Голубева Э.Д., Стрижкова А.А.* 1987: Базальтовый магматизм Тихого океана и проблема петро-геохимических неоднородностей тектоносферы. – Твердая кора океанов. М.: Наука: 45-54.
- Догель В.А.* 1951: Общая протистология. М.: Сов. наука: 1-603.
- Догель В.А., Решетняк В.В.* 1955: Подкласс Лучевики – *Radiolaria*. – Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР: 31-39.
- Догель В.А., Полянский Ю.Ж., Хейсин Е.М.* 1962: Общая протозоология. М.-Л.: Изд-

во АН СССР: 1-592.

Егами Ф. 1982: О возникновении жизни в морской среде. – Природа, № 8: 95-100.

Жамойда А.И. 1975: Некоторые итоги изучения радиолярий в СССР и замечания к построению системы *Spumellaria* и *Nassellaria*. – Систематика и стратиграфическое значение радиолярий. Л.: 5-13 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов.сер., т.226).

Жамойда А.И., Козлова Г.Э. 1971: Соотношение подотрядов и семейств в отряде *Spumellaria*. – Новое в систематике микрофауны. Л.: 76-82 (Тр. ВНИГРИ. Нов. сер., вып.291).

Жирмунский А.В. 1966: Вопросы цитозологии. – Руководство по цитозологии 2. М.-Л.: Наука: 623-637.

Жирмунский А.В., Сергеева Е.П. 1973: Влияние среды и происхождения видов на формирование генотических тепловых адаптации морских беспозвоночных и их клеток. – Материалы Первого эволюционного семинара: 61-67.

Иоффе А. 1985: О физике и физиках. Л.: Наука: 1-544.

Кеннет Дж.П. 1983: Морская геология. М.: Мир, т.1: 1-396; т.2: 1-383.

Ковальский В. 1960: Биогеохимические провинции и методы их изучения. – Труды биогеохим. лаб., т. 11: 8-32.

Ковальский В. 1974: Геохимическая экология. М.: 1-283.

Козлова Г.Э. 1967а: Типы строения радиолярий из сем. *Porodiscidae*. – Зоол. журн, т.46 (8): 1163-1173.

Козлова Г.Э. 1967б: О филогенетической связи подотрядов *Discoidea* и *Larcoidea* (*Radiolaria*, *Spumellaria*). – Зоол. журн., т.46 (9): 1311-1320.

Красилов В. А. 1973: Адаптивные типы как единицы естественной классификации. – Материалы эволюционного семинара. Владивосток: ДВНЦ АН СССР: 50-60.

Красилов В.А. 1986: Нерешенные проблемы эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР: 1-138.

Кусакин О.Г., Дроздов А.А. 1994: Филема органического мира. Часть 1. С.-Пб.: Наука: 1-282.

Кусакин О.Г. 1995а: Кризис в мегатаксономии и пути его преодоления. 1. От традиционных полифилетических систем евкариот к многоцарственным монофилетическим. – Биология моря, т. 21 (4): 236-250.

Кусакин О.Г. 1995б: Кризис в мегатаксономии и пути его преодоления. 2. Две классификации – две номенклатуры. – Там же: 251-262.

Лапо А.В 1987: Следы былых биосфер. М.: 1-206.

Липман Р.А. 1975: Главнейшие представления в разработке систематики радиолярий

и система отряда *Spumellaria* (*Sphaeroidea*, *Prunoidea*, *Discoidea*). – Труды ВСЕГЕИ. Нов. сер., т.226: 13-25.

Липман Р.А., Шульман С. С. 1983: М.Г.Петрушевская. Радиолярии отряда *Nassellaria* Мирового океана (Сер. Определители по фауне СССР, ЗИН АН СССР). Л.: Наука, 1981. – Бюл.МОИП. Отд-ние биол. Критика и библиография, т.88 (2): 129-131.

Лисицын А.П. 1984: Осадочное тело океана. – Геология дна океана по данным глубоководного бурения. М.: Наука: 12-62.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. 1988: Л.: Наука: 1-203.

Михайлов В.В. 1995: Морские гетеротрофные организмы – продуценты физиологически активных веществ. Автореф. докт. дисс. Владивосток: ДВО РАН: 1-44.

Мордухай-Болтовский Д.Д. 1936: Геометрия радиолярий. – Учен. зап. Ростов, ун-та, вып.8: 3-91.

Назаров Б.Б. 1973: Радиолярии из нижних горизонтов кембрия Батеневского кряжа. – Проблемы палеонтологии и биостратиграфии нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: 5-13 (Тр. ИГ и Г СО АН СССР, вып. 49).

Назаров Б.Б. 1988: Практическое руководство по микрофауне СССР. Т.2. Радиолярии палеозоя. Л.: Недра: 1-232.

Одум Е. 1975: Основы экологии. М.: Мир: 1-740.

Одум Е. 1983: Экология. М.: т.1: 1-328; т.2: 1-376.

Петрушевская М.Г. 1964: О гомологиях элементов внутреннего скелета некоторых радиолярий *Nassellaria*. – Зоол. журн., т.43 (8): 1121-1128.

Петрушевская М.Г. 1967: Радиолярии отрядов *Spumellaria* и *Nassellaria* Антарктической области (по материалам Советской Антарктической экспедиции). – Исследования фауны морей. Л., вып. 4 (12) (Результаты биол.исслед. Сов. Антаркт. экспедиции 1955-1958 г.г., вып. 3): 5-186.

Петрушевская М.Г. 1968а: Гомологические образования у радиолярий отряда *Nassellaria*. – ЗИН АН СССР. Отчетная научная сессия по итогам работ 1967 г. Л.: 10-11.

Петрушевская М.Г. 1968б: Гомологии в скелетах радиолярий *Nassellaria*. 1. Основные дуги в семействе *Cyrtoidea*. – Зоол. журн., т.47 (9): 1296-1310.

Петрушевская М.Г. 1971: Радиолярии Мирового океана (по материалам советских экспедиций). Л.: Наука: 1-420.

Петрушевская М.Г. 1981: Радиолярии отряда *Nassellaria* Мирового океана. Л.:

Наука: 1-406.

