

ФРАКТАЛЬНОСТЬ В СТРОЕНИИ РАКОВИНЫ И ЭВОЛЮЦИИ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Н.Ю. Иванова, В.Б. Сельцер, А.В. Иванов

На примере головоногих моллюсков, аммонитов, прослежено усложнение фрактальности строения их раковины как в процессе индивидуального развития (онтогенезе), так и в эволюции группы (филогенезе). Допускается аналогия с кривыми Коха. Предполагается, что фрактальность следует рассматривать как адаптивное и эволюционное преимущество, объясняющее высокий темп эволюции аммонитов и конкретные причины их вымирания.

Широкое распространение фракталов в природе общеизвестно. Фрактальность обнаружена в строении самых различных природных объектов, в том числе, живых организмов (см., например, [1]). Этот факт рассмотрен нами на примере строения раковин ископаемых головоногих моллюсков – аммонитов, у которых черты фрактальности выражены наиболее ярко.

Аммониты (подкласс *Ammonoidea*) – вымершая группа головоногих моллюсков [2], имевших в подавляющем большинстве случаев плоскоспиральную раковину (рис.1). С каждым оборотом спирали у раковины увеличивается площадь сечения, что естественно связано с ростом организма. Внешняя поверхность раковины может быть гладкой, а может иметь разнообразные ребра, пережимы, иногда бугорки и шипы, расположенные чаще всего вдоль плоскости навивания оборотов. Такая гофрировка наружной поверхности напоминает ребра жесткости, что упрочняло раковину. Внутреннее пространство раковины разделено перегородками (септами). По мере роста моллюск последовательно формирует новую перегородку, а между ними остается пространство, называемое внутренней камерой. Таким образом, спиральная раковина взрослой особи состояла из последовательно расположенных друг за другом многочисленных камер, соединенных тонкой трубкой – сифоном, который проходил через все камеры,

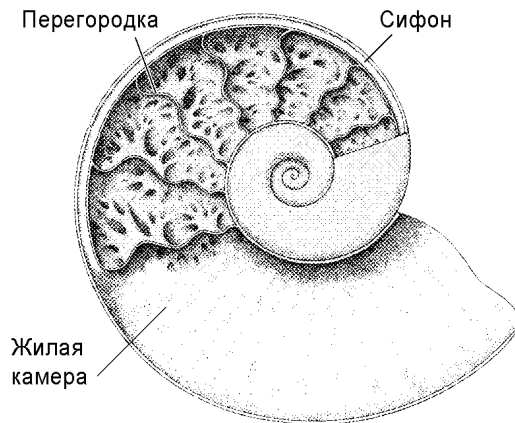


Fig. 1. Схема строения раковины аммонита (по Уорду [3])

включая самую первую. Сифон занимал краевое положение, примыкая к внутренней поверхности наружной стенки. Внутренние камеры несли разную функциональную нагрузку и, видимо, при жизни были заполнены так называемой камеральной жидкостью, уровень которой моллюск мог менять, используя сифон, для поддержания плавучести. Последняя открытая камера служила вместилищем тела моллюска. Практически все современные головоногие являются хорошими пловцами, и аммониты в подавляющем большинстве, видимо, относились к ним.

Наиболее необычна у всех аммонитов форма поверхности внутренних перегородок, которые сильно изогнуты, а их края рассечены, особенно в местах контакта с внутренней поверхностью раковины. На сегодняшний день нет однозначного ответа на вопрос: почему у этих моллюсков внутренняя перегородка имела такую сложную конфигурацию? Несомненно одно – эта форма способствовала существенному упрочнению достаточно тонкостенной раковины, что позволяло моллюску погружаться на значительные глубины, не опасаясь быть раздавленным. Кроме того, такое внутреннее строение значительно усложняло разрушение раковины и при нападении хищников.

Сильная изогнутость поверхности перегородок обеспечивала большую площадь контакта камеры с живой тканью, а также увеличивала объем и вес жидкости внутри камер, позволяя по необходимости регулировать ее уровень, и, следовательно, быть моллюску более мобильным. Такой путь усложнения складчатости перегородок может рассматриваться как процесс оптимизации и совершенствования регулирования плавучести [4].

