

АРТРОПОДИЗАЦИЯ И ЕЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ

А.Г. Пономаренко

Палеонтологический институт РАН

Членистоногие превосходят по таксономическому разнообразию все остальные группы животных. Представляется, что их многообразие сформировалось в ходе артроподизации, параллельного возникновения и ранних стадий эволюции основных ветвей членистоногих. Появление в ходе артроподизации мезопланктонных и нектонных фильтраторов вызвало изменения всей гидросферы. Кембрийский «взрыв» разнообразия и минерализация скелетов были последствием значительного расширения пригодных для животной жизни оксифильных частей гидросферы в результате фильтрационной деятельности древнейших членистоногих. Взрывную скорость этим преобразованиям придает цепной характер процесса.

В одной из последних сводок по палеоэкологии, монографии П. Бренчли и Д. Харпера «Экосистемы, среда и эволюция» (Brenchley, Harpers, 1998), на 402 страницах описывается воздействие окружающей среды на организмы и последних друг на друга, но нет ни одного упоминания об изменении среды биотой, о воздействии эволюционирующей биотической части экосистемы на ее косные элементы. Это вовсе не значит, что таких воздействий биоты на ландшафт не известно, просто в современной парадигме им уделяется совершенно недостаточное внимание. Так, В.В. Жерихин, много сделавший для формирования синэволюционных представлений, утверждал, что понятие эволюции вообще не распространяется на косную составляющую биогеоценозов, имеющую лишь аналог онтогенеза (Zherichin, 1997). При этом никогда не было показано, как реально можно провести такое разграничение, хотя бы при обсуждении сукцессионных систем. Последовательное использование в практике синэволюционных исследований идеи В.Н. Вернадского о современной Земле как продукте деятельности былых биосфер осуществлено так и не было. Ниже мы попытаемся рассмотреть различные аспекты важнейшего эволюционного события в истории Земли – возникновения близ границы фанерозоя членистоногих и изменения окружающей среды в процессе формирования и ранних этапов

эволюции этого крупнейшего таксона органического мира. В начале кембрия происходит быстрое, почти одновременное в геологическом масштабе времени, распространение основных таксонов органического мира. За время менее 10 миллионов лет появляется большинство типов многоклеточных животных, так что это событие часто называют «Кембрийским взрывом». Мнение, что среди вендской эдиакарской фауны представлены многие типы высших многоклеточных, вряд ли соответствует современному уровню знаний об этих организмах. Предпочтительней выглядит мнение А. Зейлахера о том, что большинство вендских организмов не связано тесным родством с фанерозойскими многоклеточными (Seilacher, 1992, 1997), хотя его представления об их протозойной природе и связи с ксенофеофориями (Seilacher, 2003) мало реальны. «Молекулярные часы» упорно относят происхождение Metazoa глубоко в протерозой (Wray, Levontin, Shapiro, 1996), но палеонтологу трудно не поддержать построения Я. Бергстрёма о быстром возникновении типов билатерий от слизнеподобных организмов непосредственно близ начала фанерозоя (Bergström, 1991; Малахов, 2003). Прямыми потомками таких организмов были, по-видимому, Halkieria и Wivaxia. Поскольку «молекулярные часы» почти всегда указывают на время дивергенции таксонов существенно, часто вдвое, большее, чем время их появ-

ления в геологической летописи, остается только предполагать, что корни основных таксонов уходят глубоко в недра таксона-предка и они долго существуют в виде параллельных стволов, не испытывая существенной морфологической эволюции. Время происхождения членистоногих близко ко времени первичного расщепления билатерий, во всяком случае, к ботоме число их родов насчитывалось десятками. По разнообразию раннекембрийские членистоногие превосходили большинство крупных таксонов, с ними в этом отношении могли соперничать только археоциаты и моллюски, близкие к гастроподам. В происходящей перестройке морских экосистем членистоногие сыграли важнейшую роль, возможно, что их экологическое значение было тогда даже более существенным, чем ныне.

Невозможно перечислить работы, описывающие «Кембрийский взрыв», но в большинстве из них рассматривается только органическая составляющая эволюции, а в качестве причин наблюдаемых изменений те или иные события в неорганической природе. Тем не менее, именно для «Кембрийского взрыва» был предложен эволюционный сценарий, основными чертами которого были воздействия результатов эволюционного процесса на неорганическую среду (Пономаренко, 1993; Logan et al., 1995; Seilacher, 1997; Butterfield, 1997, 2001). Эти представления нельзя считать исчерпывающими, тем более, что объем палеонтологических данных нарастает в последнее время лавинообразно. Недавно была предпринята попытка всестороннего освещения обстоятельств кембрийской радиации (Zhuravlev, Riding, 2001). Это исследование имеет множество достоинств, но и оно оставляет не освещенными некоторые лакуны, в частности, и в отношении возможной роли членистоногих. Сказанное позволяет нам вновь обратиться к этому предмету.

Происхождение членистоногих будет рассматриваться как «артроподизация» – явление, существенно сходное с «маммализацией», предложенной Л.П. Татариновым (1976) концепцией преобразования зверообразных пресмыкающихся в млекопитающих путем параллельного возникновения синдрома признаков последних. Результаты, полученные Татариновым, были воистину революционными. Еще никогда происхождение крупной группы животных не рассматривалось столь детально, причем на реальном палеонтологическом

материале. Признаки синдрома млекопитающих неоднократно независимо возникали во многих ветвях. К сожалению, концепция Татаринова не была оценена по достоинству.

Следует подчеркнуть, что концепция «маммализации» оказалась гораздо более мощной, чем она была представлена автором. Не только все крупные группы, по видимому, происходят подобным способом (евкариотизация, метазоизация, тетраподизация, рептилизация, орнитизация, ангиоспермизация и т. д.), но и изменения окружающего мира оказываются основными результатами этого процесса. Таким образом, предлагаемая интерпретация отличается от оригинальной тем, что:

а) рассматриваемый процесс не является только таксономическим, порождением одного таксона в рамках другого, а естественно-историческим, захватывающим не только все группы, задействованные в рамках определенной экологической системы, но и значительную часть ее неорганических составляющих, более того, результаты этого процесса оказывают существенное влияние на биосферу в целом;

б) процесс не является таксономическим также потому, что не привязан ко времени появления первых представителей номинативного таксона, он начинается задолго до этого созданием экосистем, где существование таксона экологически оправдано, и продолжается вплоть до реализации его основных экологических потенциалов;

в) реализация некоторого признака указывает на весьма высокую вероятность того, что он может независимо возникать неоднократно;

г) создается система с положительной обратной связью, когда любое изменение в данном направлении делает дальнейшие изменения в том же направлении более целесообразными и вероятными.

Одним из таких процессов и оказалась артроподизация – появление и распространение членистоногих, крупнейшего таксона органического мира, и связанные с этим изменения в биосфере. Обычно под «артроподизацией» понимается просто происхождение членистоногих, хотя были и попытки употребления его в сходном с указанным выше смысле (Fryer, 1996). К сожалению, артроподизация не может быть представлена читателю в том виде, как это было сделано Татариновым для маммализации, поскольку ни одна из пред-

ложенных систем древних артропод и близких форм, в том числе и наиболее проработанные (Hou, Bergström, 1997), не может считаться приемлемой. Кроме того, М. Уиллс продемонстрировал, что представительность членистоногих в геологической летописи сильно уступает таковой многих других групп и, в частности, позвоночных (Wills, 2001). Ниже будут рассмотрены главным образом изменения в строении и функционировании морских экосистем в результате появления и распространения членистоногих.