Полянский Ю.И., Хейсин Е.М. 1964: Спорные вопросы построения системы простейших. – Зоол. журн., т. 43 (11): 1601-1606; т. 43 (12): 1754-1766.

Полянский Ю.И., Райков И.Б. 1972: Роль полиплоидии в эволюции простейших. – Цитология, т. 12: 509-518.

Попова И.М. 1989: Новое в систематике некоторых *Theopiliinae*. – Палеонтолого-стратиграфические исследования фанерозоя Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР: 68-77.

Прилуцкий Р.Е. 1995а: О некоторых особенностях генезиса органического вещества в фанерозойских осадках коры. – XIV Симпозиум по геохимии изотопов, посвященный 100-летию со дня рождения академика А.П. Виноградова: тез. докл. М.: 185.

Прилуцкий Р.Е. 1995б: К вопросу о соотношении биогенной и хемогенной составляющих в органическом веществе осадков коры. – Там же: 186.

Пуцаровский Ю.М., Пейве А.А. 1987: Базальты океанов и проблема гетерогенности мантии. – Твердая кора океанов. М.: Наука: 5-19.

Райков И.Б. 1978: Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л.: 1-327.

Решетняк В.В. 1966: Глубоководные радиолярии *Phaeodaria* северо-западной части Тихого океана. М.-Л.: 1-206 (Фауна СССР. Нов. сер., т. 94).

Решетняк В.В. 1981: Акантарии (*Acantharia, Protozoa*) Мирового океана. Л.: Наука: 1-210 (Фауна СССР. Нов. сер., т. 123).

Риклефс Р. 1979: Основы общей экологии. М.: Мир: 1-424.

Ронов А.Б. 1980: Осадочная оболочка Земли. М.: 1-76.

Ронов А.Б. 1983: Эволюция осадкообразования в истории Земли. – Эволюция осадочного процесса в океанах и на континентах. М.: 49-74.

Руттен М. 1973: Происхождение жизни. М.: Мир: 1-411.

Серавин Л.Н. 1989: Существует ли в действительности такой таксон – подцарство *Protozoa*? – Науч. докл. высшей школы, № 7 (307): 4-13.

Сидоренко А.В. 1984: Новое в учении о биосфере. М.: 1-15.

Соколов Б. С. 1986: Биосфера: понятие, структура, эволюция. – В.И.Вернадский и современность. М.: 96-123.

Соколов В.Е. 1959: Эволюция атмосферы Земли. – Возникновение жизни на Земле. М.: 59-69.

Солбриг О. Т., Солбриг Д.И. 1982: Введение в популяционную биологию и эволюцию. М.: Мир: 1-488.

- Старобогатов Я.Н.* 1986. К вопросу о числе царств эукариотных организмов. – Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. Л.: 4-25 (Труды ЗИН АН СССР, т. 144).
- Старобогатов Я.Н.* 1989: Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований. – Труды ЗИН АН СССР, т. 206: 192-222.
- Стрелков А. А., Липман Р.Х., Хабаков А.В.* 1959: Подкласс *Radiolaria*. Радиоларии или лучевики. Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие. М: Изд-во АН СССР: 369-467.
- Тищенко П.Я.* 1984: Вклад диффузионных процессов в электрическое поле океана. – Докл. АН СССР, т. 279 (5): 1234-1238.
- Точилина СВ.* 1985: Биостратиграфия кайнозоя северо-западной части Тихого океана. М.: Наука: 1-133.
- Точилина СВ.* 1989а: К таксономии кайнозойских радиоларий. – Палеонтолого-стратиграфические исследования фанероя Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР: 53-58.
- Точилина СВ.* 1989б: К систематике *Nassellaria* (класс *Radiolaria*). – Там же: 58-63.
- Точилина СВ., Попов В.С.* 1986: Корреляционный анализ минерального состава и радиоларий на примере опорного разреза кайнозоя Западно-Тихоокеанской плиты. – Докл. АН СССР, т.29 (2): 429-433.
- Хесин Р.Б.* 1984: Непостоянство генома. М.: Наука: 1-472.
- Человек и природа. 1977: М.: Знание, № 3: 1-94.
- Шонф Е.* 1980: Палеоокеанология. М.: Мир: 1-311.
- Шульман С. С., Решетняк В.В.* 1980: Реально ли существование в системе простейших надкласса *Actinopoda*? -Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: 23-42 (Труды Зоол. ин-та, т. 94).
- Amon E.* 1987: Some phyletic trends in the evolution of Paleozoic Palaeosценидиidae. Abstracts INTERRAD-VIII. Paris: 10.
- Anderson O.R.* 1980: Radiolaria. – Biochemistry and physiology of Protozoa, v.3. N.-Y.: 1-42.
- Anderson O.R.* 1981: Radiolarian fine structure and silica deposition. – Silicon and siliceous structures in biological systems. Heidelberg: 347-379.
- Anderson O.R.* 1983: Radiolaria. N.- Y.: 1- 350.
- Baker C.* 1983: Evolution and hybridization in the radiolarian genera *Theocorythium* and *Lamprocyclas*. – Paleontology, v.9 (4): 341-354.

