

**ХИТИНОЗОИ: В ПОИСКАХ «МАТЕРИНСКОГО ЖИВОТНОГО»****Введение**

Хитинозои — мелкие (от 100 до 1500 мкм) органостенные микрофоссилии палеозоя, которые находят практически во всех морских терригенных отложениях. Группа оставалась мало исследованной и не использовалась для биостратиграфии с момента описания [Eisenack, 1931] до середины 60-х годов прошлого века, когда появились многочисленные публикации, посвященные хитинозоям. Название «хитинозои» («chitinozoa») закрепилось за этой проблематикой скорее исторически, так как настоящего хитинового материала в этих микрофоссилиях не обнаружено, и биологическая интерпретация генезиса группы по составу стенок пока неприменима. Данный факт был признан еще первооткрывателем группы [Eisenack, 1968] и подтвержден современными исследованиями [Dutta et al., 2007].

Находки первых хитинозой известны с верхов тремадокского яруса нижнего ордовика. В среднем ордовике и в силуре происходит бурный расцвет этой группы [Paris, Nölvak, 1999]. Исчезают они в отложениях моложе 360 млн лет, доживая почти до конца палеозоя [Paris, 1996].

Биостратиграфические зональные шкалы нижнего палеозоя опираются на ортостратиграфические группы фауны — граптолиты и конодонты, наравне с ними используются зональные шкалы по хитинозоям [Paris et al., 1999a].

К настоящему времени накоплен большой фактический материал по морфологии, биостратиграфии, палеоэкологии данной группы [Paris, 1996; Paris et al., 1999b]. Однако однозначного ответа на вопрос о принадлежности хитинозой к какой-то систематической группе так и не найдено.

**Что такое хитинозои?**

Сравнивая эту микропроблематику с различными современными и вымершими организмами, Альфред Эйзенак, впервые описавший ее из эрратических валунов Прибалтики [Eisenack, 1931], сначала пришел к выводу о том, что хитинозои могут относиться либо к вымершей группе Protozoa, либо к остаткам Metazoa (капсулы яиц гастропод или полихет). В одной из последних работ он констатировал, что капсулы или «коконы» (по [Kozlowski, 1963]) хитинозой, скорее всего, являются вместилищами для икры [Eisenack, 1968].

Детально рассмотрев существовавшие представления о природе хитинозой по зарубежным

источникам, А.М. Обут [1973] пришел к выводу, что хитинозои являлись специализированной группой одноклеточных водорослей. Сравнивая хитинозои с гистрихосферидами — динофлагеллятами, он отмечал их морфологическое сходство и делал вывод о том, что хитинозои являются «слепой специализированной ветвью» этой группы. Исчезновение хитинозой в конце девона связывалось с резкой дифференциацией морских бассейнов по глубинам и, соответственно, «...такое изменение физико-географических условий вызвало вытеснение специализированной группы Chitinozoa более приспособленными к этой среде динофлагеллятами, составляющими основную массу микропланктона с мезозоя и по настоящее время» [Обут, 1973].

Исторически сложилось — в России придерживаются взглядов А.М. Обути на то, что хитинозои являются цистами одноклеточных водорослей, например динофлагеллят [Обут, 1973], и относить их надо к отделу Dynophyta царства растений. С этой точки зрения объясняют планктонный образ жизни, не хитиновый, но близкий к кутину материал стенки, наличие отростков. Современные динофлагелляты при неблагоприятных условиях формируют цисту и падают на дно. Аналогичный механизм предлагался для объяснения появления устойчивой к внешним воздействиям органической стенки хитинозой. Противоречит такой интерпретации наличие оперкулума (пробки), большой относительный размер хитинозой, сложная морфология везикул, не похожая на известные гистрихосфериды, отсутствие следов жгутиков и характерных поперечных и продольных бороздок. С большими допущениями объясняются находки хитинозой в виде цепочек и уложенные спирально цепочки в коконах [Обут, 1973].

Большинство современных исследователей хитинозой принимают выводы Париса и Грана [Paris, 1981, 1996; Grahn, 1982; Paris, Nölvak, 1999; Grahn, Paris, 2011], которые развили идею Эйзенака [Eisenack, 1968] и Козловского [Kozlowski, 1963] о принадлежности этой группы к яйцам несохранившихся мягкотелых Metazoa. Приводятся следующие доводы.