В современных морских экосистемах фильтраторы-ракообразные играют весьма важную роль. Удалось количественно продемонстрировать значение фильтраторов для морских экосистем и процесса седиментации (Савенко, 1986). Они способны работать прямо в фотической зоне, среде обитания главного продуцента органического вещества в море. Ныне в морях биомасса и продукция планктона в десятки раз превышают таковые бентических организмов. Одноклеточные планктонные водоросли склонны к массовым размножениям, «цветению», по исчерпанию биогенов начинается столь же массовая гибель, и распадаящаяся мортмасса отравляет всю экосистему. При высокой плотности клетки водорослей слипаются и начинают быстро тонуть, уходя из фотической зоны. Одноклеточные водоросли неизбежно теряют до половины создаваемого в процессе фотосинтеза органического вещества, которое вместе с самими водорослями уменьшает прозрачность воды и сокращает объем фотической зоны. Низкая прозрачность воды приводит к нагреванию самых верхних ее слоев и подтягиванию термоклина к поверхности. Выделяющийся в процессе фотосинтеза кислород активно расходуется на окисление растворенной и мелкодисперсной органики, и его содержание падает. В результате деятельности планктонных фильтраторов все эти нежелательные процессы удается затормозить. Ракообразные, главным образом эвфаузииды и копеподы, быстро профильтровывают огромные массы воды, отбирая водоросли и органическое вещество вместе с пелитовыми частицами, и отправляют их на дно в виде упакованных в периферическую мембрану фекальных пеллет. В относительно мелководных зонах моря пеллеты достигают дна, но в глубоководной пелагиали они несколько раз отфильтровываются копеподами и на дно

попадает очень мало органики. Попавшие на дно пеллеты разлагаются медленно, в результате созданное в течение наиболее благоприятного для развития фитопланктона сезона органическое вещество потребляется практически в течение всего года. Тем самым пеллетный транспорт разобщает центры потребления и дыхания и в пространстве и во времени, что очень важно для устойчивости экосистемы (Маргалев, 1992). Увеличивается объем фотической зоны, в воде сохраняется больше кислорода, уменьшается вероятность возникновения заморозов за счет цветения и обеспечивается равномерное и гораздо более полное потребление органического вещества. Степень замкнутости биогеохимических круговоротов увеличивается. Ракообразные-фильтраторы – это важнейшая часть биологической составляющей процесса олиготрофикации и оксидизации современного океана. Можно легко представить себе, что возникновение членистоногих животных, способных к пелагической фильтрации, должно было существенно изменить всю обстановку в древних водоемах. Сказанное, впрочем, отнюдь не означает преуменьшения роли психросферы в организации океанического биома. Экосистемы «теплой» биосферы должны существенно отличаться от современных, так что перенесение на них нынешних закономерностей может быть чревато многими ошибками.

До недавнего времени происхождение членистоногих почти не поддавалось палеонтологическому изучению. Данные по древнейшим членистоногим ограничивались многочисленными трилобитами, известными почти с начала кембрия, водными хелицеровыми и ракообразными, известными с ордовика. Ископаемые остатки мало что проясняли в филогении, никаких особых промежуточных форм не обнаруживалось, для странных организмов, найденных еще в начале прошлого века в среднекембрийских сланцах Беджес и некоторых других местонахождениях, создавались сборные таксоны. Положение существенно не изменилось и после открытия и описания серии нижнекембрийских лагерштеттов, важнейшим из которых является Чендзян в Южном Китае (Chen et al., 1996, 1997). Захоронение в этих местонахождениях происходило в тонкослойчатых аноксных отложениях, ископаемые остатки уплощены и обуглены, или представлены в виде отпечатков. Был найден и второй

тип лагерштеттов, содержащих фосфатизированные остатки сохранившихся до мельчайших деталей очень мелких организмов, прежде всего личинок («Orsten» type, Müller, Walossek, 1991). Кембрийские лагерштетты были найдены по всему миру – в Европе, Австралии, Азии. Однако интерпретация собранных ископаемых еще сильно отстаёт от богатства коллекций. Попытки кладистической интерпретации представлений о системе этих форм оказались противоречивыми и неоднозначными (см., например, Briggs, Fortey, 1989). Возможно, что при современном уровне изучения ископаемых остатков членистоногих еще невозможно разработать достаточно однозначную их систему.

Происхождение членистоногих от аннелид до последнего времени не подвергалось сомнению. Достаточно многочисленные исследования молекулярной филогении (например, Balland et al., 1992), проведенные за последнее время, делают подобную возможность гораздо менее определенной. Более того, аннелиды объединяются с брахиоподами, моллюсками и плоскими червями в группу, называемую Lophotrochozoa, которая оказывается лишь сестринской группой к объединению членистоногих, круглых червей и приапулид. Последние по характеру линьки были названы Ecdysozoa, «линяющие животные» (Aguinaldo et al., 1997; Valentine, Collins, 2000). Всеобщая уверенность в том, что членистоногие дериват кольцецов, породила недостаточное внимание к тому, что метамерия членистоногих не является в той же степени полной, как у аннелид.

И при традиционном, и при новом объединении перечисленных групп получается, что членистое строение тела, как один из основных модусов развития двусторонне симметричных животных, может появляться неоднократно и независимо в разных группах. У членистоногих она кажется наложенной на тело членистостью покровов. Различается и характер целома кольцецов и членистоногих. Само представление об артроподах как трохофорных животных базируется только на их предполагаемом родстве с кольцецами, ведь никаких трохофор у них нет. Сама по себе утрата у членистоногих первичной планктонной личинки весьма интересна, тем более, что у ракообразных такая личинка-наупlius возникает вторично. Как ни странно, экологические причины таких пертурбаций не привлекли должного внимания.

Палеонтологические данные также заставляют по-иному взглянуть на происхождение и ранние этапы эволюции членистых и членистоногих животных. В результате изучения многочисленных остатков древнейших членистоногих не было найдено никаких данных, подтверждающих родство артропод и аннелид, наоборот, открытие таких групп как палесколециды и динокариды, дало основания для сближения артропод с круглыми червями и родственными группами (Dzik, Krumbiegel, 1989). К сожалению, произошло не некоторое диалектическое развитие наших представлений о системе и филогении животных, а замена одной догмы на другую, из объединения членистоногих и круглых червей был создан таксон Ecdysozoa. Теперь в основание древа членистоногих спокойно помещают нематод, вернее, сходную с ними мифическую «stem-group ecdysozoans». Метрового аномалокариса с глазами и членистыми хватательными конечностями, а, возможно, и с ногами на туловищных сегментах, относят к асгельминтам (Hou, Bergström, Ahlberg, 1995), не задумываясь о том, какой же будет диагноз у такого таксона. Выстраивают филогенетический ряд из онихофор, ксенузиев («armored lobopodian»), объявляемой лобоподным животным опабинии, у которой никаких лобопод нет, и членистоногих (Budd, 1998, 1999). При этом становится непонятным, куда деть палеосколецид с членистым безногим телом. И как быть с тем фактом, что у всех ксенузиев рот не нижний, а конечный, и на переднем конце тела нет никаких органов чувств и ротовых придатков. То есть, фактически, нет и головы, вполне развитой у онихофор, у которых все перечисленные органы присутствуют.

Изучение червеобразных членистых животных, названных палеосколецидами, и лобоподных животных, которые сначала были описаны как морские онихофоры, и для которых ныне предложено название ксенузиев, сыграло особенно важную роль в формировании новых представлений о ранней эволюции членистых животных. У них не оказалось глаз, антенн, ротовых крючков, рот был терминальным. Эти морские раннепалеозойские животные, безногие или с лобоподами, несущими коготки или не имеющими их, были весьма многочисленными и разнообразными, причем в нижнекембрийских местонахождениях они несравненно разнообразнее и многочисленнее, чем в среднекембрийских. Они

имели характерное строение покровов с бляшкоподобными утолщениями, часто склеротизованными, а иногда и минерализованными (Hademopanella, Microdictya). Необходимо отметить, что по строению покровов они сходны с кембрийскими животными, которые по хоботку на переднем конце тела были интерпретированы как приапулиды. Древнейшие лобоподные животные, такие как Aysheaia, Xenusion, Luolishania, считающиеся онихофорами, обладали терминальным ртом, на основании чего была выдвинута гипотеза о происхождении членистоногих через подобных лобопод от приапулид (Dzik, Krumbigel, 1989). Подобная интерпретация, однако, встречает значительные трудности. Ныне принимается первичным нижнее положение рта билатерий, для червеобразных палеосколецид терминальное положение рта можно объяснить приспособлением для обитания в толще субстрата, хотя находки остатков этих животных слишком многочисленны для представителей инфауны. Для ксенузиев, многие из которых имели длинные ноги, такое объяснение не подходит. Можно было бы предположить, что ксенузии унаследовали терминальное положение рта от палеосколецид, но тогда возникают сложности с происхождением от них онихофор и членистоногих, у которых положение рта нижнее. Кроме того, вообще трудно представить себе образ жизни животных с длинными ногами и терминальным ртом при полном отсутствии каких-либо заметных органов чувств и ротовых органов. Таким образом, происхождение от ксенузиев даже онихофор, не говоря уж о собственно членистоногих, можно представить с трудом, для этого придется предполагать вторичное происхождение нижнего положения их рта. Впрочем, появление предротовых сегментов, несущих органы чувств, может рассматриваться как результат сдвига их вперед по спинной стороне с переходом рта в нижнее положение.