- Balows A., Trüper H.G., Dworkin M., Harder W., and Schleifer K.-H.* 1992: The prokaryotes; 2nd ed. Springer-Verlag, N.-Y.:
- Bartolini A., Baumgartner P., and Mattioli E.* 1995: Middle and late Jurassic radiolarian biostratigraphy of the Colle Bertone and Terminilietto sections (Umbria-Marche-Sabina Apennines, Central Italy). – Middle Jurassic to lower Cretaceous Radiolaria of Tethys: occurrences, systematics, biochronology (Eds. Baumgartner P., O'Dogherty L., Gorman Jb. et al.). Lausanne, v.23: 817-832.
- Baumgartner P.* 1980: Late Jurassic Hagiastidae and Patulibracchiidae (Radiolaria) from the Argolis Peninsula (Peloponnesus, Greece). – *Micropaleontology*, v.26 (3): 274-322.
- Baumgartner P. et al.* 1980: Second European Meeting of radiolarian paleontologists current research on Cenozoic and Mesozoic radiolarians. – *Ecolog.geol. Helv.*, v.74 (3), Bb1e: 1027-1061.
- Baumgartner P.* 1984: A middle Jurassic – early Cretaceous low-latitude radiolarian zonation based on Unitary association and age of Tethyan radiolarites. – *Ibit.*, v.77 (3): 729-836.
- Baumgartner P.* 1995: Towards a Mesozoic radiolarian data base - updates of the work 1984-1990. – Middle Jurassic to lower Cretaceous Radiolaria of Tethys: occurrences, systematics, biochronology (Eds. Baumgartner P., O'Dogherty L., Gorman Jb et al.). Lausanne, v.23: 689-700.
- Baumgartner P., Guex J., and Dumitrica P.* 1995: Concepts of the systematic and biostratigraphic work. – *Ibit.*: 11-15.
- Biitschli O.* 1889: Kurze Übersicht des Systems der Radiolaria. – *Bronn H.G. Klassen u. Ordnungend. Theirreichs. Bd 1. Protozoa. T.3.* Leipzig: 1946-2000.
- Cachon J., and Cachon-Enjumet M.* 1965: Etude cytologique et coryologique d'un Pheodari, bathypLlagique *Planktonetta atlantica* Borgert. - *Bull.Inst.oc,anogr.*, v.64 (1330): 1-23.
- Cachon J., and Cachon M.* 1970: Organization de l'axoplaste et de axopodes des Radiolaires Nassellaires: Transition entre des systems microtubulaire, microfibrillaire et microprismatique. – *Congress Inter, de Microscopie electronique, Grenobl*: 1-34.
- Cachon J., and Cachon M.* 1971a: Le systeme axopodial des Radiolaires. Nassellaria. – *Arch. f. Protistenkd.*, Bd 113:80-97.
- Cachon J., and Cachon M.* 1971b: Recherches sur le metabolisme de la silice chez les Radiolaires. – *Absorption et excretion. C.R.Acad. Sc, Paris*, v.272: 1652-1654.
- Cachon J., and Cachon M.* 1974: Les systemes axopodiaux. – *Annu.biol.*, 1.13, fasc.11,12:

523-560.

Cachon J., and Cachon M. 1976: Le systeme axopodial des Collodaires (Radiolaires Polycystines).I. Les Exo-axopodiata. – Arch.f.Protistenkd., Bd 118: 227-234.

Cachon J., and Cachon M. 1982a: Actinopodos in synopsis and classification of living organisms. N.-Y., v.1: 565-568.

Cachon J., and Cachon M. 1982b: Synopsis and classification of living organisms. N 4, v.1: 553-568.

Cachon-Enjument M. 1961: Contribution a l'etude des Radiolaires Phaeodaries. - Arch.zool.exp.gen., t.100: 151-238.

Cachon-Enjument M. 1964: L'evolution sporogenetique des Phaeodaries (Radiolaires). - C.r.Acad.sci.Paris, gr.12. t.259, № 16: 2677-2679.

Campbell A.S. 1954: Radiolaria. – Treatise on invertebrate paleontology (ed.R.C.Moore), pt.D, Protista, 3:11-163.

Campbell A., and Clark B.L. 1944: Miocene radiolarian faunas from the Southern California. – Geol.Amer.Spec.Pap., N51:1-76.

Carter E. 1993: Biochronology and paleontology of upper most Triassic (Phaetian) radiolarians, Queen Charlotte Islands British Columbia, Canada: 1-175.

Caulet J.P. 1985: Radiolarians from the southwest Pacific. – Initial Reports of DSDP, v. XC, Wash.: 835-861.

Cavalier-Smith Th. 1975: The origin of nuclei and eukaryotic cells. – Nature, N 256: 463-467.

Cavalier-Smith Th. 1978: The evolutionary origin and pylogeny of microtubules spindles and eukaryotic flagella. – Biosystems, v.1: 93-114.

Cavalier-Smith Th. 1981a: Eukaryote Kingdoms: seven or nine? – Biosystems, v. 14: 451-484.

Cavalier-Smith Th. 1981b: The evolutionary origin and phylogeny of eukariotic flagella. – Symp.Soc.Esp.Biol. Cambridge, v.35: 65-493.

Cavalier-Smith Th. 1986: The Kingdom Chromista: origin and systematics. – Progress in phycological research (Eds.F.E.Round, D.J.Chapman). Bristol: Biopress Ltd., v.4: 309-347.

Cavalier-Smith Th. 1993: Kingdom Protozoa and Its 18 Phyla. – Microbiological Reviews, v.57(4): 954-994.

Colwell R. 1970: Polyphasic taxonomy of the genus *Vibrio*: numerical taxonomy of *Vibrio cholerae*, *Vibrio parahaemolyticus* and related *Vibrio* species. – J.of Bacterid., v.104: 410-433.

