

Тени зарытых предков

А.Ю.Журавлев

В одной вроде бы научной книге достаточно знающий автор отмечает, что креационисты «указывают на факты, неверно описанные другими» [1]. Пример подобных «фактов» — триасовый (не менее 200 млн лет) «отпечаток подошвы обуви», на котором «виден след крученой нити прошивки, уходящей в отверстие» [1. С.551]. По счастью, изображение данного образца приводится в книге двух американских шарлатанов, на чью удочку и попался профессиональный биолог. А потому можно с уверенностью добавить, что «след» оставлен на вертикальной поверхности, поскольку представляет собой скол конкреции, образовавшейся в косослоистом песчанике (слоистость позволяет сориентировать образец) и имевшей форму каравая, а отнюдь не башмака. «В триасе человек жить мог, но ему не из кого было произойти», — продолжает цитируемый автор и, опираясь на безграмотный опус означенных жуликов-креационистов, подобных коим ныне несть числа, заявляет, что сей «факт» «обычная наука почти не заметила».

«Обычная наука», в отличие от креационизма, не занимается изучением «собакитов» (артефактов, взятых неизвестно кем и неизвестно откуда). Но зато она заметила, что в триасовом периоде содержание кислорода в атмосфере было почти в два раза ниже, чем ныне, и «человек жить мог» разве что в самых низменных областях суши, при-



Андрей Юрьевич Журавлев, доктор биологических наук, специалист в области палеонтологии кембрия. Был ведущим научным сотрудником Палеонтологического института РАН, сейчас сотрудничает с Университетом Сарагосы (Испания). Монографии: «The Ecology of the Cambrian Radiation» (в соавторстве с Р.Пайдингом; N.Y., 2000), «Atlas of the Evolving Earth» (Detroit, 2001), «До и после динозавров» (Москва, 2006). Неоднократно публиковался в «Природе».

чем передвигаясь очень медленно, а лучше — ползком [2].

Данная статья не случайно начата с отсылки к книге, претендующей на представление нового опыта теории эволюции, поскольку ее автор считает креационизм, наглеющий на фоне стремительно прогрессирующего невежества общества, «вовсе не противником дарвинизму, а его оборотной стороной» [1. С.16]. Приведу еще две цитаты, отрицающие важные положения «Происхождения видов» Чарлза Дарвина [3]: «Аккуратные примеры эволюции суть примеры видообразования. Из этого вовсе не следует, что род и прочие таксоны образуются путем серии видообразований» [1. С.382]. «Напомню, что поиск промежуточных состояний был главной установкой Дарвина, более важной для него, чем даже отбор. С данной установкой можно расстаться: эволюция шла иначе. Вместо постепенных переходов мы повсюду видим блочность эволюции» [1. С.480].

Да, Дарвин считал, что «согласно теории естественного отбора, все существующие виды были связаны с предковым видом каждого рода отличительными признаками, не большими, чем те, что мы наблюдаем ныне между дикими и домашними разновидностями одного и того же вида; и эти предковые виды, теперь в основном вымершие, в свою очередь, были так же связаны с более древними формами; и так далее обратным курсом, всегда сходящимся на общем предке каждого большого класса» [3. С.289]. Именно эту мысль английского ученого и иллюстрирует палеонтологическая летопись, но никак не появление родов и прочих таксонов за счет неких сверхпроцессов, минуя видообразование и переходные формы. Дарвин хорошо понимал, что непрерывные седиментационные, тектонические, метаморфические и экзогенные преобразования оставляют подавляющему большинству вымерших видов

немного шансов «дожить» до наших дней, но подчеркивал, что геологическая летопись с очевидностью указывает на большее сходство ископаемых форм, разделенных маломощными слоями, чем тех, что отделены значительными толщами отложений. И говорить нужно об общих закономерностях эволюции, о вытеснении старых форм жизни «новыми и более совершенными — результатами изменчивости и выживания наиболее приспособленных», поскольку геологические исследования не в состоянии выявить то бесконечное множество переходных форм, что связывает вместе почти все существующие и вымершие виды.