Непонятным осталось и положение таких лобоподных животных, как Kerygmachela и Pandelurion (Budd, 1998). На составленной по результатам изучения мускулатуры кладограмме Kerygmachela расположена в средней части, тогда как ее передние придатки, скорее всего, являются производными от состояния Anomalocaris'a, венчающего кладограмму. Результаты изучения обугленной мускулатуры этих форм, найденных в нижнекемб-

рийском местонахождении Сириус Пассет в Гренландии (Budd, 1999), очень интересны, так как удалось продемонстрировать возникновение характерной для членистоногих диагональной мускулатуры в дополнение к существовавшей у лобоподных форм продольной и кольцевой. Этот важнейший признак явно возникает здесь параллельно с его появлением у собственно членистоногих.

Следующий участок филогенетического «газона» образует группа, для которой было предложено название Dicerphalosomita или Dinocarida («ужасные раки»). Среди них действительно были «ужасные», самые крупные хищники своего времени. Размеры некоторых аномалокарид были более метра, а судя по размерам сохранившихся ротовых аппаратов, и до двух. Голова этих животных несет крупные членистые хватательные придатки. Но они могут сидеть на лобоподной основе, короткой у Parapeitoia или представляющей собой у Orabinia длинный хобот. Гомологизация этого образования с выворачивающейся глоткой полихет (Sharov, 1966; Павлов, 2000) или с хоботом приапулид (Dzik, Krumbigel, 1989) не имеет оснований, так как рот у этого животного расположен за хоботом, а не на его вершине. Других конечностей, ни лобоподных, ни членистых у этих форм нет, хотя они не раз приписывались аномалокарису, а недавно описаны у Parapeytoia. Впрочем, остается непонятным, почему Parapeytoia отнесена к динокаридам. По строению ног она должна относиться уже к членистоногим и среди них к Megacheira. Структура, интерпретированная как ротовой конус, скорее всего, представляет собой гипостом. По размерам Parapeytoia также больше подходит к псевдокрустациям, чем к динокаридам. Рот у динокарид нижний, но вместо модифицированных в ротовые органы конечностей в ротовом отверстии находятся четыре мощных склерита. Эти ротовые органы уникальны для членистоногих, и именно их строение заставило Х. Уиттингтона (Whittington, Briggs, 1985) возражать против отнесения аномалокариса к членистоногим. Впрочем, помещение его в аскгельмититов кажется еще менее обоснованным, несмотря на сходство его ротового аппарата с таковым приапулид, киноринх и нематод. По-видимому, здесь мы вновь встречаемся со случаем параллельного возникновения сходного строения.

Остальная площадь филогенетического «газона» артроподизации занята формами, которые уже можно считать членистоногими. Эти формы также не образуют отчетливого филогенетического древа. Как обычно, не удается найти никакого «ключевого ароморфоза», о котором так любят порассуждать эволюционисты. Если таковым считать наличие членистых конечностей, то они есть и у динокарид, которые вряд ли относятся к членистоногим. То же можно говорить и о появлении головы с глазами и членистыми придатками, они также появляются у динрокарид. Внутри кембрийских членистоногих тагмозис может быть самым разным, как характерным для трилобитов и трех ныне существующих подтипов, так и совершенно оригинальным, не представленным ни у одного из этих таксонов. Сосуществование у кембрийских членистоногих признаков, которые у более поздних форм входят в разные устойчивые синдромы, можно хорошо продемонстрировать случаями с брадоридами и агностидами. Первых всегда считали остракодами, но по результатам изучения хорошо сохранившихся образцов они были исключены не только из остракод, но и из ракообразных (Müller, 1979; Hou, 1996). Агностид, наоборот, пришлось исключить из трилобитов и сблизить с ракообразными (Müller, Walossek, 1987). Очень похожее строение и здесь параллельно возникает в разных группах. Попытки ординировать кембрийских членистоногих по степени продвинутости разных признаков дают, как и в случае с динокаридами, противоречивые результаты. Для примера рассмотрим три формы из Чендзяна: Kuamaia, Retifacies и Xanderella. Эти формы вряд ли следует считать предками трилобитов, которые в это время уже существовали, но их строение показывает нам, какими путями появилось характерное для трилобитов строение тела. Если этот ряд ординировать по степени «трилобитости» – появления трехраздельности вдоль оси – то ряд будет по степени выраженности пигидия и кранидия от Xanderella, к Retifacies и Kuamaia. По изменениям в строении глаз ряд будет от Kuamaia с нижними глазами к Retifacies и Xanderella, где глаза вышли на верхнюю сторону через вырезку. Хотя этот ряд можно также рассматривать как направление к состоянию у трилобитов, порядок членов ряда будет обратный. Этот же ряд может рассматриваться и как направленный к состоянию,

характерному для ракообразных, поскольку Xanderella имеет несколько идиосегментов. Вдобавок, Xanderella имеет один из самых продвинутых среди раннекембрийских форм фильтративный аппарат.

Представляется, что членистоногие возникают в результате эволюции многочисленных стволов членистых животных, у которых отдельные черты членистоногих появляются независимо. Обычно их относят к членистоногим, хотя часто это и мало обосновано. Большинство подобных форм было способно плавать за счет волнообразных движений боковых выростов тела, т. е., фактически, у них появляется способность к организации фильтрующего аппарата, подобно таковому ракообразных. Функционирование фильтрующего аппарата было недавно подробно изучено В.Я. Павловым и сравнительно-морфологически, и экспериментально. Им же были предложены представления об эволюции пищеварительного аппарата членистоногих (2000).

Предположение о первичности фильтративного типа питания в эволюции членистоногих позволяет объяснить вторичное появление у них нижнего рта. Оно могло возникнуть в результате педоморфоза после происхождения их от круглых червей с терминальным ртом как приспособление к сбору пищи при движении в толще воды. Если рот сдвигается из терминального положения и перед ним возникает торчащая пластинка (верхняя губа), то при движении вперед автоматически возникает стоячая циркуляция с направленным ко рту по брюшной стороне тела током воды. Она будет транспортировать пищевые частицы ко рту без каких-либо специальных приспособлений к их сбору, просто за счет движения животного.

Можно выделить следующие направления морфогенеза, из которых складывался процесс артроподизации.

Покровы. Тонкие и гибкие хитиновые покровы первичных членистоногих параллельно испытывали три разных процесса упрочнения. У палеосколецид, ксенузид и онихофор на покровах появляются утолщенные бляшки, подобно костяным и металлическим пластинкам на древних кожаных доспехах. У большинства членистоногих возникают достаточно прочные склеротизованные белковыми инкрустами гладкие покровы, подобные рыцарским латам, бляшечное укрепление сохраняется иногда в ослабленной области на сгибах

(Phytophilaspis). Наконец, у трилобитов, раков и диплопод покровы дополнительно минерализуются. Независимо минерализуются и некоторые бляшки палеосколецид и ксенузиев.

Мускулатура. Периферическая продольная и кольцевая мускулатура существовала у палеосколецид и ксенузий (и *Kerygmachela* by Budd, 1998). Такое ее строение унаследовали и онихофоры. Эта мускулатура используется для перистальтики и гидравлического способа манипуляции лобоподными конечностями. У *Rambdelurion*, сходного с *Kerygmachela*, появляется диагональная мускулатура, необходимая для управления членистыми конечностями. Диагональная мускулатура при несклеротизованной кутикуле независимо появляется у аномалокарид и так называемых «мягких трилобитов» (*Nectaspidida*: *Saperion*, *Tegopelte*).

Членистость тела. Отчетливая кольчатость покровов у палеосколецид подчеркивается бляшечными утолщениями, более мелкими на перехватах кольчатости, хотя соответствие этих колец сегментам тела не очевидно. Сегментация у ксенузиев и онихофор может быть установлена только по ногам. У динокарид (дицефалосомитов) расчленение тела неотчетливо, даже тергиты плохо выражены. Сегментация членистоногих несовершенна, она задается расчленением покровов тела и расположением конечностей. Часто под одним тергитом может быть несколько конечностей, такие дипло- и триплосегменты могут быть как вторичными (как у диплопод), так и первичными (у раннекембрийской *Fuxianchui* и эвтикарциноидов). Сегментированность покровов вторична и обеспечивает не столько подвижность сегментов, сколько использование межсегментарных фрагментов для прикрепления продольных и ножных мышц. Внешняя сегментация могла отсутствовать не только у форм с гидродинамическими, но и с членистыми ногами.