- Colwell R., and Fuentes E.* 1975: Experimental studies of the niche. – *Arm.Rev.Ecol. Syst.*, v.6: 281-310.
- Corliss J.O.* 1963: Application of phylogenetic consideration to Protozian systematics. – *Progress in protozoology*, Prague: 47-56.
- Corliss J.O.* 1981: What are the taxonomic and evolutionary relationship of the Protozoa and Protista? – *Biosystems*, v. 14: 445-459.
- Corliss J.O.* 1984: The Kingdom Protista and 45 phylla. – *Biosystems*, v. 17: 87-126.
- Corliss J.O.* 1993: Should there be a separate code of nomenclature for the protists. – *Biosystems*, v.28(1-3): 1-4.
- Curie P.* 1885: Sur la formation des cristalux et aur les constantes capillaires de leur differentes faces. – *Bull.Soc.Mineral.*, v. 18. France: 1-145.
- Darwin Ch.* 1859: The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: 1-592.
- Deflandre G.* 1952: Albaillella gen. nov. Radiolaire fossile du carbonifere inferieur, type d'une lignee aberrante eiteinte. – *C.r.Acad.sci.Paris*, v.234(8): 942-944.
- Deflandre G.* 1953: Radiolaries Fossiles. – *Traite de zoologie, anatomie, systematique, biologic T.I*, fasc.2.Paris: 390-436.
- Deflandre G.* 1963: Pylentonema, nouveau genre de Radiolaire du viseen: Sphaerellaire ou Nassilolaire? – *C.r.Acad.sci.Paris*, gr.9, t.257: 3981-3984.
- Deflandre G.* 1973a: Sur quelques nouveaux types de radiolaires polycystines viseenne, d'attribution systematique ambigue, certaine evoquant a la fois des plectellaires et des spumellaires. – *C.r.Acad.sci.Paris*, gr.D, t.276: 289-293.
- Deflandre G.* 1973b: Observation et remarques sur les radiolaires sphaerellaires du Paleozoi'que, a propos d'une nouvelle espece viseenne du henre Foremaniella DefJ., parfait intermedate entre les periaxoplastidies et les pylentonemides. – *C.r.Acad.sci.Paris*, gr.D, t. 276: 1147-1151.
- Deflandre G.* 1973c: Sur quelques nouvelles especes d'Archicyrtium, radiolaires Pylentonemidae du vis,en de Cabrieres. – *C.r.Acad.sci.Paris*, gr.D, t.277:149-152.
- De Wever P.* 1982: Radiolaries du Trias et du Lias de la Tethys (Systematique, Stratigraphie). -*Soc.Geol.Nord.Villeneued'Ascq.*, v. 7: 1-559.
- Dumitrica P.* 1970: Cryptocephalis and Crypto thoracic Nassellaria in some Mesozoic deposits of Romania. – *Rev. Roum.Geol., Geophys., Geogr., Ser.Geol.*, v. 14: 45-124.
- Dumitrica P.* 1978a: Family Eptingiidae, n.fam., extinct Nassellaria (Radiolaria) with sagittal ring. – *Drri de seamr ale sedintelor*. Bucarest, v.64: 27-38.
- Dumitrica P.* 1978b: Triassic Palaeoscenidiidae and Entactiniidae from the Vicentian Alps

(Italy) and Eastern Carpatians (Romania). – *Ibit.*, v.6:39-59.

Dumitrica P. 1984: Systematics of Sphaerellarian radiolarians. - Morphology, ecology and evolution of radiolarians. – *Euro-rad IV. L.*: Nauka: 91-102.

Dumitrica P., Immenhauser A., and Dumitrica-JudR. 1997: Mesozoic radiolarian biostratigraphy from Masirah ophiolite, Sultanate of Oman. Part I: Middle Triassic, uppermost Jurassic and lower Cretaceous Spumellarians and multisegmented Nassellarians. – *Bull. of National Museum of Natural Science*, v.9: 1-106.

Escher A., Masson H., and Steele A. 1988: Coupes géologiques des Alpes occidentales suisses: 1-11.

Ehrenberg C.G. 1838: Über die Bildung der Kreidefelsen und des Kreidemergels durch unsichtbare Organismen.-*Abh.kgl.Preuss.Akad.Wiss. Berlin*: 59-147.

Ehrenberg C.G. 1847a: Über eine Halbiolithische, von Herrn R.Schomburg entdeckte, vorherrschend aus mikroskopischen Polycystinen gebildete, Gebirgsmasse von Barbados. *Berlin: Monatsber.Kgl.Preuss. Akad.Wiss.*: 382-385.

Ehrenberg C. G. 1847b: Über die mikroskopischen kieselschaligen Polycystinen als mächtige Gebirgsmasse von Barbados, und über das Verhältniss der aus mehr als 300 neuen Arten bestehenden, ganz eigentümlichen Formengruppe jener Felsmasse zu den jetzt lebenden Thieren and zur Kreidebildung. – *Ibit.*: 40-60.

Ehrenberg C.G. 1854: Mikrogeologie. Leipzig: 1-374.

Ehrenberg C.G. 1875: Fortsetzung der mikrogeologischen Studien als Gesamtübersicht der mikroskopischen Palaontologie gleichartig analysierter Gebirgsarten der Erde, mit spezieller Rücksicht auf den Polycystinen-Mergel von Barbados. – *Abh. kgl. Preus. Akad. Wiss. Berlin*: 1-223.

Foreman H. 1963: Upper Devonian Radiolaria from Huron member of the Ohio shale. – *Micropaleontology*, v.9 (3): 267-304.

Foreman H. 1966: Two Cretaceous radiolarian genera. – *Micropaleontology*, v.12 (3): 355-359.

Foreman H. 1968: Upper maestrichtian Radiolaria of California. – *Spec.pap.in paleontol.*, N 3, London: 1-82.

Fox G, Stackebrandt E., Hespell R., Gibson J., Maniloff J., Dyer T., Wolfe R., Balch W., Tanner R., Magrum L., Zablen L., Blakemore R., Gupta R., Bonen L., Lewis B., Stahl D., Luehrsen K., Chen K., and Woese C. 1980: The phylogeny of prokaryotes. – *Science*, v.209: 457-463.

Francois F. 1989: Deep sea biogenic silica: new structural and analytical data from infrared analysis geological implications. – *Terra Nova - 1, №3*: 267-273.