Место контакта перегородки с внутренней поверхностью раковины напоминает по конфигурации изогнутую линию с зазубринами, которая отчетливо заметна при вскрытии наружной стенки раковины (рис.2, а). Наружный край внутренней перего-

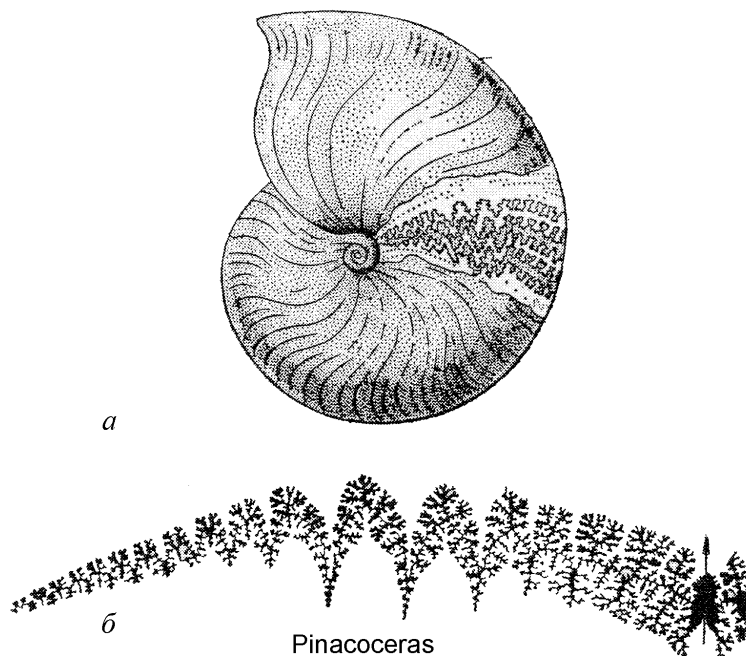


Fig. 2. Общий вид лопастной линии аммонита

родки (рис.2, б) имеет вид линии, напоминающей в плане плавные или рассеченные волны, зигзаги с зазубринами, листья папоротников и даже линию, напоминающую морозные узоры на стекле. Эта линия получила разнообразные синонимичные названия – лопастной, сутурной, перегородочной или аммонитовой, то есть присущей только этим моллюскам. Плоскоспиральная раковина аммонита симметрична относительно плоскости навивания, поэтому конфигурация рисунка линии в общих чертах повторяется на обеих поверхностях, и для изучения вполне достаточно просмотреть ее с одной стороны.

В эволюционном развитии аммонитов на ископаемом материале установлен факт усложнения лопастной линии, от плавных волнообразных очертаний до сложной и рассеченной за период времени порядка 280 миллионов лет. Однако внутри отдельных семейств и подсемейств иногда наблюдался и обратный процесс [5,6], который, впрочем, никогда не сводился к полному возврату к предковым формам, а тенденция усложнения на уровне подкласса в целом сохранилась. При изучении юрских аммонитов удалось обнаружить существование определенных отношений между отдельными структурами раковины. Например, расширение поперечного сечения оборотов раковины приводит к образованию новых элементов скульптуры наружной стенки, с одной стороны, и пропорциональному растяжению соответствующих элементов у лопастной линии, с другой [7]. Согласно [8], выделяют четыре типа лопастных линий (рис.3) у последовательно сменявших друг друга таксонов аммоноидей: I – агониатитовый (самый древний) с округлыми плавными очертаниями; II – гониатитовый, сочетающий элементы плавных очертаний с заостренными участками; III – цератитовый, сочетающий округлые и зазубрено-заостренные участки; IV – аммонитовый – наиболее сложно построенную по всей длине рассеченную линию. Элементы линии, направленные назад (к внутренним оборотам), получили название лопастей, а направленные вперед (к жилой камере) – седла. На окаменевших остатках раковин, принадлежащих разным родам и семействам, удается проследить, насколько разнообразна форма рассеченности как всей линии в целом, так и отдельных ее элементов. В зависимости от места расположения элемента, выделяют боковые, брюшные, наружные и внутренние лопасти и седла (рис. 4).

Другой особенностью является то, что подобная картина наблюдается при «разворачивании» раковины аммонита. На начальных оборотах линия тоже имеет плавные очертания, по мере увеличения количества оборотов она усложняется, достигая наиболее сложного рисунка у жилой камеры. Наблюдаемое усложнение на примере отдельной особи как бы отражает весь эволюционный путь, пройденный предками, – филогенез.

