

УДК 564.551

О ГИГАНТИЗМЕ У РАННЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ БРАХИОПОД ОТРЯДА CHONETIDA

© 2022 г. Г. А. Афанасьева*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

**e-mail: g.afanasjeva@mail.ru*

Поступила в редакцию 22.11.2021 г.

После доработки 01.12.2021 г.

Принята к публикации 01.12.2021 г.

Для второй половины турнейского века и для визейского века раннего карбона характерно появление гигантских форм брахиопод, в том числе среди представителей отряда Chonetida. Опираясь на опыт наблюдений гигантизма у ныне живущих организмов, происхождение этого явления можно связать с максимумом крупной раннекаменноугольной трансгрессии, вызвавшей углубление морских бассейнов и понижение температуры придонных слоев воды.

Ключевые слова: брахиоподы, Chonetida, гигантизм, ранний карбон, углубление морских бассейнов, понижение температуры придонных вод

DOI: 10.31857/S0031031X22030023

Явление гигантизма распространено среди раннекаменноугольных брахиопод отряда Chonetida. Наиболее отчетливо оно выражено у родов *Daviesiella* Waagen, 1884, *Megachonetes* Sokolskaja, 1950 и *Delepinea* Muir-Wood, 1962, у которых размер раковины в несколько раз превышает средний размер представителей отряда. Так, ширина раковины у рода *Daviesiella* из визейского яруса Западной Европы достигает 90 мм, у рода *Megachonetes* из верхней части турнейского яруса и визейского яруса Русской платформы, Урала, Азии, Западной Европы, Австралии – 60 мм, а у рода *Delepinea*, распространенного в верхней части турнейского яруса и в визейском ярусе России, Западной Европы, Азии, Северной Африки и Австралии – 120 мм, при ее среднем значении у хонетид 10–20 мм (табл. I, см. вклейку).

Одновременно существовали гиганты и в других отрядах артикулят, например, в отряде *Productida*: род *Gigantoproductus* Prentice, 1950 и род *Titanaria* Muir-Wood et Cooper, 1960 из визейского и серпуховского ярусов; в отряде *Spiriferida*: род *Davidsonina* Schuchert et LeVene, 1929 из визейского яруса, некоторые виды рода *Spirifer* Sowerby, 1816 и род *Asyrinxia* Campbell, 1957 из верхней части турнейского яруса и др. Появление гигантских форм среди брахиопод происходило только в определенном хронологическом диапазоне: вторая половина турнейского века–визейский век, и имело, по-видимому, общую причину.

Появление гигантских форм среди морских беспозвоночных современных морей многие биологи связывают с их существованием в низкотемпературных глубоководных или высокоширотных условиях, в соответствии с экогеографическим “Правилем Бергмана” (ПБ). Первоначально ПБ было сформулировано в отношении наземных теплокровных позвоночных животных (Bergmann, 1847). Затем, в связи с многочисленными наблюдениями бергмановских клин у самых разных групп теплокровных и холоднокровных, позвоночных и беспозвоночных групп – млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, земноводных, рыб, членистоногих, моллюсков и др. ПБ было распространено и на них (Винарский, 2013). В том числе возможность существования такого рода клин была отмечена и у ныне живущих брахиопод. И хотя четкие тенденции в соотношении размера с географической широтой и глубиной местообитания у них пока не выявлены, известно, что наиболее крупные современные брахиоподы обитают между 30° и 60° широты в обоих полушариях, а наибольший из них по размеру раковины род *Magellania* Bayle, 1880 из отряда *Terebratulida*, достигающий в длину до 90 мм, распространен в холодных водах в южных широтах у берегов Южной Америки. Вообще, у теребратулид в Южном полушарии отмечено увеличение длины раковины по направлению к полюсу (Peck, Harper, 2010).

В то же время, наблюдения показали, что ПБ не является всеобщим, и степень распространенности бергмановских клин остается неясной. Его валидность подвергалась сомнению рядом исследователей. В настоящее время признается, что ПБ носит статистический характер, и предлагается считать его валидным экологическим эмпирическим обобщением (James, 1968; Пантелеев, 1994; Meiri, Dayan, 2003; Meiri, 2011; Винарский, 2013 и др.).

Нет также единого мнения относительно таксономического уровня, на котором следует рассматривать действие ПБ. На практике он принимается в широком таксономическом диапазоне, от внутривидового до уровня целых сообществ, в разной степени филогенетически близких (Meiri, Dayan, 2003; Meiri, 2011).

Относительно характера проявления ПБ существуют две основные гипотезы – неадаптивная и адаптивная. Неадаптивная предполагает непосредственное прямое модифицирующее воздействие понижения температуры на организм. Адаптивная, принимаемая большинством исследователей, устанавливает зависимость размера от взаимодействия нескольких адаптивных факторов, которые находятся под контролем естественного отбора, обуславливающего достижение оптимального размера тела в данных условиях. Признание адаптивных причин изменений аллометрических параметров и влияния размеров на функциональную оценку морфологических структур принято также в экологии и эволюционной морфологии (Gould, 1966 и др.).