- Funakawa S.* 1994: lateral skeletal structure of Family Plagiacanthidae (Nassellaria) as a Means of Classification. – Abstr.Interrad VII, Osaka, Japan, 43.
- Goll R.* 1969: Classification and phylogeny of Cenozoic Trissocyclidae (Radiolaria) in the Pacific and Caribbean basins. – *PJ.-J.Paleontol.*, v.43 (2): 322-339.
- Goll R.* 1976: Morphological integradation between modern populations of Lophospyris and Phormospyris (Trissocyclidae, Radiolaria). – *Micropaleontology*, v.22 (4): 379-418.
- Goll R.* 1979: The Neogeaf evolution of Zygoircus, Neosemantis and Callimitra: their bearing an nassellarian classification. – *Micropaleontology*, v.25(4): 365-396.
- Goodbody Q.H.* 1986: Wenlock Palaeoscenidiidae and Entactiniidae (Radiolaria) from the cape Phillips Formation of the Canadian Arctic Archipelago. – *Micropaleontology*, v.32 (2): 129-157.
- Gorican S.* 1994: Jurassic and Cretaceous radiolarian biostratigraphy and sedimentary evolution of the Budva Zone (Dinarides, Montenegro). – *Memoires de Geologie (Lausanna)*, № 18: 1-120.
- Grell K.* 1953: Die Chromosomen von Aulacantha Scolymantha Haeckel. *Arch.f. Protistenkd.*, Bd 99, H. 1/2: 1-54.
- Grell K.*, and *Ruthmann A.* 1964: Über die Karyologie des Radiolares Aulacantha Scolymantha und die Feinstruktur seiner Chromosomen. – *Chromosoma*, Berlin, Bd 15: 185-211.
- Guex J.* 1991: Biochronological correlations. Springer-Verlag Berlin (Heindelber/N.-Y.): 1-250.
- Haeckel E.* 1860: Abbildungen und Diagnosen neuer Gattugen und Arten von lebenden Radiolarien des Mittelmeeres. – *Monatsber. kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*: 835-845.
- Haeckel E.* 1862: Die Radiolarien (Rhizopoda radiata). Berlin: 1-572.
- Haeckel E.* 1866: Generelle Morphologie der Organismen. Bd 2. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Kritische Grundzuge der mechanischen Wissenschaft von den entstehenden Formen der Organismen. Berlin, CLX: 1-462.
- Haeckel E.* 1881: Prodrumus Sistematis, Radiolarium. Entwurf eines Radiolarien System auf Grunt von Studien der Challenger-Radiolarien. – *Jen.Z.Naturwiss.*, Bd 15, H.3: 418-572.
- Haeckel E.* 1887: Report on the Radiolaria collected by the H.M.S. «Challenger» during the years 1873-1876. – *Rep.sci.results of the vojage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Zoology*, v.18, pt. 1, 2. Edinburg: 1-1803.
- Haecker V.* 1908: Tiefsee - Radiolarien. Allgemeiner Teil. Form und Formbildung bei den Radiolarien. *Wiss.Erg.Deutsch. Tiefsee – Exp. Dampfer «Voldivia» 1898-1899*, v.14 (1).

Jena, 1: 1-476.

Hays J. D. 1965: Radiolaria and late Tertiary and Quaternary history of Antarctic seas. – Antarctic res., ser. 5. Biology of Antarctic seas, v.2, New York: 125-184.

Hertwig R. 1879: Der Organismus der Radiolarien. Jena: 1-149.

Holdsworth B.K. 1969a: Naturian Radiolaria of the genus *Ceratoikiscum* from Staffordschire and Derbyschire. – Micropaleontology, v. 15 (2). England: 221-229.

Holdsworth B.K. 1969b: The relationship between the genus *Albaillella* Deflandre and *Ceratoikiscus* Radiolaria. – Micropaleontology, v.15 (2). England: 230-236.

Hollande A., Cachon J., and Cachon M. 1970: La signification de la membrane capsulaire des Radiolaires et ses rapports avec le plasmalemme et les membranes du reticulum endoplasmique. Affinites entre Radiolaires, Heliozoaires et Peridiniens. – Protistologica, t.6, fasc.3: 311-318.

Hollande A., and Enjument M. 1960: Cytologic, evolution et systematique des Sphaeroides (Radiolaries). – Arch.Mus.natl.hist.nat, ser.7, t.7: 1-134.

Hollande A., Cachon J., and Cachon-Enjument M. 1965: L'Infrastructure des axopodes chez les Radiolaries Sphaerellaires Periaxoplastides. – C.r.Acad.sci. Paris, gf.12, t.261: 1388-1391.

Hollis C. 1997: Cretaceous – Paleocene Radiolaria from Eastern Marlborough, New Zealand. – Lower Hutt, New Zealand: 152.

Holser W. T., and Kaplan I.R. 1966: Isotope geochemistry of sedimentary sulfates. – Chem., Geol., N 1: 93-135.

Ingle J.C., and Barron J.A. 1978: Neogene biostratigraphy and paleoenvironments the San Loagium Hills and New-Port Bay areas, California – Neogene biostratigraphy of Selected areas in the California coast Ranges Menlo Park. California: 3-29.

Jorgensen E. 1905: The Protist plankton and Diatoms in bottom samples. Radiolaria. – Bergen mus.skr., Bd 7: 114-151.

Jud R. 1994: Biochronology and systematics of Early Cretaceous Radiolaria of the Western Tethys. V.19: 1-147.

Kimura M. 1983: The neutral theory of molecular evolution. Cambridge University Press, Cambridge: 1-320.

Kling S.S. 1973: Radiolaria from the eastern North Pacific Deep-Sea Drilling Project, Leg18. – Initial Reports of DSDP, v.18. Wash.: 617-671.

Kozur H., and Mostler H. 1978: Beitr.,ge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil II: Oberfamilie Trematodiscacea Haeckel, 1862, emend und Beischreibung ihrer triassischen Vertreter. – Geol. Pal.,ont. Mitt. Innsbruck, v.8: 123-182.

Kozur H., and Mostler H. 1979: Beitr.,ge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil III: Die Oberfamilien Actinomacea Haeckel, 1882 emend, Artiscacea Haeckel, 1882, Multiarensellacea nov. der Spumellaria und triassische Nassellaria. – Geol.Pal.,ont.Mitt. Innsbruck, v.9: 1-132.

Kozur H., and Mostler H. 1981: Beitr.,ge zur Erforschung der mesozoischen Radiolarien. Teil IV: Thalassosphaeracea Haeckel, 1862, Hexastylacea Haeckel, 1882 emend. Petruibevskaia, 1979, Spongurace Haeckel, 1862 emend. und weitere triassische Lithocycliacea, Trematodiscacea, Actinomacea und Nassellaria. – Geol.Pal.,ontol.Mitt. Innsbruck, Sonderbd: 1-208.

Kruglikova S. 1993: Observations on the distribution of polycystine Radiolaria in marine sediments (mainly at high taxonomic levels). – Micropaleontology, special Publication, v.6(4): 17-21.