150 лет назад Дарвин мог сетовать на «неполноту геологической летописи», обсуждению которой он отвел целых две главы (X и XI) своего замечательного, как в научном, так и в литературном смысле, труда: ведь палеонтология и седиментология как науки пребывали в зачаточном состоянии (Дарвин и стал одним из тех, кто начал их из этого состояния выводить). А такой дисциплины, как тафономия, объясняющей закономерности влияния седиментационных процессов на палеонтологическую летопись, вообще не существовало. (Ее основы заложит И.А.Ефремов много позже — в середине прошлого века.) Однако Дарвин настаивал на том, что факт внезапного появления целых групп видов в определенных геологических слоях совсем не отрицает ни превращения одних видов в другие, ни крайне малых темпов этого процесса, ни значительной временной удаленности предка от изменившихся потомков. Так, кембрийским слоям Европы, которые содержат первых представителей многих современных типов, причем в значительном разнообразии, несомненно предшествовали периоды, «столь же продолжительные или, вероятно, более длительные, чем весь интервал от кемб-

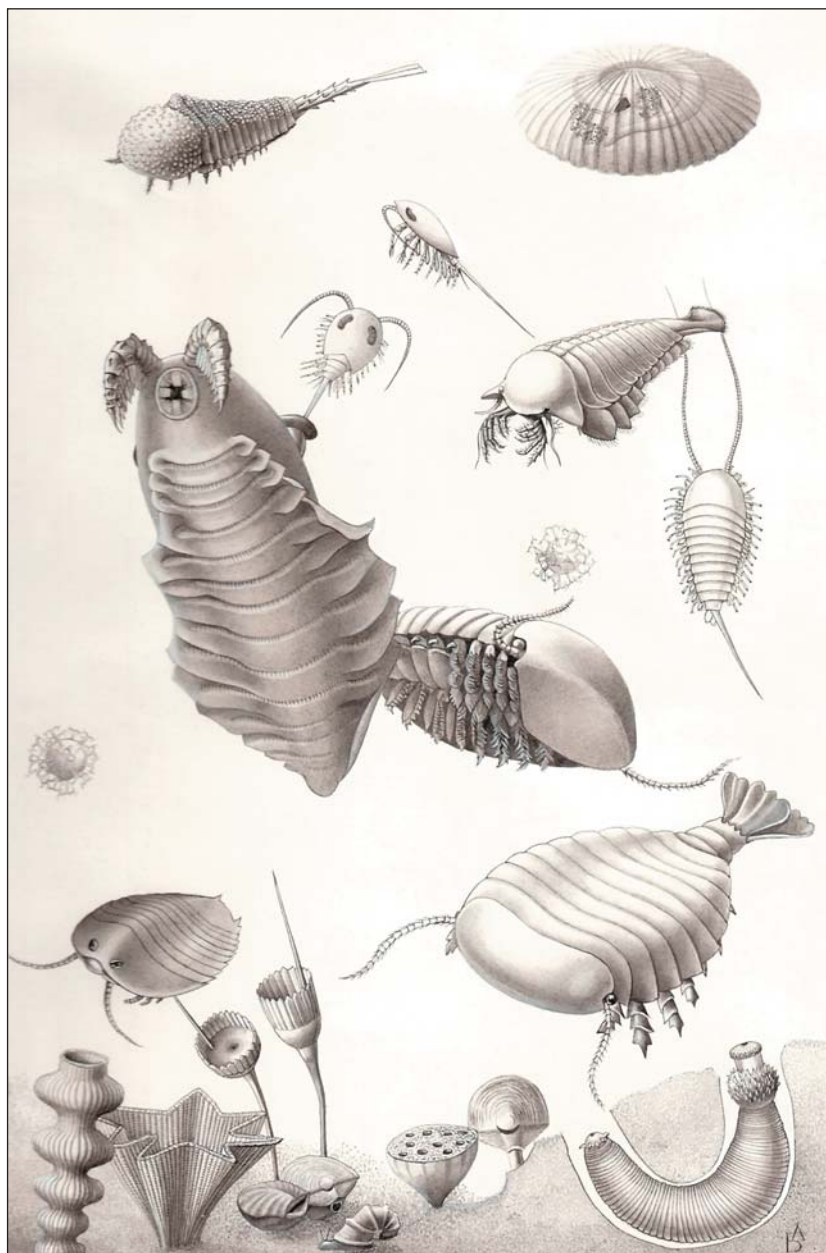
рийских времен до наших дней» [3. С.309]. По современным радиометрическим меркам не менее 540 млн лет; при жизни Дарвина эта оценка не превышала 60 млн лет, но сам он полагал ее минимально возможной.