Таким образом, усложнение лопастной линии имеет место как на уровне крупных биологических групп (таксонов), так и на уровне индивидов, начиная от ювенильной и вплоть до геронтической стадий.

Аммониты как в своем эволюционном развитии, так и в строении самой раковины моллюска являют собой сложно построенные объекты с невыясненными до конца родственными связями. Они служат ярким примером демонстрации нелинейных закономерностей, наблюдаемых в живой природе, которые математически могут быть описаны в терминах фракталов.

Эволюционная динамика в развитии аммонитов прослежена на примере анализа новых данных, собранных на ископаемом материале, в достаточно широком диапазоне юра – мел. Эволюция группы исследуется с позиции мультифрактальной модели, в которой выстроены определенные иерархические взаимосвязи [1].

Обнаружение элементов фрактального строения аммонитов вызвало попытку математического описания сложной конфигурации лопастной линии, для которой

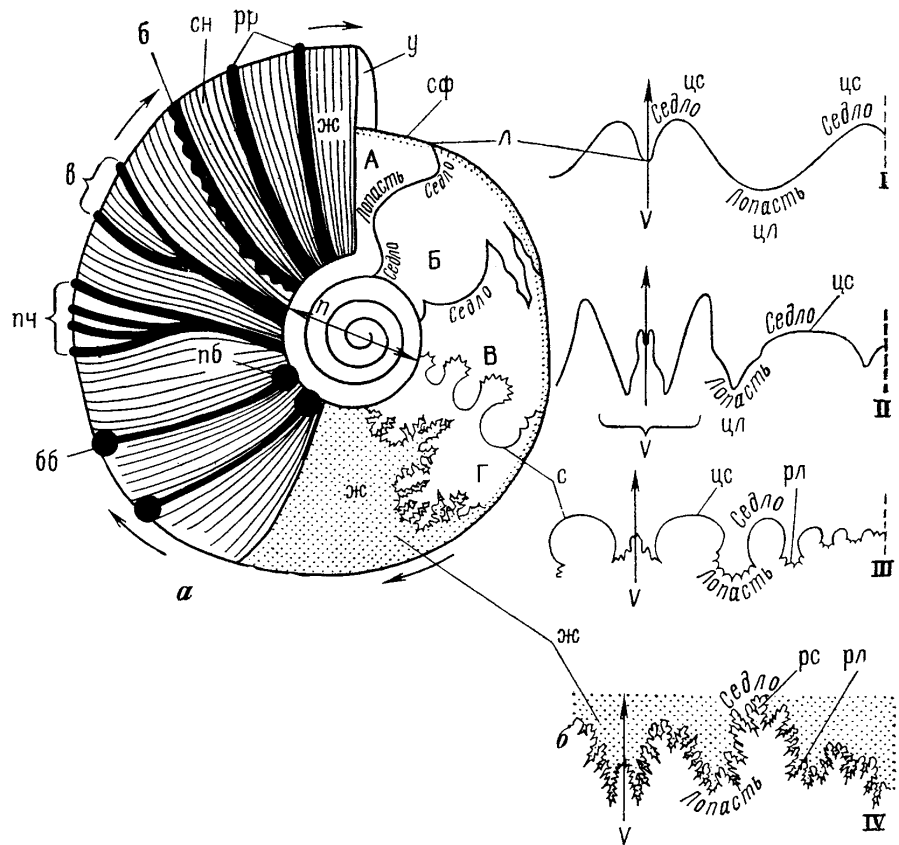


Схема строения спирально-плоскостной полуинволютной раковины аммоноидей (слева — внешняя поверхность раковины, справа — ядро раковины); б — четыре типа лопастных линий: I — агониатитовая, II — гониатитовая, III — цератитовая, IV — аммонитовая (стрелка указывает направление к жилой камере), V — брюшная лопасть, рядом с ней лопасти, находящиеся на боковой стороне, б — бахромчатые ребра, бб — брюшные бугорки, в — вильчатые ребра, ж — жилая камера, л — лопасть, п — пупок, пч — пучок ветвящихся ребер, пб — пупковые бугорки, рл — рассеченная лопасть, рр — простые (поперечные) радиальные ребра, рс — рассеченное седло, с — седло, сн — струйки нарастания, сф — брюшной сифон, у — устье, цл — цельная (нерассеченная) лопасть, цс — цельное (нерассеченное) седло; А — Г — гидростатические камеры