При условии хорошей сохранности, (не расплюснутые, с ненарушенным рельефом поверхности) хитинозои обладают тремя основными характерными признаками: 1) состоят из органической стенки, окружающей внутреннюю полость, 2) имеют отверстие — устье (апертура), герметизированное пробкой, 3) радиально симметричны (рис. 1).

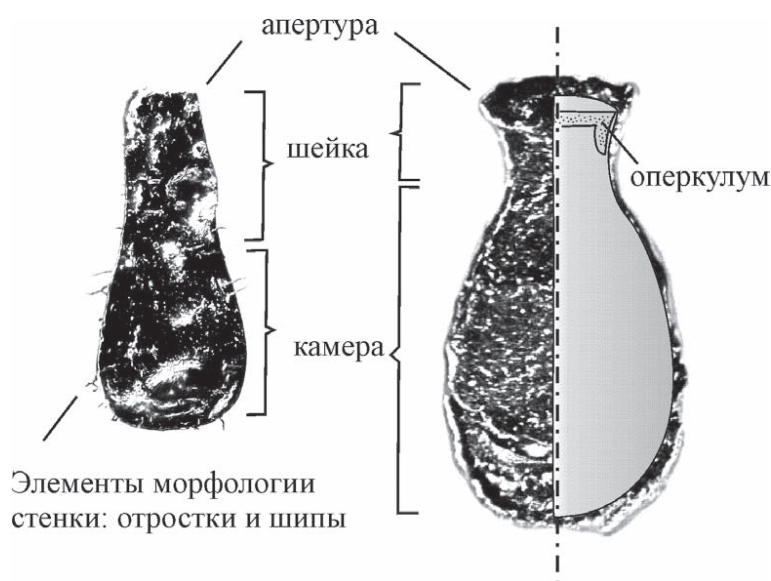


Рис. 1. Строение везикул хитиной. Слева *Belonechitina cactacea*, справа *Lagenochitina grossum* в разрезе

Живому организму требуются более чем одно отверстие в твердой оболочке для осуществления жизненных функций, таких как питание, выделение, размножение [Nölvak, 2002]. Это правило применимо и для одноклеточных, и для многоклеточных. Герметичная крышка сохраняет внутренний объем везикул и защищает от внешних воздействий, одновременно не позволяя соотноситься с внешней средой. Такая герметизация требуется скорее для репродуктивных стадий развития организма. Отсутствуют и мелкие отверстия в стенке хитиной, которые могли использоваться для жгутиков, если бы они были родственны с динофлагеллятами. Найденные перфорационные отверстия не имеют систематического характера и интерпретировались как следы воздействия хищников-паразитов [Обут, Заславская, 1985].

Судя по присутствию хитиной практически во всех терригенных отложениях — выраженное эврифациальное распространение, они перемещались по бассейну совместно с планктонными организмами. Мелкий размер не позволял им самостоятельно передвигаться в толще воды. Морские течения и гравитационное движение осадка на глубину распространяли хитиной далеко за пределы ареала появления. Логично предположить, что если они были самостоятельными организмами и вели планктонный образ жизни, то в находках должны быть представлены более одной, если не все формы жизненного цикла одно- или многоклеточного организма. Но пока таких форм не обнаружено. Следовательно, мы исследуем жизненную стадию организма, морфологически одинаковую от появления и до перехода к последующей стадии.

Стадия, следующая за везикулярной (дальнейшее развитие), не оставила следов в палеонтологической летописи или пока не ассоциируется с хитиной.

В терригенных морских отложениях западного склона Южного Урала хитиной находят в ассоциации с акритархами, конодонтами, сколекодонтами и граптолитами [Iakupov, 2011]. Но хитиной встречаются гораздо шире, чем известные бентосные или неритовые организмы, в связи с этим чаще всего эту группу микроорганизмов относят к пелагическим формам. Но существуют работы, в которых выделяют глубоководные и мелководные виды хитиной и соответствующие биофаши [Nestor, 1998].