Lazarus D., Spencer-Cervato C, Pianka-Biolsi M., Becmann J., Hilbrecht H.von Salis K and Thierstein H. 1995: Revised chronology of Neogene DSDP Hole from the World Ocean. – ODP, technical note, v. 24. Switzerland.

Lima-de-Faria A. 1991: Evolution without selection. Form and function by autoevolution. Institute of molecular cytogenetics, University of Lund. Sweden: 1-422.

Margulis L. 1974: The classification and evolution of Prokaryotes and Eukaryotes. – Handbook of genetics, v.1 (4):1-41.

Margulis L., and Schwartz K 1982: Five kingdoms. An illustrated guide to the phyla of life on Earth. San Francisco: W.H. Freeman and Co, v.1: 1-338; v.2 (1988): 1-376.

Matsuoka A. 1991: Early Jurassic Radiolarians from the NaNJO Massif in the MinoTerrano, Central Japan. Part 1.-Trans. Pwc. Paleontol. Soc. Japan N.S., N 161: 720-738.

Mayr E. 1968: The emergence of evolutionary novelties. – Evolution after Darwin. S.Tax (ed.), v.1: 349-380.

Merinfeld E.G. 1980: Remarks of the use of the therms Radiolaria, Spirida and Cyrtida. – Eurorad. News. Newsletter for radiolarian workers: 40-45.

Middle Jurassic to lover Cretaceous Radiolaria of Thetis: occurences, systematics, biochronology. 1995: InterRad Jurassic- Cretaceous Working Group. Project leader P.O. Baumgartner. Memoires de Geologie (Lausanne), № 23: 1-1173.

Mohr B. 1990: Early Cretaceous palynomorphs from ODP Sites 692 and 693 the Ueddel Sea, Antarctica. – Proceedings of ODP. Results, v.1 13, Texas: Octan Drilling Program: 449-464.

Moore T.C. 1972: Mid-Tertiary evolution of the radiolarian genus Calocycletta. –

Micropaleontology, v.8 (2): 144-152.

Muller J. 1858: Ueber die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometrendes Mittelmeeres. – Abhand.kgl.Preuss. Acad.Wiss. Berlin, Jahrg.:1-62.

Nakaseko K., Iwamoto H., and Takahashi K. 1965: Radiolarian stratigraphy in the Oil and Gas bearing Tertiary and upper Cretaceous formations, Japan. – Contribution from the Government of Japan to Economic Commission for Asia and the Far East Third Petroleum Symposium Tokyo: 1-14.

Nakaseko K., and Sugano K. 1973. Neogene radiolarian zonation in Japan. – Sci. Rep.Osaka Univ.: 23-33.

Nelson D.F. 1986: Quasicrystals. – Sci.Am., v.255(2): 33-41.

Nigrini C. 1967: Radiolaria in pelagic sediments from the Indian and Atlantic oceans. – Bull.Scripps Inst.Oceanograph., La Jolla, California, v.11: 1-125.

Nigrini C. 1968: Radiolaria from eastern tropical Pacific sediments. – Micropaleontology, v.14(1): 51-63.

Nigrini C. 1970: Radiolaria assemblages in the North Pacific and their application to a study of Quaternary sediments in core V20-130. – Geol.Soc.Amer., inc.mem, v.126: 139-183.

Nigrini C. 1971: Radiolaria zones in the Quaternary of equatorial Pacific Ocean. – Micropaleontology of Ocean. Cambridge: 444-461.

Nigrini C., and Caulet J. 1988: The genus *Anthocyrtdium* (Radiolaria) from the tropical late Neogene of the Indian and Pacific oceans. – Micropaleontology, v.34 (4): 341-360.

Nigrini C., and Caulet J. 1992: Late Neogene radiolarian assemblages characteristic of Indo-Pacific areas of upwelling. – Micropaleontology, v.38(2): 139-164.

Nishimura H. 1990: Taxonomic study on Cenozoic Nassellaria (Radiolaria). – Sci.Rep.Inst.Geosci., Univ. Tsukuba, Sect.B: geol.sci., v.11: 69-172.

O'Dogherty L. 1994: Biochronology and paleontology of Mid-Cretaceous radiolarians from Northern Apennines (Italy) and Betic Cordillera (Spain): 1-415.

Odum E. 1969: The strategy of ecosystem development. – Science, v.164: 262-270.

Odum E. 1986: Energy, ecosystem development and environmental risk, Risk Insurance, v.43(1): 1-16.

Odum E.P., and de la Cruz A.A. 1963: Detritus as a major component of ecosystems. – AIBC(now BioScience), v.13:39-40.

Ormiston A.R., and Babcock L.C. 1979: Follicucullus, new radiolarian genus from Guadelupian (Permian) Lamar Limestone of the Deflandre Basin. – J. Paleontology, v.53 (2): 328-334.