Fig. 3. Конфигурации отдельных элементов лопастной линии

наиболее близким аналогом, видимо, является кривая Коха. Конечно, лопастная линия аммонитов не представляет собой идеальный фрактальный объект, но основные принципы строения и эволюционного изменения имеют элементы самоподобия. Были получены фрактальные коэффициенты для перегородочных линий [9]. Приведенный авторами показатель сложности выделенных элементов перегородок для всего подкласса аммоноидей составляет от 1.02 до 1.64, а с появлением собственно аммонитов дальнейшее усложнение не наблюдается. Скорее всего, это можно объяснить некоей стабилизацией при окончательном эволюционном формировании группы, занявшей наиболее оптимальные для нее основные экологические ниши в древних сообществах.

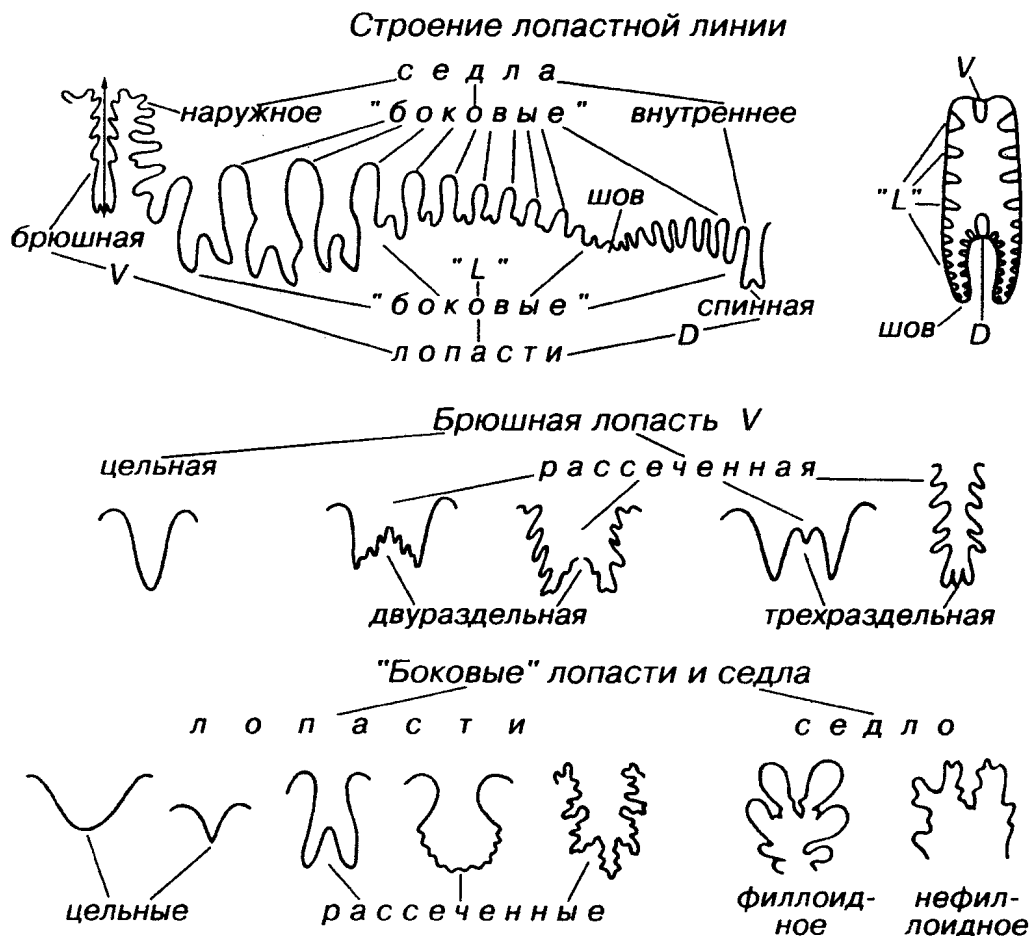


Fig. 4. Обобщенная схема строения раковины аммоноидей

Наблюдаемое сходство с кривой Коха прослеживается (рис.5) как на уровне эволюционного развития всего подкласса от древних аммоноидей (апарцестид) до собственно аммонитов, так и на примере усложнения лопастной линии по мере роста отдельной особи (онтогенез). Примером служит возрастная эволюция рисунка лопастной линии раковины позднекелловейского аммонита *Quenstedtoceras lamberti* Sowerby [10].