Данные молекулярной биологии, так называемые «молекулярные часы», в основном подтверждают, что расхождение современных типов животных действительно должно было начаться задолго до того рубежа (540 млн лет назад), когда в ископаемой летописи появились представители этих типов — например, 1 млрд лет назад. Сам феномен внезапного появления животных практически всех типов в течение короткого начального промежутка кембрийского периода и ныне не отрицается. Правда, остатки многочисленных и разнообразных животных обнаружены, в основном за последние 50 лет, в отложениях эдиакарской (вендской) системы (635—540 млн лет назад). Но многие ученые полагают, что эдиакарский животный мир хотя и предшествовал кембрийскому, не был по отношению к нему предковым. Кстати, известны эти остатки не с самых низов эдиакарских отложений, а примерно с уровня 550 млн лет назад, на котором присутствуют и странная эдиакарская макрофауна (вендобиионты), и первые скелетные ископаемые, и ископаемые следы. Лишь находки возможных фосфатизированных эмбрионов и кораллов предшествуют этому рубежу (580—560 млн лет назад). Однако интерпретация и тех, и других вызывает большие сомнения: «эмбрионы», в отличие от кембрийских, не выстраиваются в последовательные онтогенетические ряды, но являют все черты вторичной фосфатизации, вероятно, растительных клеток [4], тогда как «кораллы» и размером, и формой во всех подробностях соответствуют колониальным цианобактериям, но не каким-либо квидариям.

А вендобиионты похожи на моллюсков, иглокожих или представителей любого другого типа животных не более, чем отдельно взятое фигурное облако на корову, хотя в это самое облако могли попасть и некоторые коровы эманации. Тип роста вендобиионтов иной, симметрия — совершенно отличная, а в тех условиях, где происходило их захоронение, от обычных многоклеточных животных вообще ничего не остается.

Получается, что, кроме некоторых немногочисленных ископаемых следов и скелетных остатков, в эдиакарских отложениях нет предшественников тех многочисленных и разнообразных многоклеточных животных, которые в массе появились в кембрии. Неслучайно этот феномен именуется в науке «кембрийским взрывом»: всего за каких-то 20 млн лет (срок, по геологическим меркам, ничтожный) на свет явилось более 1500 родов (это сейчас их столько известно, а ежегодно описываются десятки новых), представляющих практически все ныне существующие типы животных от губок до хордовых. Разве что мшанки не обнаружены, да достоверные плоские и круглые черви, эхиуриды и сипункулиды, хотя их отсутствие компенсируется наличием десятков форм с планом строения, ныне не встречающимся.

Может быть, с «молекулярными часами» что-то не так? Завести забыли? Или «виды, принадлежащие разным родам и классам, не изменялись с одной и той же скоростью или в одинаковой степени»? (Это опять Дарвин [3. С.313].) Дальнейшая отладка механизма «молекулярных часов» привела к тому, что они пошли почти в унисон с палеонтологической летописью. И стало ясно, что главные черты (синапоморфии), объединяющие многоклеточных животных, такие как тканевое строение, нервная система, кишечник, появились между 634 и 604 млн лет назад, т.е. в тече-



Кембрийский «океанариум». В толще воды слева и в центре — различные аномалокарииды, на дне справа — головохоботный червь.

ние эдиакарского периода [5]. А может быть, в эдиакарском периоде и даже ранее все эти группы животных уже существовали, но только маленькие-маленькие? Многие специалисты считают, что предковые многоклеточные животные были либо планктонными микроскопическими формами, напоминавшими некоторых современных личинок, либо мельчайшими мейобентосными организмами,

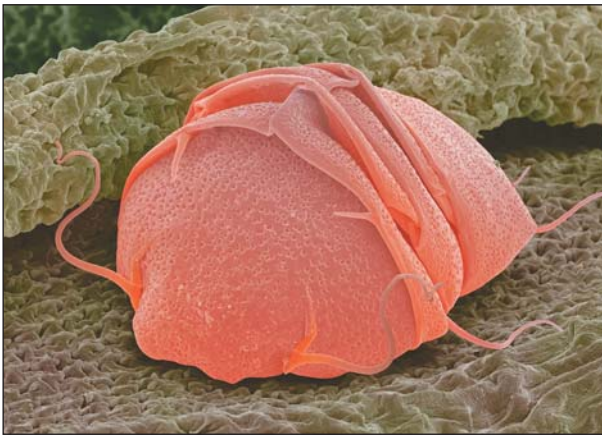
подобными тихоходкам (если речь идет о предках членистоногих) или беспанцирным моллюскам (если рассматриваются основатели этого типа).