- Perch-Nielsen K.* 1972: Remarks on late Cretaceous to Pleistocene coccoliths from the North Atlantic. – Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, v.XII (Eds. Langhton A., Berggren W et al.); Wash.:1003.
- Pessagno E.* 1977a: Upper Jurassic Radiolaria and radiolarian biostratigraphy of the California Coast Ranges. – *Micropaleontology*, v.23(1): 56-113.
- Pessagno E.* 1977b: Lower Cretaceous radiolarian biostratigraphy of the Great Valley Sequence and Franciscan complex, California Coast Ranges; Cushman Foundation for foraminiferal research, special publication, v.1 5: 87.
- Pessagno E., and Blome CD.* 1980: Upper Triassic and Jurassic Pantanellinae from California, Oregon and British Columbia. – *Micropaleontology*, v.26(3): 225-273.
- Pessagno E., and Blome CD.* 1982: Bizarre Nassellarina (Radiolaria) from the Middle and Upper Jurassic of North America. – *Micropaleontology*, v.28(3): 289-318.
- Pessagno E.A., Blome CD., Hull DM., and Six W.M.* 1993: Jurassic Radiolaria from the Josephine ophiolite and overlying strata, Smith River subterrane (Klamath Mountains), north-western California and southwestern Oregon. – *Micropaleontology*, v.39(2): 93-166.
- Pessagno E., Blome C.D., Meyerhoff-Hull D., and Six W.* 1992: Jurassic Radiolaria from the Josephine ophiolite and overlying strata, Smith River subterrane (Klamath Mountains), Northwestern California and Southwestern Oregon. – *Bull. of American Paleontology*, v. 27(7): 1-132.
- Pessagno E., and Whalen P.* 1982: Lower and middle Jurassic Radiolaria (multicyrtid Nassellariina) from California, east-central Oregon and the Queen Charlotte Islands, B.C. – *Micropaleontology*, v.28 (2): 111-169.
- Pessagno E., Whalen P., and Yeh K.-Y.* 1986: Jurassic Nassellariina (Radiolaria) from North American geologic terranes.-*Bull. of American Paleontology*, v.91(326): 1- 68.
- Petrushevskaya M.G., and Kozlova G.E.* 1972: Radiolaria: Leg 14, Deep-Sea Drilling Project. – Initial Reports of DSDP, v.14. Wash.: 495-648.
- Popofsky A.* 1908: Die Radolarien der Antarcis. - Deutsche Sudpolar-Expedition, 1901-1903. Bd 10. Zoologie. Bd 3. Berlin: 185-305.
- Popofsky A.* 1913: Die Nassellarien des Warmwassergebietes. – Deutsche Sfdpolar-Expedition 1901-1903. Bd 14, Zoologie. Bd 6(2), Berlin: 218-416.
- Principi P.* 1909: Contribute alio studio dei Radiolari Miocenici Italiani. – *Boll. Soc. Geol. Ital.*, v.28: 1-22.
- Riedel W.R.* 1958: Radiolaria in Antarctic sediments. – *Br. Austral, New-Zealand Antarct.exped.rep.*, Ser B, v.6, pt. 10: 217-256.
- Riedel W.R.* 1967a: Some new families of Radiolaria. – *Proc.Geol. soc. London*, N 1640:

148-189.

Riedel W.R. 1967b: Systematic, classification of Polycystine Radiolaria. – Rep. SCOR Symposium Micropaleontology. Cambridge: 1-47.

Riedel W.R. 1990: Quantitative description of pore patterns in Radiolaria. – *Micropaleontology*, v.36 (2): 177-181.

Riedel W.R., and *Sanfilippo A.* 1970: Radiolaria, Leg 4, Deep sea Drilling project. – Init. rep. of DSDP, v.6. Wash.: 503-575.

Riedel W.R., and *Sanfilippo AA911*: Cenozoic Radiolaria from the Western tropical Pacific, Leg 7. – Init. rep. of DSDP, v.7. Wash.: 1529-1671.

Riedel W.R., and *Sanfilippo A.* 1974: Stratigraphy and evolution of tropical Cenozoic Radiolaria. – Proc.Sympos.Plankton and Sediments. Kiel: 1-18.

Rubey W.W. 1964: Geologic history of sea water. – The origin and evolution of atmospheres and oceans (ed. P.J.Brancazio and A.GW.Cameron, John Wiley & Sons). N.-Y.: 1-63.

Rilst W. 1985: Beitrage zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen des Jura.- *Palaeontographica*, Bd 31 (Ser. 3,Bd 7): 269-321.

Sanfilippo A. 1990: Origin of the subgenera Cyclampterium, Paralampterium and Sciadiopeplus from Lophocyrtis (Radiolaria, Theoperidae). – *Mar. Micropaleontol*, v.15 (3-4): 287-312.

Schopf J.J.M. 1980: *Paleoceanography*. – Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press.

Shackleton N.J., and *Kennett J.P.* 1975a: Paleotemperature History of the Cenozoic and the Initiation of Antarctic Glaciation: Oxygen and Carbon Isotope Analyses in DSDP Sites 277,279, and 281. – Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, v.29. Wash.: 743-755.

Shackleton N.J., and *Kennett J.P.* 1975b: Late Cenozoic Oxygen and Carbon Isotopic Changes at Deep Sea Drilling Project 284: Implications for Glacial History of the Northern Hemisphere and Antarctica. – Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, v.29. Wash.: 801-807.

Shackleton N.J., and *Opdyke N.D.* 1973: Oxygen Isotope and Paleomagnetic Stratigraphy of Equatorial Pacific Core V28-238: Oxygen Isotope Temperatures and Ice Volumes on a 10^5 and 10^6 Year Scale, *Quat.Res.* 3: 39-55.

Shackleton N.J., and *Opdyke N.D.* 1976: Oxygen Isotope and Paleomagnetic Stratigraphy of Equatorial Pacific Core V28-239, Late Pliocene to Latest Pleistocene. – *Geol.Soc.Am.Memoir* 145: 449-464.

Shackleton N.J., and *Opdyke N.D.* 1977: Oxygen isotope and paleomagnetic evidence for