Под влиянием понижения температуры глубоких слоев воды непосредственными причинами увеличения роста могут быть задержка половой зрелости, нехватка пищи, снижение давления хищников, повышение уровня растворенного в воде кислорода. В основном же крупный размер у холодноводных форм обусловлен более поздним, чем у тепловодных форм, началом размножения, которое замедляет рост и приводит к увеличению размера тела. Это объясняется тем, что с началом репродукции у холодноводных животных большая часть энергии направляется на размножение, а не на рост – он или сокращается до минимума, или прекращается, что ведет к замедлению или приостановке развития. Начало размножения откладывается, и до перехода к нему животные могут достигать крупных размеров (Angiletta et al., 2004; Винарский, 2013 и др.).

В целом связь между углублением водоемов, соответственно, понижением температуры придонных вод, и увеличением размеров тела их обитателей в той или иной мере наблюдается. Поэтому, несмотря на дискуссионность проблемы, представ-

ляется возможным использовать опыт наблюдений над гигантизмом современных глубоководных морских беспозвоночных для понимания причин этого явления у ископаемых брахиопод.

Со второй половиной турнейского века и с визейским веком связан максимум крупной раннекаменноугольной трансгрессии, вызвавшей углубление морских бассейнов и, соответственно, понижение температуры придонных вод, поэтому в данном случае представляется оправданным объяснение появления гигантских форм с позиций ПБ. Возможно, что возникновение в это время гигантских представителей хонетид и других брахиопод является результатом их существования на больших глубинах в низкотемпературных условиях. Такой образ жизни, по-видимому, допустим для брахиопод в целом, о чем свидетельствует наличие среди современных артикулят обитателей на глубине до 2000 м и более (Zezina, 2008).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винарский М.В. О применимости Правила Бергмана к эктотермальным организмам: современное состояние проблемы // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 5. С. 327–339.
- Пантелеев П.А. Правило Бергмана – концептуальный и эмпирический аспекты // Успехи совр. биол. 1994. Т. 114. № 1. С. 42–51.
- Сокольская А.Н. Chonetidae Русской платформы. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 108 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 27).
- Angiletta M.J., Todd D., Sears M.J. Temperature, growth rate and body size in ectotherms: fitting pieces of life—history puzzle // Integr. Comp. Biol. 2004. V. 44. P. 486–509.
- Bergmann C. Über die Verhältnisse der Wämeökonomie der Thiere zu ihrer Größe // Abg. Götting. Stud. 1847. Bd 3. № 1. S. 595–708.
- Gould S.J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // Biol. Rev. 1966. V. 41. P. 387–640.
- James F.C. A more precise definition of Bergmann's Rule // Amer. Zool. 1968. V. 8. P. 815–816.
- Meiri Sh. Bergmann's Rule – what's a name // Glob. Ecol. Biogeogr. 2011. V. 20. P. 203–207.
- Meiri Sh., Dayan T. On the validity of Bergmann's Rule // J. Biogeogr. 2003. V. 30. P. 331–351.
- Muir-Wood H.M. Chonetidina // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. Vol. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1965. P. 412–438.
- Peck L.S., Harper E.M. Variation in size of living articulated brachiopods with latitude and depth // Mar. Biol. 2010. V. 157. № 10. P. 2205–2213.
- Zezina O.N. Biogeography of the Recent brachiopods // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 8. P. 830–858.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1. *Megachonetes siblyi* (Thomas), раковина с сочлененными створками, вид со стороны спинной створки, $\times 1.25$; Англия; нижний карбон, визейский ярус (из: Muir-Wood, 1965).

Фиг. 2. *Daviesiella llangollensis* (Davidson), брюшная створка, $\times 1$: 2а – вид снаружи, 2б – вид сбоку; Уэльс; нижний карбон, визейский ярус (из: Muir-Wood, 1965).

Фиг. 3, 4. *Delepinea somoides* (Sowerby): 3 – брюшная створка, $\times 1$; Русская платформа; визейский ярус, алексинский горизонт; 4 – раковина с сочлененными створками, вид со стороны спинной створки, $\times 1$; Русская платформа; нижний карбон, визейский ярус, тульский горизонт (из: Сокольская, 1950).

On Gigantism in the Early Carboniferous Brachiopods of the Order Chonetida

G. A. Afanasjeva

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

The phenomenon of gigantism among the Lower Carboniferous brachiopods of the order Chonetida by analogy with living organisms is considered as an adaptation for existence in deep cold water.

Keywords: Brachiopods, Chonetida, gigantism, Early Carboniferous, deepening of marine basins, lowering the water temperature