«Кембрийский взрыв» действительно явил на свет практически все многообразие существующих ныне типов многоклеточных. И представлены они как раз теми самыми постепенными переходными формами, существование которых замалчивается

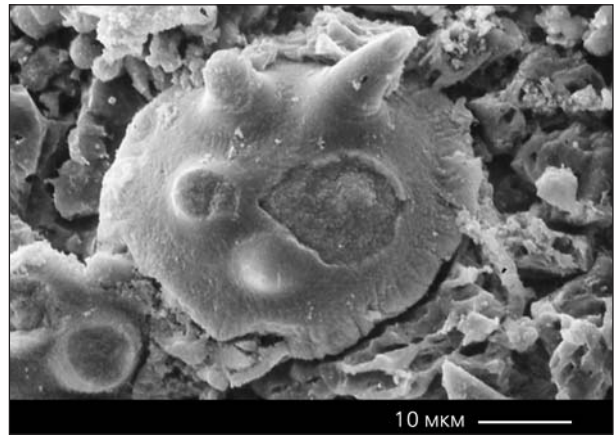
креационистами. (По причине невежества, конечно, если эту причину кто-нибудь сочтет извинительной.) Более того, отличаются эти представители разных типов «признаками, не большими, чем те, что мы наблюдаем ныне между дикими и домашними разновидностями одного и того же вида». Впрочем, необходимо отметить, что переходные формы эти оказались совсем не такими, какими их представляли, изучая современных животных. Именно предполагаемое сходство привело к тому, что, например, членистоногих выводили от кольчатых червей, брахиопод и прочих щупальцевых располагали вблизи вторичноротых, а в основании этих двух ветвей помещали «первичнополостных червей» (нематод, волосатиков, приапулид и т.д.).

Но на самом деле кембрийские переходные формы сочетали признаки моллюсков, брахиопод и кольцецов или членистоногих, онихофор, тихоходок и головохоботных червей (типа, в который В.В.Малахов не так давно удачно объединил приапулид, киноринхов, волосатиков и лорицифер*). Удивительно, что эти палеонтологические «монстры» вполне отвечают новейшим представлениям о путях развития многоклеточных животных согласно сравнительным данным по нуклеотидным последовательностям генов 18S и 28S рибосомных РНК. Эти гены имеют как консервативные области, которые позволяют устанавливать степень родства даже весьма удаленных групп (типов, царств), так и сильно изменчивые участки, важные для понимания взаимосвязи близкородственных таксонов. Так, моллюски оказались в одной группе с брахиоподами, прочими щупальцевыми, сипункулидами, эхиуридами, погонофорами и кольцецами, а членистоногие — с онихофорами, тихоход-

* Малахов В.В., Адрианов А.В. Цефалоринхи — новый тип животного царства // Природа. 1997. №3. С.3—17.



Современный представитель экдизозой с телескопическими ножками — тихоходка *Echiniscus testudo*.



Покровные чешуйки головохоботного червя *Wronascolex lubovae* (диаметр 0.03 мм). Ранний кембрий Сибири.

ками, пятиустками, приапулидами, киноринхами, волосатиками и круглыми червями [6, 7]. Последняя большая группа получила название экдизозой (по-русски — линяющие животные), а первая — лофотрохозой, что подчеркивает наличие у них ловчего органа, лофофора, и трохофороподобной личинки. У экдизозой обнаружилось и другие черты сходства — общие кластеры регуляторных *Notch*-генов и гликопротеины, ответственные за формирование нервной системы. Но выявлены также и особые черты строения, которым раньше не придавали большого значения: например, сходная организация мозга у головохоботных червей и онихофор [8—10].