Тагмозис. Существуют два способа выделения тагм: по слиянию сегментов и по идиосегментам, т.е. сегментам, существенно различным по строению. Присутствие у нескольких сегментов единого тергального щита обычно воспринимается как вторичное явление, как результат слияния сегментов, хотя для членистоногих с их непрерывной кутикулой при объединении сегментов лучше говорить не о слиянии, а о не расчленении. Для многих кембрий-

ских форм присутствие единых щитов может быть первичным, быть следствием не слияния, а появления перехватов и фрагментов в местах, диктуемых функциональными потребностями. Тагм обычно три: голова, грудь и брюшко. Голова существует у онихофор и членистоногих. У ксенузий головы практически нет. У кембрийских форм набор сегментов в голове и других тагмах произволен, у современных членистоногих, как правило, фиксирован. У трилобитов и большинства других кембрийских членистоногих при одноветвистой антенне все остальные придатки сходны по строению, обычно двуветвисты, и голова почти не отличается по придаткам от туловища.

Придатки. У членистоногих и близких групп придатки представлены пластинчатыми выростами на боках и конце тела и лобоподными или членистыми конечностями. Пластинчатые выросты могли использоваться динокаридами в качестве жабр или для передвижения за счет ундулирующей волны или гребных движений пластинок на конце тела, функционально сходных с уростодами раков. Лобоподы, кольчатые снаружи и движущиеся за счет гидравлики, присутствовали не только у ксенузиев, причем у *Facivermes* они были только на переднем конце тела, и онихофор. Похожие безкоготковые придатки с большим неопределенным числом плохо выраженных члеников имела и *Kerygmachela* и даже, казалось бы вполне артроподные, *Fuxianchui* и *Canadaspis* (Waloszek, 2003), лобоподное основание было у головных придатков *Orapinia* и *Parapetoia*. Настоящие членистые конечности подразделяются внутренними складками кутикулы. Таким образом, членистость ног имеет ту же природу, что и сегментация тела и, возможно, управляется теми же или гомологичными генами. Основание ноги образовано, возможно, несколькими слившимися члениками, за счет чего укрепляется сочленение ноги с телом (Waloszek, 2003). Вооруженные шиповидными эндитами членистые конечности присутствовали на голове аномалокарид. Интересно сходство их вооружения с вооружением лобоподных конечностей *Aysheia* и *Xenusion*, хотя трудно предполагать здесь какую-либо генетическую связь. И. Боусфельд (Bousfield, 1995) описывал превращение такой конечности в клешню, но трудно представить себе возникновение клешней высших раков и хелицерных из конечностей аномалокариды через мега-

хейрид (*Yunanata*). Более вероятно независимое возникновение клешнеподобных структур, тем более что сходное строение с конечностями аномалокариса имеет вторая пара конечностей мегахейрид. Такого идиосегмента нельзя видеть ни у трилобитов, ни у форм, обнаруживающих сходство с хелицеровыми (*Sydneia*) или с ракообразными (*Raagcrustacea*). Интересно строение передних придатков среднекембрийского *Sanctocaris*. Они обычно интерпретируются как настоящие конечности, но гораздо больше похожи на эндиты единственной конечности, расчлененные подобно придаткам аномалокариса. Подобным образом устроены бичевидные многоветвистые придатки у *Leancoilia*, *Asteus*, *Alalcomenus*, интерпретируемые как антенны. Экзоподиты древнейших членистоногих не представляли собой членистых конечностей, подобных эндоподиту. Это пластинчатое образование, широкое или узкое, несущее по наружному краю щетинки или узкие пластинки. Эндоподиты ног наиболее примитивных членистоногих состоят из неопределенного и большего, чем у современных членистоногих, числа члеников. Их членистость, вообще, кажется неотчетливой. Не похоже, что эндо- и экзоподит возникли из симметричных членистых придатков, как предполагала С. Ментон (*Manton, 1952*). Скорее, произошел переход на конечность части боковых выростов, использовавшихся динокаридами и просхизорами в качестве ундулирующего плавника. Все ноги были построены подобным образом, как правило, отличаясь только размерами. Большинство древнейших артропод, для которых можно предполагать фильтрационную активность, имели широкий лопастевидный экзоподит, близкий по длине к эндоподиту. Гребная лопасть была цельной или веероподобной, состоявшей из отдельных пластинок, отороченных по краю щетинками. Экзоподиты донных форм с распростертыми ногами, например у трилобитов, имели экзоподит заметно короче эндоподита. Членистоногие, имевшие несколько идиосегментов с разными конечностями, то есть имевшие тип строения конечностей, характерный для ракообразных, имели ноговидный экзоподит, гораздо более сходный по строению с эндоподитом.

Глаза. Нет у палеосколецид и ксенузид, есть у *Anomalocaris* и *Orabinia*, многочисленные у *Orabinia*. У схизорамий глаза

исходно нижние, выходят наверх через вырезку в боковом канте. Этот процесс также можно видеть параллельно в разных группах, да и сами глаза у динокарид, онихофор и членистоногих возникают независимо. Независимо возникают центральный глаз хелицеровых и глазки унираций.

Антенны. Нет у палеосколецид и ксенузид, членистые предротовые конечности есть у *Anomalocaris* и *Orabinia*, бичевидные многоветвистые у *Leancoilia*, *Asteus*, *Alalcomenus*, двуветвистые у *Sanctocaris* и раков, одноветвистые у мегахейр и *Sydneia*. Лобоподные антенны у онихофор, очевидно, возникают независимо.

Рот. Если принимать концепцию рта как переднего конца щелевидного бластопора, то исходное положение рта должно быть задненижним. У палеосколецид и ксенузид рот переднетерминальный, у динокарид, членистоногий и онихофор рот нижний. Если это состояние первично, то палеосколециды и ксенузиды не могут быть связаны с происхождением членистоногих. Глоточные склериты аномалокариды, похожие на таковые у припулид, киноринх, коловраток послужили основанием для помещения динокарид в аскгельминтов. Ротовые придатки членистоногих – это преобразованные ноги. В свете сказанного, гомологизация с ногами ротовых крючков онихофор (*В.Н. Беклемишев, 1964*) сомнительна.

Жабры. Жаброподобные структуры присутствовали на боковых выростах у *Kerygmachela* и *Anomalocaris*. Возможно предполагать их соединение с ногой у *Sydneia* и *Saperion* с постепенным превращением в членики ноги соседних частей покровов. В этом случае жабры трилобитов и ракообразных могут быть гомологичными, даже если считать, что они расположены на разных члениках ноги.

Параллельная артроподизация позволяет объяснить исключительно быстроту преобразований и биоты и всей морской экосистемы в начале кембрия. Огромное разнообразие позволяет найти кандидатов на исполнение любых экологических ролей, а возникновение в ходе этих преобразований процессов с положительной обратной связью обеспечивает их исключительно высокую скорость.

К сожалению, слабо изученной остается проблема функциональной и экологической интерпретации наблюдаемых морфологических структур. Подобные попытки предпринимались с самого на-

чала исследования кембрийских фаун, но результаты продолжают оставаться недостаточными. Л. Делле-Каве и А. Симонетта в своем обзоре ранних артропод (Delle Cave, Simonetta, 1991) вновь обратили внимание на необходимость функционального подхода, особенно при изучении придатков, связанных с добыванием пищи, и все-таки такой подход последовательно не проводится. И. Боусфильд (Bousfield, 1995) прокламировал, что предлагаемая им классификация ранне- и среднекембрийских членистоногих будет основана на механизмах собирания и переработки пищи, но даже не упомянул о приспособлениях к фильтрации. На эволюции способности к фильтрации основал свою «Периодическую систему членистоногих» Павлов (1986, 1988 а, б, 2000), работы которого не привлекли, к сожалению, должного внимания, а для зарубежных исследователей остаются, по-видимому, неизвестными, так что заслуживают здесь более подробного рассмотрения. Павлов считал единой группой, первичной для членистоногих, всех кембрийских нетрилобитовых артропод. В эту же группу, а не в ракообразных, он помещал и формы из верхнего кембрия Орстена, которых описавшие их авторы рассматривали в качестве ракообразных. Павлов называл всех этих животных псевдокрустациями. Вряд ли этих крайне разнообразных животных можно рассматривать в качестве единого таксона, но для удобства будем использовать это название, считая их градой. Произошли псевдокрустации от неотенических нектохет аннелид. Он не обсуждает молекулярно-генетических филогений, далеко разделяющих членистоногих и аннелид, но следует заметить, что отказ от признания родства аннелид и членистоногих не приводит к существенной модификации его представлений. В.В. Малахов (2003), возрождая классическую гипотезу А. Сэдживика, обосновал происхождение всех вторичноротых от севших на вегетативный полюс книдарий, при этом конечности рассматриваются как прямые преемники щупалец последних. Принимается первичность форм с конечностями и вторичность безногих червеобразных животных с терминальным ртом. У членистоногих все стадии, соответствующие личинкам книдарий, эмбрионизованы, наупlius – это превращенная в расселительную фазу ранняя стадия анаморфно изменяющегося взрослого животного. Возмож-

но, что подобные стадии возникают только в онтогенезе ракообразных как пелагических животных и никогда не существовали в онтогенезе трилобитов, хелицеро-вых и унираций, как и в онтогенезе большинства псевдокрустаций.