Хитиной чаще всего находят в виде одиночных везикул. Цепочечные формы (рис. 2), вероятно, образовывали все хитиной, но такие находки редки, в основном сохраняются одиночные везикулы даже при массовом (более 8 на грамм) количестве хитиной в породе. Соединение оральной и аборальной части везикул в цепочечный ряд позволяет объяснить такие элементы морфологии как базальный шрам, мукрон; особенно ярко видны эти проявления цепочечных соединений у *Margachitina margaritana*. Хитиной *Cingulochitina* sp. также выявляют соединение юбочки аборального полюса везикулы с оральным полюсом предыдущей. Эти элементы соединения хорошо проявляются во внешней морфологии, являясь родовыми и видовыми признаками [Paris et al., 1999b].

Коконные или «яичные капсулы» [Kozlowski, 1963] позволили определить причину нахождения непоследовательно соединенных хитиной [Paris,

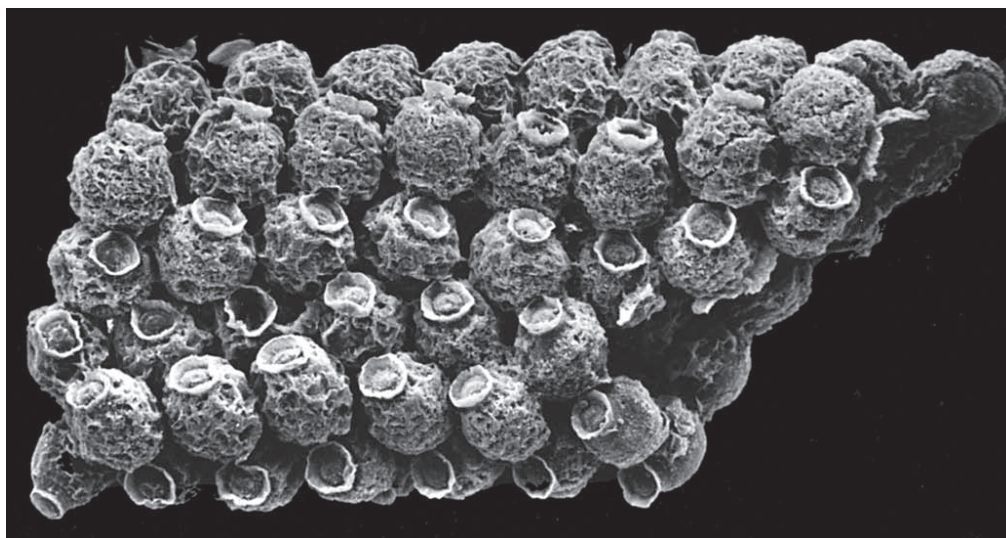


Рис. 2. Спиральная укладка хитинойзой *Desmochitina nodosa* (из [Paris, Nölvak, 1999, Fig. 2])

Nölvak, 1999], когда крепление происходило «встречным слипанием» [Paris, 1981; Заславская, 1983] и другими вариантами, отличными от последовательного. На фотографиях видно, что цепочка хитинойзой уложена спирально [Paris, Nölvak, 1999, Fig. 2], формируя кокон. Нахождение хорошо сохранившихся коконов *Desmochitina nodosa* в скважинах Эстонии [Paris, Nölvak, 1999] — дополнительный аргумент в пользу «репродуктивной» гипотезы. Подобным способом — соединяя яйца в нить и укладывая их в коконы, размножаются некоторые современные насекомые, амфибии, морские беспозвоночные.

После выделения в водную среду, вероятно, происходило последовательное разрушение наружного мягкого кокона — разрыв цепочек везикул — разрушение внешней (мягкой) оболочки единичной везикулы — перенос — захоронение — уплощение и изменение химического состава стенки в результате катагенеза.

Отростки и другие элементы морфологии наружной стенки хитинойзой, скорее всего, развивались в слизистой оболочке. Вероятно, у хитинойзой существовало несколько слоев: первый слой — двойная стенка везикулы, второй слой — внешняя (мягкая) оболочка везикулы (капсула), в которой развивались элементы морфологии стенки. Наличие такой оболочки описано для *Lagenochitina esthonica* Eisenack, 1955, окруженной фрамбоидным пиритом, фиксирующим слизистый или «желатиновый» слой [Grahn, Paris, 2011].

Если отростки, юбочки и другие элементы морфологии стенки везикулы образовывались до момента кладки, то слизистая оболочка удерживалась отростками, формируя внешнюю слизистую стенку.

Тогда по максимальной длине отростков или юбочек можно проводить внешнюю границу слизистой стенки «овоида». Слипание в цепочки происходило не только посредством морфологических элементов самих везикул, но и поддерживалось наружным слизистым слоем.