Некоторые кембрийские слои переполнены остатками линных шкурок (кутикул) экдизозой, в особых условиях сохранились и целые организмы с ротовым аппаратом, глазами, конечностями. У экдизозой одинаковая по макростроению и микроструктуре кутикула, несколько напоминающая панцирь личиночных приапулид; сходный ротовой аппарат в виде цилиндрического втягивающегося хоботка с ротовым отверстием на конце; сквозной прямой кишечный тракт с парными метамерными боковыми



Головохоботный червь *Schistoscolex* sp. (длина 10 см). Кутикула червя — это мелкие округлые чешуйки, осевая зона которых смещена в передней части тела и выявляет положение мускулов-ретракторов. Средний кембрий Испании.



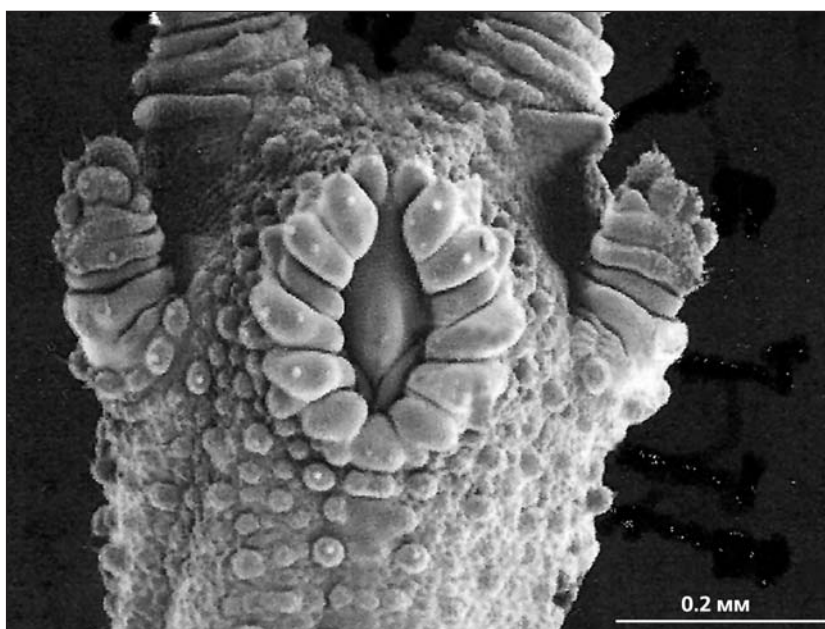
Примитивная приапулида *Vladipriapulius malakhovi* (длина 3 см) с вывернутым хоботком, несущим зубчики-скалды. Ранний кембрий Сибири.



Реконструкция ксенузии *Paucipodia inermis* (длина 8 см). Ранний кембрий Китая.



Головная часть ксенузии со слабо развитыми телескопическими ножками (диаметр туловища 2 см). Средний кембрий Испании.



Головная часть эмбриона современной онихофоры *Euperipatoides kanangrensis*. У этих животных покровные чешуйки очень напоминают таковые кембрийских головохоботных, а ротовой аппарат схож с тем, что был у аномалокаридид [10].

выпячиваниями, заканчивающийся терминальным анальным отверстием; сенсорно-железистые сосочки, как у современных приапулид, расположенные на туловище. Есть и отличия: одни (палеосколециды и др.) предстают безногими роющими червячками, очень похожими на гигантских личинок приапулид; другие (ксенузии) обладали несколькими парами гомонных (одинакового строения) телескопических ножек, как у онихофор; третьи (аномалокаридиды) были активно плавающими животными и имели отчетливый головной отдел с фасеточными глазами и специализированными хватательными придатками. Все эти группы плавно «перетекают» друг в друга через ряды переходных форм, например, полужервей-полуксенузий, сидевших по «пояс» в норках, а потому сохранивших (отрастивших?) телескопические конечности только в приротовой части тела [11, 12], или червей с парными боковыми выпячиваниями кишечной трубки, более всего напоминающими железистые дивертикулы (выросты кишечника) членистоногих.