Проявление фрактальности, возможно, следует рассматривать как эволюционное преимущество – рациональнее заложить информацию об отдельном элементе объекта, а дальнейшее усложнение в развитии проводить по принципу подобия, чем сохранять и предавать информацию о всей структуре в целом. Фактически такой способ сохранения информации позволяет многократно «сжать» ее объем в геноме и тем самым облегчить наследственную передачу признаков.

В эволюции аммоноидей усложнение лопастной линии рассматривается как «основное звено» [11]. Было показано, что закрепление способов усложнения лопастной линии обеспечило эволюционную пластичность формы раковины на уровне крупных групп, а разные пути этого усложнения могли быть связаны с неодинаковой продолжительностью существования различных филогенетических ветвей.



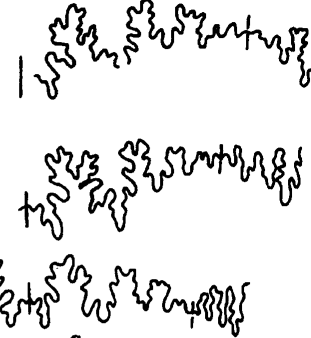
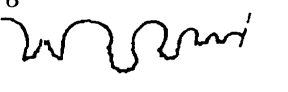
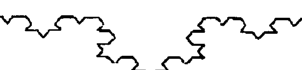


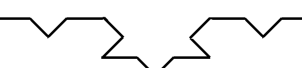
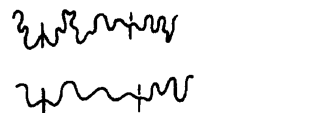


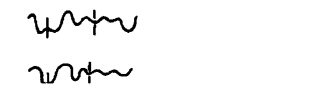

Изменение лопастной линии в эволюции головоногих моллюсков на уровне крупных таксонов от апарцестид до аммонитов	Эволюция кривой Коха	Изменение лопастной линии в онтогенезе на примере аммонита <i>Quenstedtoceras lamberti</i> Sowerby (Меледина, 1987)
 <p>z</p>	 <p>n=4</p>	
 <p>в</p>	 <p>n=3</p>	
 <p>б</p>	 <p>n=2</p>	
 <p>а</p>	 <p>n=1</p>	
	 <p>n=0</p>	

Fig. 5. Сравнение эволюционного и онтогенетического изменения лопастной линии аммонитов с эволюцией кривой Коха (n – номер итерации)

Изучение спирально завитой раковины головоногих моллюсков показывает, что ее **общий** облик также обладает выраженным фрактальным строением. Эту картину можно увидеть, например, просто разрезав раковину перпендикулярно плоскости ее навивания (рис.6). На рисунке схематично показано, что в процессе индивидуального развития конкретной особи сечение каждого оборота хотя и имеет онтогенетические различия, но все же несет элементы подобия предыдущему и по-