Описывая происхождение всех членистоногих от псевдокрустаций, Павлов недостаточное внимание уделяет тому, что большинство древних членистоногих составляли формы с простертым (extended) телом, а не формы с висячими (pendant) ногами, характерными для фильтраторов. И в дальнейшем уплощенные трилобиты оказываются распространенными гораздо шире, чем сплюснутые с боков пелагические фильтраторы. Тем не менее, морфо-экологические построения Павлова представляются в высшей степени интересными и они широко используются ниже.

Таким образом, можно предположить, что главное экологическое новообразование в процессе артроподизации – формирование подвижных фильтраторов, которые появились раньше, чем сформировались ракообразные, занимающие эту экологическую нишу ныне. История фитопланктона в позднем протерозое, как кажется, подтверждает это предположение.

Рассмотрим теперь фон, на котором развернулся процесс артроподизации. Общую картину ранних этапов развития жизни на Земле можно найти в краткой, но весьма содержательной статье Г.А. Заварзина (2002) и в его более ранних работах. Несмотря на весьма раннее появление первых эукариотических животных, мир в позднем протерозое оставался существенно прокариотическим. Большая часть органического вещества создавалась фотосинтезирующими прокариотами и перерабатывалась лишь редуцентами. Красивое утверждение о существовании «райских садов Эдиакары» (McMenamin, 1986), где никто никого не ел, в известной степени справедливо, но только отчасти. Авторы, увлеченные замечательной эдиакарской макрофауной, вовсе забыли о существовании планктона. Есть основания полагать, что протерозойские бентические продуценты играли существенно большую роль по сравнению с современными. Ныне в морях на бентос приходится только несколько процентов продукции. В архее и даже в протерозое с гораздо более плоским планетарным рельефом, моря должны были быть мелкими на несравненно большей площади, чем ныне или даже в мезозое. В

результате гораздо большая часть площади дна была в пределах фотической зоны и доступна для колонизации бентическими продуцентами. Обзор эволюции бентической растительности был дан недавно М.Б. Бурзиным (2001), более подробные сведения об окремненных микрофоссилиях, преимущественно бентических формах, можно найти в работе В.Н. Сергеева (2002). Именно заметно большая, чем ныне роль бентосных фотосинтетиков привела к тому, что и возникновение двустороннесимметричных животных было связано с посадкой их предков на дно для освоения обогащенной органикой придонной воды. В свое время В. Шенборн (1987) по сравнительно-экологическим соображениям, предположил, что густые заросли небольших донных растений – наиболее вероятный биотоп возникновения животных. Следует, однако, учитывать, что мир прокариот оказывается неизбежно двумерным, живое вещество образует лишь пленки, и даже при большой площади, занятой бентическим сообществом, их биомасса неизбежно оказывается незначительной по сравнению с биомассой зарослей макрофитов. В местах действия активных фотосинтетиков появлялись необходимые для животных кислородные оазисы. Палеонтологические находки древнейших животных также не противоречат такому сценарию. Это трубки каких-то седентарных организмов, следы ползания и червеподобные остатки (*Parmia*, *Protarenicola*), хотя безусловная принадлежность последних к животным не доказана.

Планктонные прокариотические экосистемы также не могли быть высокопродуктивными. Прокариоты, неспособные к голозойному питанию, почти неспособны ни регулировать плотность популяции фитопланктона, ни активно возвращать в круговорот фотической зоны биогены. В отсутствие консументов значительная часть органики, как бы медленно она ни тонула, разлагалась только на термоклизе, и тем самым выводилась из биотического круговорота. На окисление медленно тонущей органики затрачивалась большая часть выделившегося при фотосинтезе кислорода, и окисление органики на термоклизе шло за счет восстановления серы до сероводорода. Вероятность эксинизации морских бассейнов была гораздо выше, чем в современных условиях.

В позднем протерозое в планктоне происходят процессы, на которые пер-

вым обратил внимание Г. Видал. В конце протерозоя быстро растет численность и разнообразие крупного евкариотического планктона (Vidal, Knoll 1982), в нижнем и среднем венде они падают более, чем наполовину, но затем восстанавливаются и даже увеличиваются. Экологические черты этой эволюции рассмотрел Бурзин (1994). Одноклеточные водоросли, имевшие в раннем протерозое размеры около 16 мкм, в среднем рифее увеличиваются в несколько раз, а затем в позднем рифее в десятки раз. Бурзин объяснил это увеличение размеров стремлением выйти из-под пресса хищников. Это построение кажется достаточно правдоподобным, и оно было бы еще более убедительным, если обратить внимание на то, что планктонным организмам, не имеющим специальных средств передвижения, значительное увеличение размеров нежелательно, так как крупные формы тонут, уходя из фотической зоны. Ныне считается, что необычайно крупные акритархи (т.н. ассоциация пертатакского типа) существовала в раннем венде (Сергеев, 2002). Так что можно предполагать, что в позднем рифее и раннем венде, сильно огрубляя, миллиард лет назад возникает некое подобие так называемой «микробной петли», существующей в современных морях. Хищниками в «микробной петле» выступают в основном протисты, но и появление многоклеточных фильтраторов, типа коловраток, принципиально дела не меняет. Фильтрационные токи у этих организмов образуются действием ресничек, клеточных органелл, и использующие такой фильтрационный аппарат консумент не может быть большим. Достигнув в позднем рифее размеров, превышающих полмиллиметра, фитопланктон в значительной мере вышел из под пресса консументов. Это даже компенсировало потери от пониженной плавучести. Следующий этап эскалации вооружения хищника и жертвы начинается в среднем-позднем венде, 600 миллионов лет назад, когда почти все крупные фитопланктеры исчезают, по-видимому, проиграв соревнование хищникам. Более крупные хищники должны были приобрести какой-то новый тип фильтрационного аппарата. Это могли быть или лофофоры пассивно плавающих форм, или активно плавающие фильтраторы, где за счет одного движения обеспечивались и фильтрация, и дыхание. Последний способ играет основную роль в современных морях и наиболее совершенно он

воплощается в ракообразных, использующих конечности и для передвижения, и для образования фильтрационных токов. К сожалению, мы ничего не знаем о том, кто были хищники этого этапа. Этому не следует особенно удивляться. Наиболее совершенные современные фильтраторы – эфузииды и копеподы – не оставили никаких следов в геологической летописи. Возможно, что среди этих первичных подвижных фильтраторов окажутся некоторые малопонятные древние животные, такие, например, как *Odontogryphus* (Convey Morris, 1976). Нельзя не отметить заметное сходство структуры, реконструируемой для этого животного как лофифор с остатком, описанным из венда как *Redkinia* (Соколов, 1995).

Фильтраторы протерозоя не были совершенными. Углеводы из протерозойских отложений в разных частях света происходят, главным образом, из бактерий или других гетеротрофов, а не из фотосинтезирующих организмов. Биодegradация водорослей была необычно полной, показывая, что органическое вещество все еще медленно тонуло и перерабатывалось сульфоредацирующими бактериями, формирующими сульфиды. Продукция сульфидов и поглощение при этом кислорода препятствовали его транспорту вглубь океана. Сохранность водорослево-липидных скелетов улучшается с начала кембрия, отражая увеличение транспорта быстро тонущих фекальных пеллет. Быстрое удаление органики будет повышать насыщение кислородом поверхностных вод и осуществлять вклад в кембрийскую радиацию (Logan et al., 1995).

Из рассмотренной последовательности выпадают крупные вендские организмы, о строении и функционировании которых до сих пор не удалось сформировать однозначных представлений (Федонкин, 1987; Fedonkin, 2003; Seilacher et al., 2003). Однако их распространение в местах с достаточно высокой подвижностью воды и низким темпом осадконакопления показывает, что они скорее были герматипными, жившими за счет симбионтов-фотосинтетиков, чем гетеротрофами, пассивно питавшимися падающей сверху мортмассой. В таком случае они не имеют прямого отношения к генеральной линии эволюции метазоев. Усиление фильтрации и расширение фотической оксифильной зоны облегчило их распространение. Несмотря на высокую численность, крупные размеры и

всесветное распространение, вендобиионты оказались тупиковой линией и по большей части не дожили до кембрийской революции. Впрочем, если справедливым окажется предположение о пассивном питании вендобиионтов тонущей органикой, то появление пеллетного транспорта также должно было обеспечить их существование и усилением поступления на дно органики, и расширением оксидизованной зоны. Во всяком случае, предположение о связи распространения вендобиионтов с изменением трофической организации гидросферы представляется более правдоподобным, чем возникновение их в результате прямого влияния снижения температуры гидросферы во время Варангерского оледенения (Fedonkin, 1996).