Вывести членистоногих из ксенузий через аномалокаридид вроде бы нетрудно. У последних обособляется головной отдел; появляются фасеточные глаза на стебельках (все-таки глаза — это в генном отношении те же ножки); рот смещается на брюшную сторону головного отдела, как у настоящих членистоногих; развиваются членистые конечности. Интересно, что современные онихофоры в эмбриональном развитии отчасти повторяют эволюционный путь, пройденный их далекими предками: ротовое отверстие закладывается терминально, а затем смещается на брюшную сторону головного отдела [10]. Кстати, строение кутикулы современных онихофор точно такое же, как у кембрийских головохоботных червей. У них благодаря фосфати-

зации мягких тканей и клеток подробно изучено даже эмбриональное развитие от стадии дробления до выхода панцирной личинки из яйца. (Многие материалы происходят из кембрийских отложений Сибири.) Интересно, что ротовой конус у этих червей закладывается примерно так же, как у современных онихофор, т.е. терминально [10, 13]. Были ли головохоботные черви прямыми предками ксенузий (а также онихофор и т.д.)?

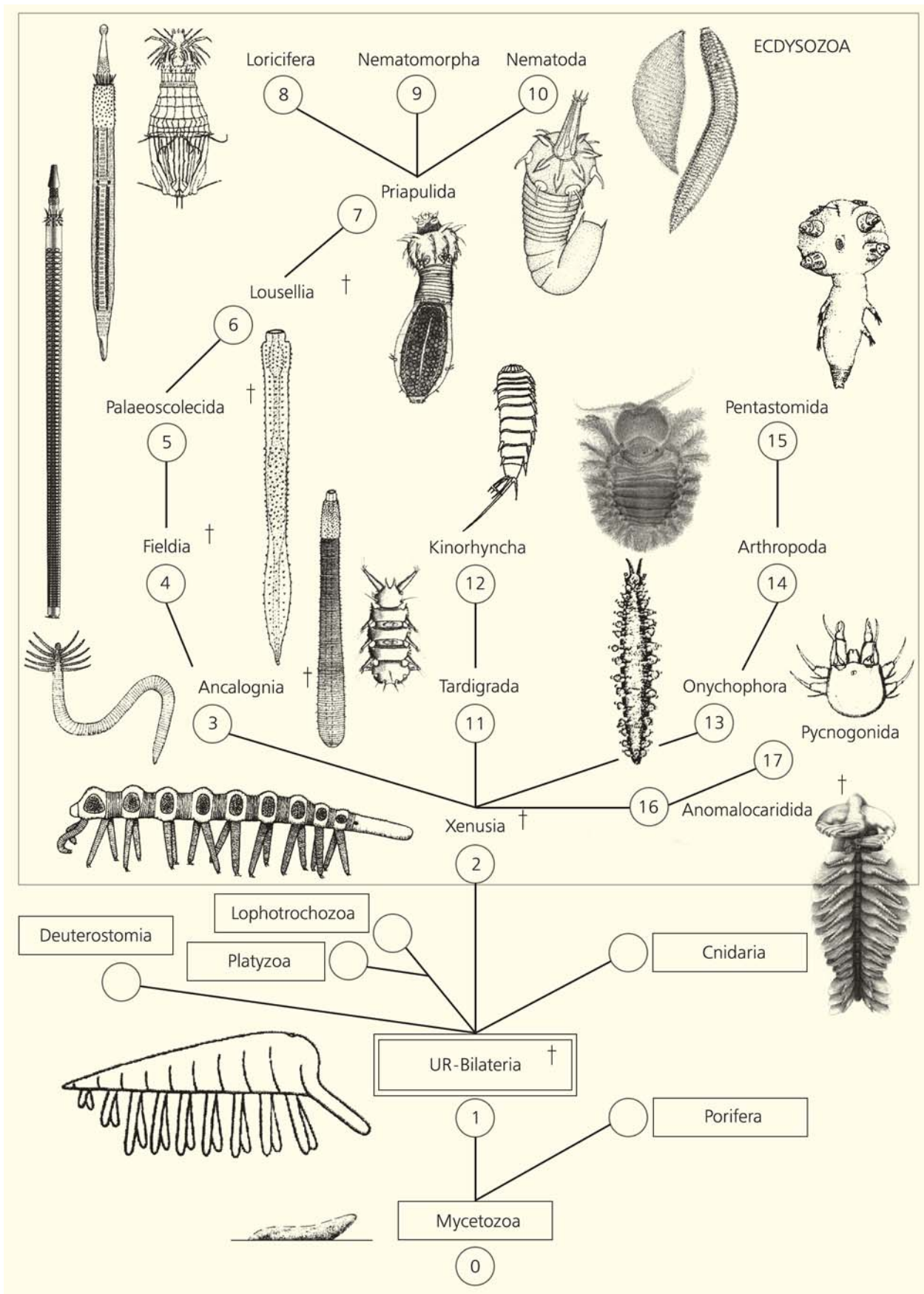
Филогению кембрийских экдизозой можно строить в двух направлениях. Первое — от червеподобных предков к членистоногом потомкам. Так большинство специалистов и делает (например, Г.Бадд [14]), сохраняя тем самым «преемственность» систем (ведь раньше членистоногих выводили от кольчатых червей). Второе направление противоположно — от свободно ходящих форм к ползающим, зарывающимся [11]. Заглянуть в кембрийский мир можно только через так называемые тафономические окна — редчайшие местонахождения ископаемых организмов, где они сохраняются в нетронутом падальщиками виде, а уникальные процессы минерализации фиксируют покровные и даже некоторые мягкие ткани (мускулатуру). К сожалению, кембрийское «тафономическое окно» открылось спустя примерно 10 млн лет после начала кембрийского периода, когда становление первичного разнообразия многоклеточных животных уже завершилось. Хотя мы и видим в «окне» различные переходные формы и даже их эмбрионов на разных стадиях развития, восстанавливать цепочку предок—потомки только по внешнему облику самих организмов, как уже говорилось, можно в любом направлении, включая заведомо неверное.