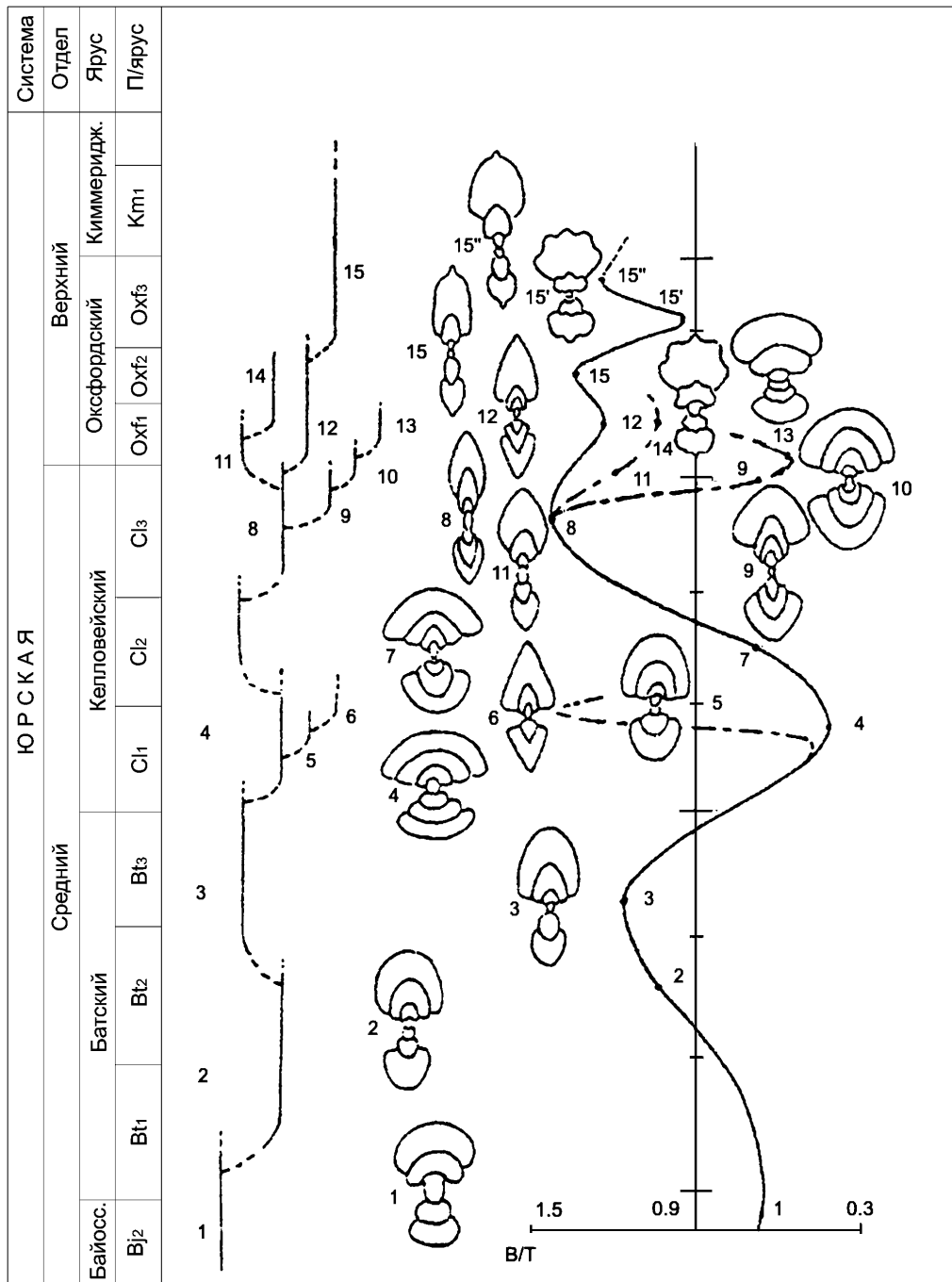


Fig. 6. Периодические изменения характеристик сечения раковин аммонитов в пределах одного семейства кардиоцератид с предполагаемыми филогенетическими связями. В/Т – отношение высоты раковины к толщине. Цифрами обозначены представители родов: 1 – *Cranoccephalites*, 2 – *Arctoccephalites*, 3 – *Arcticoceras*, 4 – *Cadoceras*, 5 – *Cadochamousetia*, 6 – *Chamousetia*, 7 – *Rondiceras*, 8 – *Quenstedtoceras*, 9 – *Longaeviceras*, 10 – *Eboraticeras*, 11 – *Vertumniceras*, 12 – *Cardioceras*, 13 – *Pavloviceras*, 14 – *Vertebriceras*, 15 – *Amoeboceras*, 15' – *A. tuberculatoalternans*, 15'' – *A. leucum*

следующему, что зачастую является значимым для определения рода или вида, а в эволюции одного семейства позволяет проследить периодические изменения характеристик этого сечения [12, 13].

Заключение

Таким образом, на примере головоногих моллюсков наблюдается проявление фрактальности строения их раковины как в процессе эволюции группы в целом, так и в развитии отдельной особи, что вполне объяснимо известным соотношением онтогенеза и филогенеза, согласно которому индивидуальное развитие кратко повторяет весь эволюционный путь предков.

