

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ В ПАЛЕОНТОЛОГИИ

И.С. Барсков

Впервые понятие о том, что в настоящее время обозначается как жизненная форма, было введено в 1806 г. Александром фон Гумбольдтом, выделившим 19 <основных растительных форм>, характеризующихся различным морфологическим (<физиогномическим>) обликом, хотя такие растительные формы как деревья, кустарники, травы выделялись еще Теофрастом (IV в. до н.э.).

Общепринятого определения, критериев или принципов выделения жизненных форм (жф) ни в ботанике (первое формальное определение жф предложено Е. Вармингом (Warming) в 1908 г.), ни в зоологии (первоопределение - К. Фридериксу (Friederichs), 1930г.) - не существует. Отнесение организмов к одной и той же жф базируется на трех типах экологически обусловленных сходств: сходство морфологии (габитусе), сходство в физиологии (способ движения, питания), сходство в условиях обитания (принадлежность к одной адаптивной зоне). Общность в условиях обитания (экологии) считается причиной возникновения двух первых сходств. В зависимости от того, какой из этих групп сходств придается первостепенное значение, понимание жф у разных авторов достаточно сильно расходятся. Имеется, по крайней мере, пять различных подходов к выделению и пониманию жф [1]. Так, ботанике применяется несколько систем жф. При характеристике растительности биомов и географических областей и районов обычно используют классификацию К. Раункиера (1934). Экологически ориентированной является система И.Г. Серебрякова.

В зоологии понятие жизненных форм стало использоваться лишь в 20 веке, вначале при описании наземных фаун (энтомология, зоология позвоночных), позже для обитателей моря. В основу экологической классификации выделения жизненных форм морских организмов положены (в нисходящем порядке): принадлежность к определенной адаптивной зоне моря (бентос, планктон, нектон, плейстон и т.д), физиологические особенности (способность и тип передвижения, способ питания), морфология (размеры, форма тела). Здесь на первом месте стоит экологический аспект, а в классификации растений, первостепенное значение имеют физиологические или морфологические характеристики. Таким образом, система жф - это экологическая классификация независимая от таксономической системы, отражающая процесс адаптогенеза. Предлагались и общие системы жф, которые охватывали все разнообразие адаптивных признаков организмов (Gams, 1918; Friederichs, 1930; Aleev and Burdak, 1984). Будучи несомненно полезными при обсуждения общих проблем, они не смогли быть использованы для выявления экологической структуры таксонов различного ранга и их экологической эволюции. Научно продуктивными являются подходы, при которых критерии выделения жизненных форм и создания экологических классификаций определяются тем, какие задачи ставит перед собой исследователь. По-видимому, наиболее общей может служить следующая формулировка: жизненная форма - единица экологической классификации организмов, характеризующаяся сходством морфологии (внешнего облика, габитуса) и биологических

(физиологических) особенностей, возникшим в результате приспособления организмов к сходным условиям среды обитания.

В изучении ископаемых учение о жф практически не используется. Возможно, это может быть связано с тем, что если жф современных организмов выделяются при непосредственном наблюдении их местообитания, способа передвижения, питания, морфологических адаптаций к среде, то для ископаемых эти характеристики являются предметом адаптивной интерпретации морфологии и тафономических наблюдений. Важность создания экологической классификации отдельных групп организмов прошлого подчеркивал Р.Ф. Геккер. В работах Р.Л. Мерклина и Л.А. Невесской были попытки анализа экологической структуры некоторых локальных фаун двустворчатых моллюсков кайнозоя с выделением жф.

В данном докладе излагаются результаты коллективного комплексного изучения экологической структуры 23 отрядов палеозойских головоногих моллюсков с наружной раковиной на уровне родов (всего более 1000 родов), в том числе 7 отрядов аммоноидей (более 650 родов) [2]. Основой выделения жф является анализ конструктивных особенностей наружной раковины цефалопод, позволяющий провести их адаптивную интерпретацию. Оцениваются степень и способы поддержания плавучести (строение сифона), способы поддержание ориентированного положения (внутрисифонные и камерные отложения и др), способность к активному плаванию (строение устья, форма раковины). Выделены бентосная, бентопелагическая, нектобентосная и планктонная жф.

Выявление соотношений жизненных форм в каждом из отрядов и их изменений на протяжении времени существования отряда позволило установить основные закономерности экологической эволюции сообщества цефалопод на протяжении палеозоя. Исходной жизненной формой в эволюции класса была бентопелагическая (род *Plectroboceras*, отряд *Ellesmerocerida*). Уже в начале ордовика в сообществе цефалопод присутствовали все жф, что свидетельствует о быстром освоении ими всех адаптивных зон моря. Стабильная экологическая структура сохраняется на протяжении всего ордовика, несмотря на то, что в середине периода таксономическая структура довольно резко меняется (появляются 7 новых отрядов). Вновь появившиеся таксоны относительно равномерно заполняли адаптивные зоны и ниши, и структура адаптивных зон оставалась стабильной. Первое значительное изменение в экологической структуре сообщества произошло в силуре, существенно увеличивается количество придонных обитателей (бентосная и бентопелагическая жф) и уменьшается количество планктонных. В девоне сбалансированная экологическая структура восстанавливается, несколько увеличиваются пропорции пелагических форм: появляются аммоноидеи (исходно планктонная жф). В конце франского века произошло крупнейшее нарушение экологической структуры: количество бентосных и бентопелагических форм резко сокращается, втрое увеличивается пропорция планктонных, в основном за счет появления климениид. Эти изменения логично связываются с распространением в это время аноксидных условий, которые привели к сокращению бентосных местообитаний. Катастрофическое падение таксономического разнообразия цефалопод на границе девона и карбона было быстро восстановлено за счет радиации

нектобентосных аммоноидей, которые пережили событие. В раннем карбоне исчезают последние бентосные цефалоподы. Интервал карбона-средней перми характеризуется относительно стабильной экологической структурой, таксономически это в основном аммоноидеи и наутилиды. Увеличение числа планктонных форм в конце средней перми, было связано не с событиями катастрофического вымирания, как это было в начале силура и в конце франа, а с появлением представителей новой, исходно пелагической группы - отряда *Ceratitida*, которые пережили величайший кризис в истории Земли, и дали начало всем мезозойским аммонитам.

Основной тенденцией в экологической эволюции сообщества цефалопод в палеозое было сокращение количества придонных обитателей, расширение спектра планктонных форм - пелагеизация сообщества. Периоды нестабильной <аномальной> экологической структуры в большинстве случаев были результатом нестабильности или резких изменений среды. Эта закономерность подтверждается не только анализом глобального сообщества в целом, но более детальными исследованиями изменений в локальных сообществах аммоноидей конкретного, Уральского Палеобассейна, которые были прослежены от яруса к ярусу на протяжении от раннего девона до конца перми.

Литература

1. Ю.Г. Алеев. Экоморфология. Киев. Наукова Думка. 1986. 423 с.
2. I. S. Barskov, M. S. Boiko, V. A. Konovalova, T. B. Leonova and S. V. Nikolaeva. Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic\\ Paleontological Journal. 2008. Vol. 42. No. 11. pp. 1167-1284.