Наверное, нужно посмотреть, а что происходило в других группах? Наземные позвоночные, например от древней-

ших, давно исчезнувших земноводных до китов не менее 100 раз теряли конечности; только лепидозавры (ящерицы и змеи) отличились на этом поприще 62 раза в 53 различных линиях. Примечательно, что потеря конечностей почти всегда сопровождалась заметным удлинением тела («червезацией») за счет полимеризации туловищных сегментов [15]. (Вообще, как подсказывает даже житейский опыт, потерять что-то гораздо проще, чем приобрести.) И не так уж далеки позвоночные от экдизозой, если рассматривать развитие плана строения и тех и других на генном уровне, т.е. сравнивать кластеры их регуляторных гомеобоксных *Hox*-генов. Оказывается, закладка конечностей у животных столь ныне удаленных друг от друга групп, как позвоночные и экдизозои (а также амбулакральных ножек иглокожих и пароподий кольцецов), обеспечивается экспрессией гомологичных семейств *Hox*-генов (*Distalless/Dlx*, *hedgehog/Sonic hedgehog*, *decapentaplegic/bone morphogenetic proteins* и *fringe/Radical fringe* у членистоногих/позвоночных, соответственно) [16]. Но, значит, первые (кембрийские) хордовые должны были бегать? Не обязательно. Тот же генный кластер обеспечивает хордовым закладку ряда других метамерных органов, например жаберных дуг. Они-то у самых древних из ныне известных хордовых точно есть, причем в изрядном количестве [17]! А червеобразные животные действительно появились только в кембрийском периоде, в чем удостоверяет летопись ископаемых следов. Кстати, в большинстве случаев, в том числе у позвоночных, процесс «червезации» связан с переходом к роющему или, по крайней мере, скрытному образу жизни [15]. (Среди наземных членистоногих «червезации» отчасти подверглись многоножки, хотя они конечности, конечно, не утратили [18].)

А как быть с представлениями о том, что докембрийские предки кембрийских многоклеточных организмов были мельчайшими планктонными существами или мейобентосом? Есть достаточно оснований (в первую очередь это данные молекулярной биологии и эмбриологии [19]) полагать, что обитатели микропещер в песчаном осадке (мейобентос), наряду с другими примитивными группами, от которых нередко выводят более продвинутых многоклеточных, упростились вторично, потеряв многие органы и даже ткани, имевшиеся у их предков. У тех же тихоходок всего несколько мускулов, но появиться они могли только на основе более развитой мускульной системы: сама она упростилась, а мускулы, наоборот, значительно усложнились [14]. Не лучше обстоят дела и с планктонными пращурами, что опять же выявлено сравнением семейств *Hox*-генов: оказалось, что план развития личинок у первичноротых (например, улиток) и вторичноротых (например, морских морсеей) обеспечивается негомологичными генными комплексами. Следовательно, личинки у них появились независимо и, вероятно, позднее возникновения самих этих групп организмов [20]. Более того, кембрийским эмбрионам было свойственно развитие при отсутствии признаков планктонных организмов [13].