Выявленное самоподобие в развитии элементов лопастной линии аммонитов могло служить обеспечению наиболее быстрых и простых эволюционных изменений, что было связано, видимо, с освоением новых экологических ниш и пространств обширных акваторий палеобассейнов. Действительно, аммониты являлись быстро эволюционирующей группой. Возможно, именно фрактальность позволяла использовать уже работающие, проверенные временем, прошедшие естественный отбор формы и элементы, не затрачивая время и ресурсы на создание и апробирование новых. В этой связи развитие каких-либо структур живых организмов по фрактальной закономерности представляется эволюционно наиболее оптимальным, простым и удобным, что, видимо, объясняет широкое распространение фракталов в живых системах.

В тоже время необходимо заметить, что возникший в конце мелового – начале палеогенового периодов крупный биосферный кризис удалил с лица планеты из числа головоногих моллюсков со спиральной раковиной именно аммонитов – обладателей наиболее сложной лопастной линии с максимально выраженным фрактальным строением. Из всех плоскоспиральных наружнораковинных головоногих, имевших огромное разнообразие родов и видов в мезозое, до сегодняшнего дня дошел лишь один род – наутилус, у которого лопастная линия значительно примитивнее и представляет собой практически прямую линию. Возможно, одну из причин загадочной гибели одной из самых приспособленных групп обитателей мезозойских морей следует искать именно в эволюционном «злоупотреблении» ими возможностями фрактального построения своих раковин.

Авторы благодарят Д.И. Трубецкова за полезное обсуждение материала статьи.

Библиографический список

1. *Yacobucci M.M.* Multifractal and white noise evolutionary dynamics in Jurassic-Cretaceous Ammonoidea // *Geology*. 2005. Feb. Vol. 33, № 3. P. 97.
2. *Рич П.В., Рич Т.Х., Фентон М.А.* Каменная книга. Летопись доисторической жизни. М.: МАИК «Наука», 1997. 623 с.
3. *Уорд П.* Почему вымерли аммониты // *В мире науки*. 1983, № 12. С. 71.
4. *Барсков И.С.* Почему у аммоноидей сложные перегородки и лопастные линии? // *Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении*. М.: ПИН РАН, 1999. С. 53.

5. *Checa A.* Sutural simplification in Physodoceratinae (Aspidoceratidae, Ammonitina) // *Estud. geol.* 1987. Vol. 43, № 3 – 4, p. 271.
6. *Cobban W.A., Kenedy W.J.* Evolution and biogeography of the Cenomanian (Upper Cretaceous) ammonite *Metoicoceras* Hyatt, 1903, with a revision of *Metoicoceras praecox* Haas, 1949 // *US Geol. Surv. Bull.* 1991, №1934. P.B1 – B25
7. *Checa A.* Interrelated structural variations in Physodoceratinae (Aspidoceratidae, Ammonitina) // *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh.* 1986, № 1, s. 16.
8. *Михайлова И.А., Бондаренко О.Б.* Палеонтология. М.: Изд-во МГУ, 1997. 448 с.
9. *Boyajian G., Lutz T.* Evolution biological complexity and its relation to taxonomic longevity in the Ammonoidea // *Geology.* 1992. Vol. 20, № 11. P. 983.
10. *Меледина С.В.* Аммониты и зональная стратиграфия келловей Сибири. М.: Наука, 1977. 290 с.
11. *Попов А.В.* Концепция основного звена В.Е. Руженцева и ее развитие // *Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении.* М.: ПИН РАН, 1999. С. 14.
12. *Сельцер В.Б., Иванов А.В.* Периодические изменения некоторых признаков в эволюции аммонитов-кардиоцератид // *Вопросы палеонтологии и стратиграфии.* Новая серия. Вып. 1. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1998. С. 28.
13. *Иванов А.В.* Периодическое изменение признаков в эволюции некоторых групп организмов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1998. 76 с.

*Саратовский государственный
университет*

Поступила в редакцию 12.06.2005

FRACTAL IN STRUCTURE AND EVOLUTION OF CEPHALOPODIAN MOLLUSCA

N.Yu. Ivanova, V.B. Seltzer, A.V. Ivanov

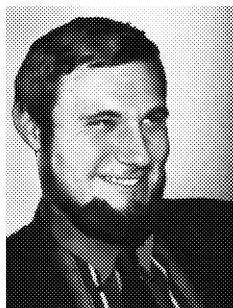
Complication of fractal structure of ammonite's shells has been considered during ontogeny and phylogeny. Analogy to Koh curves has been presumed. Fractality among ammonites may be considered as adaptive and evolutionary advantage that explains their high rate of evolution and certain causes of extinctions.