- Early Northern Hemisphere glaciation. – *Nature*, v.270: 216-219.
- Shackleton N.J., Crowhurst S., Hagelberg T., Pisias N.G., and Schneider D.A.* 1995: A new Late Neogene time scale: application to Leg 138 Sites. – *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, v. 138: 73-101.
- Solbrig O., and Simpson B.* 1974: Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. – *Journ. of Ecol.*: v.62: 473-486.
- Stars of the Inner Spheres. 1992. (Eds. Chang Hwei-Lan, J.Stanly-Baker). National Tsing Hua University Arts Center: 1-66.
- Takahashi K.* 1995: Opal particle flux the subarctic Pacific and Bering sea and sidocoenosis preservation hypoties. Global fluxes of Carbon and Its related substances in the coastal sea-ocean atmosphdra system.Procedings of the 1994 Sapporo IGCP Symposium. Japan: 458-466.
- Takemura A.* 1986: Classification of Jurassic Nassellarians (Radiolaria). – *Palaeontograpica. Abt.A.Bd.195.* Stuttgart: 29-74.
- Takemura A., Nakaseko K.* 1982: Two new Jurassic genera of Family Palaeosцениdiidae (Radiolaria). – *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, v.128: 452-464.
- Thierstein Y., and Berger W.* 1978: Injection events in Ocean history. – *Nature*, v.276: 461-466.
- Tochilina S.V.* 1991: To classification of trisymmetric Nassellaria sedimentary cover in ophiolitic and oceanic sequences. – *Abstr., Firenze*: 84-85.
- Tochilina S.V.* 1994: Chemical composition of radiolarian skeletons and its significans. – *Abstr. Interrad VII, Japan*: 123.
- Tochilina S. V.* 1996: On the problem of the systematics of *Nassellaria (Radiolaria)*. Biochemical peculiarities. Evolution. Vladivostok: Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences: 1-51.
- Tochilina S. V.* 1997: On a new zonal scale for the Oligocene of the Philippine Sea area. – *Abstr. INTERRAD-VIII. Paris*: 128.
- Vishnevskaya V.* 1997: Development of Palaeozoic-Mesozoic Radiolaria in the Northwestern Pacific Rim. – *Marine Micropaleontology*, 30: 79-95.
- Whittaker R.* 1965: Dominance and diversity in land plant communities. – *Science*, v.147: 250-260.
- Whittaker R.* 1969: New concepts of Kingdoms of organisms. – *Science*: v.163: 150-160.
- Woese C.R.* 1987: Bacterial evolution. – *Microbiol. Rev.*, N. 51: 221-271.
- Woese C.R.* 1994: There must be a Prokaryote somewhere: microbiology's search for itself. – *Microbiol. Reviews, Mar.*, v.58 (1): 1-9.

Woese C.R., and Fox G. 1977a: The concept of cellular evolution. – Journ. of Molecular evolution, N.10: 1-6.

Woese C.R., and Fox G. 1977b: Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. – Proceedings of the National Acad. of Sci. USA, N 74: 5088-5090.

Woese C.R., Weisburg W.G., Paster B. J., Hahn C.M., Tanner R.S., Krieg N.R., Koo H.P., Harms H., and Stackebrandt E. 1984: The phylogeny of purple bacteria: the beta subdivision. – Syst. Appl. Microbiol., N. 5: 327-336.

Yao A. 1979: Radiolarian fauna from the Mino Belt in the northern part of the Inuyama area, Central Japan. Part II: *Nassellaria* 1. – Jour. Geosci. Osaka City Univ., v. 22: 21-72.

Zittel K. 1876: Ueber einige fossile Radiolarien aus der norddeutschen Kreide. – Zsch. Dt. Geol. Ges, Bd 28: 75-86.

Zuckerlandl E., and Pauling L. 1965: Molecules as documents of evolutionary history. – Journ. of Theoretical Biology, № 8: 357-366.

S.V.Tochilina. The problem of the systematics of *Nassellaria*. Biochemical peculiarities. Evolution. Vladivostok: Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 1997. 60 p.

ISBN 5-7442-1063-6.

The monograph concerns *Nassellaria* – one of the greatest category of plankton of the world oceans, inhabiting their waters during Phanerozoic, i.e. more than 480 million years. Most attention has been concentrated on analytical data and theoretical notions of the chemical composition and structural organization of nassellarian mineral shells. X-ray analysis of Cenozoic radiolarians (*Nassellaria* and *Spumellaria*) shows that their shells consist of not only amorphous silica but comprise crystalline modifications of quartz, cristobalite, tridymite. The most important structural unit of SiO₂ crystalline modifications is a silicon-oxygen tetrahedron of the microlevel which corresponds to the four-ray construction of the macrolevel.

The conservative four-ray construction which appeared in Precambrian and preserved to present is the fact of great importance for the phylogenetic development of *Nassellaria*. The data given in the monograph serve as real geochemical grounds for the further development of the E.Haeckel's formalized proposal, made more than 100 years ago, concerning the importance of symmetry for the classification of *Radiolaria*.

The vast morphologic diversity of *Nassellaria* is considered as a result of the effect of evolutionary, geochemical and hydrodynamic factors in the hyperspace of the world oceans. The development of *Nassellaria* followed the way of improvemem of cell organellas and skeletons, creating the adaptive morphotype adjusted to complicating ocean conditions.

Structure as space organization of matter is closely related to function. Function expresses dynamic processes. The level of organization of *Nassellaria* evidences an inexorable association of shape and function.

Just as at the time being microbiology develops the idea of «prolyphase toxonomy» (Colwell, 1970; Woese, 1977), the time came in the classification of *Radiolaria* to synthesize paleontological, evolutionary and ecological data, using the data of molecilar biologic investigations which at present turned upside-down the notions on systematization of organic life (Woese, 1977).

Systematics taking into consideration all pheno- and genotypical, ecological and evolutionary-historical indications of the categories of organic life under study can be termed «synthesis systematics». The systematics makes it possible to approach in a new way to phylogeny of the organisms and approximate to realizing the natural way of organic life development.

In the present work *Nassellaria* for the first time is distinguished as «type» including two classes: Trisymmetris and Axisymmetris. The morphological type of *Nassellaria* shows specific forms of heteropolar structure, i.e. specific adaptations in ocean, which constitute the highest taxon such as the distinguished type *Nassellaria*.

Научное издание *Светлана Викторовна Точилина*

**ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ NASSELLARIA. БИОХИМИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ. ЭВОЛЮЦИЯ**

Сводный темплан ДВО РАН 1997

Редактор: профессор *В. В. Михайлов*

Рецензенты:

академик *О. Г. Кусакин*

профессор *Ю. Д. Захаров*

Корректор *Е. Н. Обоймина* Компьютерная верстка: *И. В. Батюшина*
Н. К. Вагина Фотографии *И. О. Рябенькая С. В. Точилина*

Утверждено к печати Ученым Советом

Тихоокеанского океанологического института

ДВО Российской Академии наук

Лицензия Серия ЛР 040132 от 16.12.96 г. Формат 60x84/8. Печ. офсетная. Усл. печ. л. 8,5
л. Уч.-изд. л. 6,0. Тираж 200 экз. Зак. 1018.

690600 г. Владивосток, Приморский полиграфкомбинат.