Если элементы морфологии формировались после кладки и их затвердевание (полимеризация) происходило под действием внешних факторов среды, например света, то отростки могли продолжать расти в слизистой оболочке до разрушения слизистого мешка и до начала своего отвердевания.

Возможно, отростки служили для повышения флотации, развитие этих элементов происходило со временем — увеличение размера и количества, усложнение возрастает от позднего ордовика к силуру [Paris, 1981].

#### Кто же мог быть «материнским животным» для хитинойзой?

То, что хитинойзой встречаются практически во всех типах терригенных пород, за исключением рифовых построек и грубозернистых песчаников, позволило предположить, что хитинойзоофоры были частью зоопланктона [Grahn, Paris, 2011].

Следуя «репродуктивной» гипотезе происхождения хитинойзой, необходимо найти подходящий организм, который мог оставлять свои кладки в морских условиях. «Материнское животное» или хитинойзоофора [Grahn, 1982] должно было быть морским беспозвоночным, вероятно червеобразным [Paris, 1981], от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в длину, исходя из способности откладывать длинные цепочки яиц и судя

по размерам самих хитинозой [Grahn, Paris, 2011]. Скорее всего, ареал распространения хитинозой необязательно должен совпадать с ареалом обитания хитинозоофор. Стратегий размножения могло быть несколько: «материнское животное» выбрасывало яйца в водную среду или прикрепляло к плавающим объектам (например к водорослям [Grahn, Paris, 2011]), и далее морские течения могли выносить кладки или их фрагменты — кластеры и цепочки за пределы ареала обитания «хитинозоофор».

Захоронение герметично закрытых хитинозой, вероятно, связано с условиями быстрого накопления осадка, когда развитие личинки невозможно из-за погребения везикул в терригенных отложениях. Замкнутый объем внутри везикул сохранял органическое вещество, которое в катагенезе превратилось в слепок фрамбоидного пирита, полностью выполняющий внутреннюю полость, но позволяющий проводить родовые определения [Пакуров, 2011]. Свободно плавающие (планктонные) хитинозой в благоприятных условиях трансформировались в следующую стадию — личинка покидала пределы везикулы и развивалась во взрослое животное. Большинство объемных и уплощенных везикул, у которых сохранилась крышечка (оперкулум) были погребены на стадии яйца, а уплощенные везикулы, у которых нет оперкулума или внутреннего содержания в виде фрамбоидного пирита — являются остатками камеры после развития и выхода личинки. Это объясняет иногда раздельную, а иногда совместную встречаемость объемных и уплощенных везикул в разрезах ордовика Южного Урала.

В современных морях многие кольчатые черви выбрасывают в водную среду яйца, соединенные в нити или объединенные в слизистый кокон. После выделения шаровидной слизистой кладки у современных полихет *Phyllococe groenlandica* Orsted происходит дальнейшее развитие из яиц в личинки — трохофоры, которые способны к активному передвижению и ведут пелагический образ жизни [Helm et al., 2013].

В наше время морские кольчатые черви живут в литорали и сублиторали до глубин в 500 м (*Owenia fusiformis* Delle Chiaje), зарываясь в илистый грунт. Могут образовывать колонии поселения, обитать в водах разной солености, в том числе и в опресненных водах. В океанах современные кольчатые черви могут встречаться до предельных глубин 10–11 км и во всех широтах [Жизнь животных, 1968].

Сходство способов крепления яиц аннелид с найденными цепочечными формами хитинозой и образ жизни кольчатых червей, отвечающий «репродуктивной теории», позволяют предположить, что хитинозоофоры имели с ними много общих черт. Однако прямое родство предположить не-

возможно, так как аннелиды известны с раннего палеозоя и доныне, а хитинозой исчезают в позднем девоне.

Подобные формы размножения известны у многих морских животных, например у моллюсков. Но и современные насекомые также откладывают очень похожие по форме и размеру яйца. В этом контексте интересно замечание [Paris, 1981; Nölvak, 2002] о том, что исчезновение хитинозой из морских отложений в самом конце девона совпадает с появлением первых насекомых на суше. Возможно, что хитинозоофоры являлись предками насекомых и покинули океан, осваивая новые экологические ниши.