Иванова Наталья Юрьевна – родилась в Саратове (1988), окончила лицей № 15 в Саратове. Студентка 1 курса факультета нелинейных процессов СГУ. С 1995 года занималась в «Объединении юных геологов» и неоднократно участвовала в различных школьных конференциях и слетах, где занимала призовые места. В 2004 году принимала участие в конференции «Нелинейные дни в Саратове для молодых-2004» с докладом «Элементы фрактальной структуры некоторых живых объектов» и в студенческой конференции факультета нелинейных процессов СГУ. Награждена специальным дипломом.



Сельцер Владимир Борисович – родился в Саратове (1964), окончил Саратовский политехнический институт. С 1987 года специализировался в области технологии листового стекла, имеет ряд изобретений. С 1988 года и по настоящее время является руководителем «Объединения юных геологов», активный популяризатор наук о Земле и краеведения среди учащейся молодежи. С 1995 года на преподавательской работе в средней школе, а с 2003 года на кафедре геоэкологии СГУ. С 1996 года принимал участие в полевых исследованиях по грантовым тематикам. Область научных интересов: исследования юрских и меловых ископаемых головоногих моллюсков, биостратиграфия, палеоэкология и история изучения юрских отложений в Нижнем Поволжье. По палеонтологической и палеоэкологической тематике, а так же исторнографии является автором и соавтором более 25 публикаций.



Иванов Алексей Викторович – родился в Саратове (1974), окончил Саратовский госуниверситет (1996) по специальности «геолог-нефтяник», кандидат геолого-минералогических наук (1996) по специальности «палеонтология и стратиграфия», в 1999 году получил ученое звание доцента. Директор НИИ геологии Саратовского университета (1997-2004), председатель Совета научно-образовательного комплекса наук о Земле СГУ (с 2001 года), первый заведующий новой кафедрой геоэкологии СГУ (с 2002 года), профессор кафедры геоэкологии (с 2003 года). Автор и соавтор более 250 работ, в том числе 18 монографий, 9 учебных пособий, двух научно-популярных книг. Трижды Соросовский доцент, дважды лауреат Государственной научной стипендии, лауреат Потанинской стипендии. Заместитель главного редактора журнала «Недра Поволжья и Прикаспия». Область научных интересов: палеонтология, историческая геоэкология, экологическая геология.

УДК 378.4(470.44-25).096:[55+91]

НЕЛИНЕЙНАЯ ДИНАМИКА И НАУКИ О ЗЕМЛЕ В САРАТОВСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

А.В. Иванов

Идеи нелинейной динамики все глубже проникают в самые различные направления науки. Не стали исключением и науки о Земле. Среди геофизиков интерес к этой проблеме возник уже в 1950 – 60-е годы. В 1990-е годы начали появляться публикации, специально посвященные нелинейности геологических систем, процессов и явлений. Были проведены тематические конференции всероссийского масштаба, организованные в Москве Д.Ю.Пушаровским (см., например, Вопросы нелинейной геологии и геодинамики. М.: Геос, 1998. 109 с.).

Саратовские геологи и географы также проявили заинтересованность в изучении нелинейности. Профессорами М.И.Рыскиным, В.Г.Очевым, А.В.Ивановым, Ю.П.Конценебиным в 2001 году был организован «Общедоступный нелинейный семинар» геологического факультета и НИИ геологии СГУ. Работа семинара началась с лекции М.И.Рыскина «Нелинейное мышление и экологическое сознание». В дальнейшем в нем постоянно принимал участие ректор СГУ, чл.-кор. РАН Д.И.Трубецков с докладами и обзорными лекциями: «Как идеи нелинейной динамики проникают в другие науки», «Нелинейная динамика – научное направление XXI века», «О Вавилонской башне, глобализме, современной картине мира и постмодернизме (в контексте нелинейной динамики)». Его ученики, доценты А.А.Короновский и А.Е.Храмов, прочитали для геологической аудитории цикл лекций по основам нелинейной динамики. С лекцией о хаосе выступил профессор физического факультета В.С.Анищенко.