К началу фанерозоя формирование морской экосистемы с использованием консументов-фильтраторов шло уже около миллиарда лет, развиваясь крайне медленными темпами. Тем не менее, оно должно рассматриваться как ранние стадии того же процесса, темп которого резко убыстряется с формированием в начале кембрия членистоногих. Всего нескольких миллионов лет хватило для полного преобразования морской гидросферы. Крупные подвижные фильтраторы, потребляя продуцентов и их мортмассу прямо в фотическом слое, резко изменили организацию водных экосистем за счет осветления и расширения фотического слоя, возвращения в круговорот биогенов, транспорт органики на дно с быстро тонущими фекальными пеллетами и создания из них депо накапливаемого органического вещества за счет медленного разложения пеллет. Произошло значительное разобщение центров фотосинтеза и дыхания. Устойчивость водных экосистем значительно увеличилась, снизилась вероятность заморозов. Оксидизация придонных слоев воды дала возможность осуществлять включение карбоната кальция в скелет. Карбонатное скелетообразование резко увеличило возможности донных фильтраторов – и микрофильтраторов – известковых губок археоциат и сестонофагов, в первую очередь брахиопод, усиливается переработка органического вещества, детритофаги и грунтоеды становятся более подвижными, поскольку распределение органики в придонном слое и в грунте становится более мозаичным. Возможно, что эти процессы были подстегнуты формированием психросферы.

Роль фильтраторов в экологических превращениях, приведших к кембрийскому взрыву, была рассмотрена Н. Баттерфильдом (Butterfield, 1997, 2001). Он предположил, что решающее значение имело появление мезопланктонных фильтраторов, и даже описал найденные в нижнекембрийском местонахождении Кэп Маунтин изолированные фильтрационные щетинки, принципиально неотличимые от щетинок наиболее продвинутых современных фильтраторов. На рисунке представлены раннекембрийские членистоногие, которые могли играть роль фильтраторов. Это лишь самое общее представление о них, реконструкции даны в одном масштабе, в рамку вынесены увеличенные изображения мелких форм. Было описано и животное, которое может претендовать на роль мезопланктонного фильтратора. Это *Egsania minuscula* из раннего кембрия Китая (Chen et al., 2001) (см. рис. 1). Она представляет собой маленькое (2–3 мм) весьма многочисленное (известно более ста находок) членистоногое с ногами, несущими плотную бахрому тонких щетинок, сидящих на лопастных экзоподитах. Это животное было интерпретировано как ракообразное с простертыми в сторону ногами, сходное с *Remipedia*. Однако многие найденные экземпляры захоронены на боку, так что животное вполне могло иметь пendantsкие или семипendantsкие ноги. В этом случае ноги образовывали бы фильтрационную камеру, сходную с таковой филлопод. Помещение этого членистоногого в ракообразных невозможно, так как оно не имеет необходимого набора идеосегментов, у него отсутствуют мандибулы и максиллы, оно должно рассматриваться как псевдокрустacea. Строение щетинок не было достаточно подробно изучено из-за характера сохранности, но по размерам к ним подходят совершенные фильтрационные щетинки, описанные Баттерфильдом. Роль более крупных фильтраторов могли играть многие раннекембрийские нетрилобитовые членистоногие, включая и «мягких трилобитов (*Nectaspida*) (см. рис. 1). По размерам они близки к важнейшим нынешним фильтраторам евфаузидам, но не обладали совершенным фильтровальным аппаратом последних. Для них обычно реконструируют придонный образ жизни, но в этом случае непонятно, почему их скелет не расчленен на сегменты и не минерализуется. Фактически мы видим у них, как и у агностид, двустворчатую

раковину, только организованную не «порообразному», а «по-брахиоподному», с передней и задней створками. Одним из весьма совершенных фильтрационных аппаратов обладала *Xandarella* из местонахождения Чендзян, если его реконструкция правильна (Hou, Bergström, 1997). Для нее были реконструированы фильтрационные щетинки, перекрывающие пространство между пластинчатыми придатками узких, ноговидных члеников. Правда, при этом странно выглядят базальные членики эндоподитов, не несущие зубчатых гнатобаз, и ротовое отверстие не под гипостомой, а на его вершине. Тем самым оказывается, что, по крайней мере, к середине раннего кембрия вполне могло существовать достаточно эффективное сообщество подвижных планктических и нектических фильтраторов, способных работать в толще фотической зоны моря. В то же время, вряд ли следует принимать представления о том, что на основании изучения ориктоценозов кембрийских лагерштеттов можно предполагать принципиальное сходство кембрийского уровня развития планктона с современным (Conway Morris, 1986). По уровню специализации кембрийские планктонные фильтраторы, их способность к регулированию плотности популяции планктонных экосистем сильно уступали современным, что можно видеть хотя бы из значительной разницы существовавшего тогда и нынешнего разнообразия морской биоты. Даже фауна, названная Дж. Сепкоским палеозойской и существовавшая с ордовика до перми, была вдвое разнообразнее кембрийской, что свидетельствует о большей устойчивости поддерживающих ее существование планктонных систем.

На все эти преобразования хватило немногих миллионов лет одного томмотского века. По косвенным признакам можно предположить, что наравне с палеосколецидами, о присутствии которых можно судить по находкам их бляшек – хадемопанелл, и ксенузиями, дигноцируемыми по микродиктиям, уже существовали и первые членистоногие. В лагерштеттах следующего атдабанского века уже можно видеть широкий спектр жизненных форм членистоногих. Они составляют почти 40% родов животных, почти вчетверо больше, чем в сходных современных стадиях (Monge-Nájera, Hou, 2000), и намного больше, чем в среднекембрийском лагерштетте Беджес (28%), зато разно-

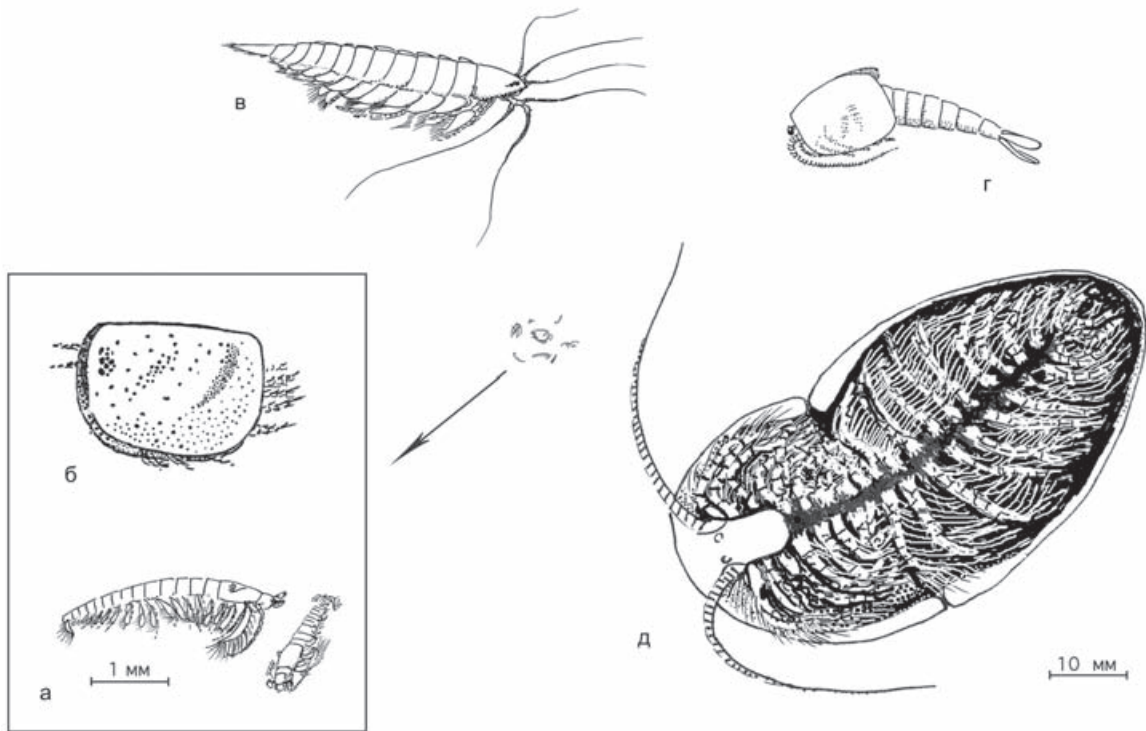


Рис. 1. Типы возможных раннекембрийских фильтраторов. Схематические реконструкции по фотографиям в Chen и др., 2001; Hou, Bergström, 1997, 2003. В центре рисунка все объекты показаны в одном масштабе. При фильтрации безраковинные формы могли плавать брюшной стороной вверх. Мезопланктеры: а – *Ercaia*, б – *Kunmingella*; макропланктеры: в – *Leanchoilia*, г – *Chuandianella*, д – *Nagaia*.