## Заключение

Хитинозой остаются проблематичными органическими остатками раннего — среднего палеозоя, но при этом являются хорошим биостратиграфическим инструментом для определения возраста терригенных отложений ордовика и силура. Можно предположить, что нахождение «материнского животного» хитинозоофоры подтвердит гипотезу о том, что это животное имело внешний вид и механизм размножения, сходный с современными кольчатыми червями. Такая интерпретация позволяет объяснить широкое распространение хитинозой в терригенных отложениях и некоторые особенности морфологии — цепочечные и коконовые формы нахождения везикул.

## Литература:

Заславская Н.М. Силур Сибирской платформы. Хитинозой. — М.: Наука, 1983. — 90 с. — (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 518).

Жизнь животных / Под ред. Л.А. Зенкевич. В 6 т. — М.: Просвещение, 1968. — Т. 2 — 616 с.

Обут А.М. О географическом распространении, сравнительной морфологии, экологии, филогении и систематическом положении хитинозой // Среда и жизнь в геологическом прошлом (поздний докембрий и палеозой Сибири). — Новосибирск: Наука, 1973. — С. 72–84.

Обут А.М., Заславская Н.М. О следах жизнедеятельности и скелетных остатках паразитов у хитинозой // Среда и жизнь в геологическом прошлом (палеобассейны и их обитатели). — Новосибирск: Наука, 1985. — С. 62–64.

Dutta S., Brocke R., Hartkopf-Froeder C., et al. Highly aromatic character of biogeomacromolecules in Chitinozoa: A spectroscopic and pyrolytic study // Organic Geochemistry. — 2007. — V. 38, Is. 10. — P. 1625–1642.

Eisenack A. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs. I // Palaontologische Zeitschrift. — 1931. — V. 13. — P. 74–118.

Eisenack A. Über Chitinozoen des Baltischen Gebietes // Palaeontographica A. — 1968. — 131. — P. 137–198.

**Grahn Y.** Chitinozoophoran palaeoecology in the Ordovician of Oland // *Sveriges Geologiska Undersökning*. – 1982. – C. 792. – P. 1–17.

**Grahn Y., Paris F.** Emergence, biodiversification and extinction of the chitinozoan group // *Geological Magazine*. – 2011. – 148 (2). – P. 226–236.

**Helm C., Schemel S., Bleidorn C.** Temporal plasticity in annelid development – ontogeny of *Phyllodoce groenlandica* (Phyllococeidae, Annelida) reveals heterochronous patterns. // *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)*. – 2013. – 320B. – P. 166–178.

**Iakupov R.R.** Ordovician chitinozoa of South Ural, ecology and paleobiogeography // *Proceedings of the sixth International conference “Environmental Micropaleontology, Microbiology and Meiobenthology.”* September 19–22. – Moscow, 2011. – P. 311–313.

**Kozłowski R.** Sur la nature des Chitinozoaires // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 1963. – 8. – P. 425–449.

**Nestor V.** Chitinozoan biofacies of late-early Llandovery (*Coronograptus gyphus*) age in the East Baltic // *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology*. – 1998. – 47, 4. – P. 219–228.

**Nõlvak J.** Chitinozoan biostratigraphy in the Ordovician of Baltoscandia: Doctoral dissertation thesis / Tallinn Technical University, Institute of Geology. – Tallinn, 2002. – 200 p.

**Paris F.** Les Chitinozoaires dans le Paléozoïque du sud-ouest de l'Europe (Cadre géologique – étude systématique – biostratigraphie): Mémoire de la Société géologique et minéralogique de Bretagne. – 1981. – 26. – 496 p.

**Paris F.** Chitinozoan biostratigraphy and palaeoecology // *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. – 1996. – V. 2. – P. 531–552.

**Paris F., Verniers G., Achab A. et al.** Correlation of Ordovician regional chitinozoan biozonations // *Acta Universitatis Carolinae. Geologica*. – 1999a. – 43, 1/2. – P. 291–294.

**Paris F., Grahn Y., Nestor V., Lakova I.** A revised chitinozoan classification // *Journal of Paleontology*. – 1999b. – 73, 4. – P. 549–570.

**Paris F., Nõlvak J.** Biological interpretation and paleo-biodiversity of a cryptic fossil group: the “chitinozoan animal” // *Geobios*. – 1999. – V. 32, 2. – P. 315–324.