образии (показатель устойчивости) в последнем возрастает вдвое. Еще сильнее они доминировали по числу найденных особей (84% в Чендзяне и 61 % в Бёджес) и биомассе. В сходных современных экосистемах членистоногие составляют по биомассе 45%, но по числу родов уступают полихетам. Среди членистоногих мы видим весьма разных по внешнему виду животных, которые распадаются на две большие группы с дорзовентрально уплощенным телом и распростертыми в стороны ногами и с телом, уплощенным с боков, и педантными или семипедантными ногами. Естественно видеть в первых из них обитателей дна и во второй обитателей толщи воды, хотя всех их объединяет отсутствие специализированных ротовых придатков, все конечности, начиная с второй-третьей пары одинаковые. Среди тех и других присутствуют немногочисленные грасперы. Все они употребляют для ловли добычи пару передних конечностей, единственную у динокарид и, если верить принятым интерпретациям, вторую у мегахейр. Большинство грасперов – плавающие формы, даже дорзовентрально уплощенные аномалокариды, донные грасперы редки. Большинство остальных членистоногие были,

скорее всего, микрофагами, так как их пищесобирательный аппарат, по большей части был на уровне гнатобазического, хотя для *Ercaia* и *Xanderella* можно предполагать и существование торокального фильтрационного аппарата. У большинства из них установлено присутствие гипостома – предротового выступа, организующего при движении на брюшной стороне тела сагитальную циркуляцию воды, по внешней стороне круговорота вода шла назад, а по внутренней, вдоль тела, вперед, к рту. Зубчатые основания ног, гнатобазы, формировали пищевой комок. Возникли и другие приспособления для организации фильтрационных токов, главным образом для предотвращения их выхода вбок – плевры трилобитов и других схизорамий, двустворчатые раковины таких организмов как *Canadaspis* и форм, ранее принимавшихся за филлокарид и остракод. У всех их не оказалось главного движителя двустворчатых ракообразных – увеличенных вторых антенн. Похожее на этот вид движителя имеют лишь *Alalcomenus* и близкие формы (*Leanchoiliiida*), хотя их бичевидные эндиты на второй паре придатков слишком длинные, чтобы быть эффективным движителем. В раннекемб-

рийском Чендзяне доминировали в трофическом нуклеусе (80% общей численности и биомассы) двустворчатые брадорииды *Kunmingella* (80%), затем шли «мягкие трилобиты» *Nagaia* и уплощенный с боков *Isoxys*. Возможно, что описанный позднее мезопланктонный фильтратор *Ercania*, судя по многочисленности находок, также входил в трофический нуклеус. Таким образом, в экосистеме Чендзяна активно плавающие фильтраторы составляли большинство, хотя и были мало специализованными. В ориктоценозе Бёджес большинство составляла явный пелагический фильтратор *Marella* (почти 40%), но за ней шла «приапулида» *Ottoia* (25%), потом снова фильтратор *Canadaspis* (10%), и лишь потом дорзовентрально уплощенная *Burgessia* (5%). В современном трофическом нуклеусе мелководных теплых морей на первом месте стоят остракоды, затем полихеты и турбеллярии.

Важным указанием на особенности организации кембрийских экосистем служит обилие в них потребителей депонированной органики и суспензии – обогащенных органикой придонных слоев воды. Это свидетельствует о том, что значительная часть органического вещества фотосинтетиков не окислялась в толще воды бактериями сульфоредукторами, а достигала дна, и притом в виде, не приводящем к возникновению аноксии. Средством обеспечения этого может быть только пеллетный транспорт, обеспечивающий «пробивание» термоклина, быстро отправляющий органику на дно, где она и накапливалась в достаточно стойком к окислению виде. Это обеспечивало растянутое во времени ее потребление, необходимое и для существования достаточно устойчивых экосистем, и для реализации тенденции к появлению все более крупных, сложных и медленно развивающихся животных.

Дальнейший ход эволюции морских экосистем был для членистоногих драматичен. В ордовике формируется новая, палеозойская, судя по значительно воз-

росшему разнообразию весьма устойчивая биота, в которой членистоногие утрачивают позиции в пользу лофотрохозоев и лофофорных вторичноротых. Основными пелагическими фильтраторами становятся граптолиты, а донными – брахиоподы. Столь сильное доминирование членистоногих, какое они имели в кембрии, больше не восстанавливается вплоть, возможно, до кайнозоя, когда в морях устанавливается современная система фильтрации.

В качестве резюме вернемся к сформулированным выше признакам процесса, обозначенного как артроподизация:

а) членистоногие возникают близ начала кембрия в ходе очень быстрого процесса, где расстояние во времени между узлами кладов несравненно меньше времени существования последних; характерные признаки членистоногих появляются в любых сочетаниях примерно в одно и то же время, таксономическая структура членистоногих возникает в конце кембрия за счет вымирания носителей большинства из этих сочетаний, сохранившиеся сочетания приобретают характер синдромов крупнейших таксонов членистоногих;

б) естественноисторическим выражением артроподизации является процесс расширения зоны существования в гидросфере эукариотической жизни и повышения устойчивости морских экосистем за счет возникновения совершенной системы фильтрации;

в) формирование членистоногих принципиально усовершенствовало слагающую систему фильтрации, что подстегивало появление все более совершенных фильтраторов; процесс приобрел характер цепной реакции, но в ходе его членистоногие утратили свое господствующее среди фильтраторов положение, и лишь в кайнозое в некоторой степени восстановили его.

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Козволюция экосистем в условиях глобальных изменений прошлого» и Ведущей научной школы НШ.974.2003.5.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н. Проморфология. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных Т. I. М.: Наука, 1964. 441 с.
- Бурзин М. Б. Основные тенденции в историческом развитии фитопланктона в позднем докембрии и раннем кембрии // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 51–62.
- Бурзин М. Б. Эволюция бентосной растительности в позднем докембрии // Палеонтол. журн. 2001. № 5. С. 78–86.
- Заварзин Г.А. Развитие жизни на Земле // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2002. С.179–182.
- Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 213 с.

- Малахов В.В. Основные этапы эволюции эвкариотных организмов // Палеонтол. журн. 2003. № 6. С. 25–32.
- Павлов В.Я. Планы строения пищедобывательных аппаратов водных членистоногих // Питание морских беспозвоночных в естественных условиях. М.: ИОАН, 1986. С. 101–113.
- Павлов В.Я. Основные этапы развития пищедобывательной функции членистоногих // Структурно-функциональные исследования морского бентоса. М.: ИОАН, 1988. С. 95–104.
- Павлов В.Я. Жизненные формы свободноживущих ракообразных и система членистых (Articulata) // Количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосоядных рыб. М.: ВНИРО, 1988. С. 154–170.
- Павлов В.Я. Периодическая система членистоногих. М.: ВНИРО, 2000. 185 с.
- Пономаренко А.Г. Основные события в эволюции биосферы // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 15–25.
- Сергеев В.Н. Окременные микрофоссилии // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН РАН, 2002. С. 91–97.
- Соколов Б.С. Вендские полихеты // Соколов Б.С., Ивановский А.Б. Вендская система. Т. 1. Палеонтология М.: Наука, 1995. С. 198–200.
- Татаринов Л.П. Морфологическая эволюция триодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 257 с.
- Шенборн В. О первичном биотопе животного мира // Журн. общ. биол. 1987. Т. 47. № 1. С. 27–40.
- Федонкин М.А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Metazoa. М.: Наука, 1987. 176 с. (Труды ПИН АН СССР, т. 226).
- Aguinaldo A.M.A., Turbeville J.M., Linford L.S., Rivera M.C., Garey J.R., Raff R.A., Lake J.A. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. 1997. V. 387. P. 489–493.
- Ballard J.W.O., Olsen G.J., Faith D.P., Odgers W.A., Rowell D.M., Atkinson P.W. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods // Science. 1992. V. 258. P. 1345–1348.
- Bergström J. Metazoan evolution around the Precambrian–Cambrian transition // A.M. Simonetta, S. Conway Morris, eds. The Early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. (Proc. Int. Symp. Univ. Cameriono 27–31 March 1989). Cambridge Univ. Press, 1991. P. 23–34.
- Brenchley P. J., Harper D.A.T. Ecosystems, environments and evolution. London, Chapman, Hall Publ. House, 1998. 403 pp.
- Bousfield E.L. A contribution to natural classification of Lower and Middle Cambrian arthropods: food-gathering and feeding mechanisms // Amphipacifica. 1995. V. 2. № 1. P. 3–34.
- Briggs D.E.G., Fortey R.A. The Early Radiation and Relationships of the Major Arthropod Groups // Science. 1989. V. 246. P. 241–243.
- Budd G.E. Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example from anomalocaridid muscle // Lethaia. 1998. V. 31. P. 197–210.
- Budd G. E. The morphology and phylogenetic significance of *Kerygmachela kierkegaardii* Budd (Buen Formation, Lower Cambrian, N. Greenland) // Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sci. 1999 (for 1998). V. 89. P. 249–290.
- Budd G. E. Ecology of Nontrilobite Arthropods and Lobopods in the Cambrian // The Ecology of the Cambrian Radiation. New York, Columbia Univ. Press, 2001. P. 173–199.
- Butterfield N.J. Plankton ecology and the Proterozoic–Phanerozoic transition // Paleobiology, 1997, V. 23. № 2. P. 247–262.
- Butterfield N.J. Ecology and Evolution of Cambrian Plankton // The Ecology of the Cambrian Radiation. New York, Columbia Univ. Press, 2001. P. 200–216.
- Chen Jun-yuan, Vannier J., Huang Di-Ying. 2001. The origin of crustaceans: new evidence from the Early Cambrian of China // Proc. Roy. Soc. London. B. V. 268. P. 2181–2187.
- Chen Jun-yuan, Zhou Guiqing, Zhu MY, Yeh KY. The Chengjiang biota. A unique Window of the Cambrian explosion. Taichung, Nat. Mus. Nat. Sci. Taiwan, 1996. 222 pp.
- Chen Jun-yuan, Zhou Guiqing. Biology of the Chengjiang fauna // Bull. Nat. Mus. Nat. Sci. 1997. № 10. P. 11–103.
- Conway Morris S. A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia // Palaeontology. 1976. V. 19. P. 30–34.
- Conway Morris S. The community structure of the Middle Cambrian Phyllopod bed (Burgess Shale) // Palaeontology. 1986. V. 29. P. 423–467.
- Delle Cave L., Simonetta A.M. Early Palaeozoic arthropods and problems of arthropod phylogeny: with some notes on taxa of doubtful affinities // The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. 1991. Cambridge Univ. Press. P. 189–244.
- Dzik J., Krumbiegel G. The oldest «onychophoran» Xenusion: a link connected phyla // Lethaia. 1989. V. 22. P. 169–181.
- Fedonkin M.A. Cold Water Cradle of Animal Life // Paleontological Journ. 1996. V. 30. № 6. P. 669–673.
- Fryer G. Reflections on arthropod evolution // Biol. Journ. Linnean Soc. 1996. V. 58. P. 1–55.

- Hou Xianguang, Bergström J. The Chengjiang fauna – the oldest preserved animal community // The origin and Early Evolution of Metazoa. Paleontological Research. 2003. V. 7. № 1. P.55–70.
- Hou Xianguang, Bergström J. Arthropods of the lower Cambrian Chehngjiang fauna, southwest China // Fossils & Strata. 1997. № 45. 116 pp.
- Hou Xianguang, Bergström J., Ahlberg P. Anomalocaris and other large animals in the Lower Cambrian Chengjiang fauna of southwest China // GFF. V. 117. 1995. P. 163–183.
- Hou Xianguang, Siveter D.J., Williams M. 1996. Appendages of the arthropod Kunmingella from the Early Cambrian of China: Its bearing on the systematic position of the Bradoriida and the fossil record of the Ostracoda // Phil. Trans. R. Soc. London. B. V. 351. P. 1131–1145.
- Logan G.A., Hayes J.M., Hieshioma G.B., Summons R.E. Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles // Nature. 1995. V. 376. P. 53–56.
- Manton S. M. The evolution of arthropodan locomotory mechanismus. Part. 2. General introduction in the locomotory mechanismus of the Arthropoda // Zool. Journ. Linn. Soc. 1952. V. 42. P. 93–117.
- McMenamin M.A.S. The Garden of Ediacara // Palaios. 1986. V. 1. P. 178–182.
- Monte-Nájera, Hou Xianguang. 2000. Disparity, decimation and the Cambrian “explosion”: comparison of early Cambrian and Present faunal communities with emphasis on velvet worms (Onychophora) // Rev. Biol. Trop. V. 48. № 2. P. 333–351.
- Müller K.J. Phosphatocopine ostracodes with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden // Lethaia. 1979. V. 12. P. 1–27.
- Müller K.J. Crustacea with preserved soft parts from the Upper Cambrian of Sweden // Lethaia. 1983. V. 16. P. 93–109.
- Müller K.J., Waloszek D. Arthropod larvae from the Upper Cambrian of Sweden // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth Sci. 1986. V. 77. P. 157–179.
- Müller K.J., Waloszek D. Morphology, onthogeny and life habit of Agnostus pisiformis from the Upper Cambrian of Sweden // Fossils & Strata. 1987. № 19. P. 1–124.
- Müller K.J., Waloszek D. Ein Blick durch das “Orsten” Fenster in die Arthropodenwelt vor 500 Millionen Jahren // Verhandl. Deutsch. Zool. Gesells. 1991. V. 84. S. 281–294.
- Sharov A.G. Basic Arthropodan Stock. London, Pergamon Press, 1966. 271 pp.
- Seilacher A. Vendobiontia als Alternative zu Vielzellern // 34 Phylogenetisches Symposium in Hamburg. Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst. 1992. B. 89. Ergebnisband 11. S. 9–20.
- Seilacher A. 1997. Great Revolution in the History of Life. Journ. Nat. Hist. Mus., Inst., Chiba. V. 4. № 2. P. 87–91.
- Seilacher A. The meaning of the the Cambrian Explosion // Bull. Nat. Mus. Nat. Sci. 1997. № 10. P. 1–9.
- Seilacher A., Grazhdankin D, Legouta A. Ediacara biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists // The origin and Early Evolution of Metazoa. Paleontological Research. 2003. V. 7. № 1. P. 43–54.
- Valerntine J.W., Collins A.G. The significance of moulting in Ecdysozoan evolution // Evol., Development. 2000. V. 2. № 3. P. 152–156.
- Vidal G., Knoll A.H. Radiations and extinctions of plankton in the late Proterozoic and early Cambrian // Nature. 1982. V. 297. № 5861. P. 57–60.
- Walossek D. The “Orsten” window – a three-dimensionally preserved Upper Cambrian meiofauna and its Contribution to our understanding of the evolution of Arthropoda // The origin and Early Evolution of Metazoa. Paleontological Research. 2003. V.7. № 1. P. 71–88.
- Wills M.A. How good is the fossil record of arthropods? An assessment using the stratigraphic congruence of cladograms // Geol. Journ. 2001. V. 36. P. 187–210.
- Wray G.A., Levontin J. S., Shapiro L.H. Molecular evidence for deep Pre-Cambrian divergences among metazoan phyla // Science. 1996. 274. 568–573.
- Zherikhin V.V. Phylogenesis and Phylocoenesis // Evolution of the Biosphere. Rec. Queen Victoria Mus. Art. Gallery Launceston. 1997. № 104. P. 57–63
- Zhuravlev A.Yu. Biotic Diversity and Structure During the neoproterozoic-Ordovician Transition // The Ecology of the Cambrian Radiation. New York, Columbia Univ. Press, 2001. P. 173–199.
- Zhuravlev A.Yu., Riding R., eds. The Ecology of the Cambrian Radiation. Columbia Univ. Press, NY. 2001. 525 pp.

Ecological consequence of arthropodisation

A.G. Ponomarenko

“Cambrian explosion” of biological diversity is considered as a result of essential enlarging of part of hydrosphaera for animal colonisation by the arthropod filtration. Arthropodisation is not only a process of early evolution of this taxon but a chain process of changing all hydrosphaera.