Выходит, общий предок по крайней мере всех двустороннесимметричных животных ходил по дну на ножках, несколько напоминавших щупальца кишечнополостных (именно такие ножки еще сохранили самые простые ксенузии) незадолго до начала кембрийского периода. Не исключено, что это был предок и кишечнополостных (если они несколько упростились вторично [19], перевернувшись вверх ногами). Данные классической сравнительной анатомии и эмбриологии также свидетельствуют, что именно дву-



Филогения основных групп многоклеточных. *Mycetozoa* — клеточные слизевики, *Porifera* (губки), *Cnidaria* (кишечнополостные), *Deuterostomia* (вторичноротые) — гемихордовые, иглокожие, ксенотурбелла, хордовые; *Lophotrochozoa* — брахиоподы, мшанки и другие щупальцевые, кольчатые черви, моллюски, немертены, погонофоры, сипункулиды, эхиуриды, *Platyzoa* — коловратки, плоские и брюхоресничные черви, ортонектиды, скребни. *UR-Bilateria* — гипотетическая предковая группа всех двусторонне-симметричных животных и, возможно, кишечнополостных (гомомонная сегментация тела, несколько пар невтягивающихся конечностей, терминальные ротовое и анальное отверстия, возможно, первичная полость, прямое развитие; *Xenusia* (несколько пар гомомонных телескопических конечностей с коготками, ротовой аппарат в виде хоботка с ротовым отверстием на конце, сквозной прямой кишечник с парными боковыми выпячиваниями и терминальным анальным отверстием, сменяемая двуслойная кутикула белково-хитинового состава, сенсорно-железистые сосочки на туловище, окологлоточное нервное кольцо и брюшной продольный нервный ствол, кожно-мышечный мешок; *Ancalognia*, *Fieldia* — червеобразные формы с частичной или полной утратой конечностей; *Palaeoscolecida*, *Lousellia* — роющие червеобразные формы (кутикула близка по строению к панцирю личиночных приапулид, втягивающийся хоботок и сложная система мышц-ретракторов; *Priapulida*, *Loricifera*, *Nematomorpha* (головохоботные черви): сложно устроенный втягивающийся хоботок (у волосатиков — *Nematomorpha* — только на личиночной стадии); *Nematoda* (круглые черви): кутикула в виде сплошной оболочки, хоботок и кольцевые мышцы утрачены; *Tardigrada* (тихоходки): панцирь из хитиновых пластинок, мышечные пучки специального назначения; *Kinorhyncha*: конечности утрачены; *Onychophora*: обособленный головной отдел с ротовым отверстием на брюшной стороне, антеннами и глазами; мозг из трех отделов; *Arthropoda* (членистоногие): гетерономная сегментация, сложные глаза, членистые конечности, жесткий наружный скелет, мышцы в пучках; *Pentastomida* (пястистки), сильно вторично упрощенные ракообразные; *Anomalocaridida*: обособленный головной отдел, сложные глаза, членистые предротовые хватательные придатки; *Ruspogonida* (морские пауки), предротовые хватательные придатки в виде клешней-хелифор, членистые конечности. Знаком † помечены вымершие группы.

сторонняя симметрия была исходной для многоклеточных животных [21].

А что было еще раньше? Слизевики, уже обретшие небольшую часть *Нох-генов* [22], и следы организмов, возможно, им подобных, на морском грунте

полуторамиллиардолетней давности. «Кембрийский взрыв» случился в весьма короткий (подчеркну — по геологическим меркам) промежуток времени, но подготовка этого явления заняла весьма долгий (даже по тем же меркам) срок, как и предпо-

лагал Дарвин. А «тени предков» предсказанных им переходных форм заметил в кембрийском «тафономическом окне» американский геолог и палеонтолог Ч.Уолкотт, ровно через 50 лет после выхода в свет «Происхождения видов». ■

Литература

1. Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М., 2006.
2. Huey R.B., Ward P.D. // J. Amer. Med. Assoc. 2005. V.294. №14. P.1761—1762.
3. Darwin C. The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. 6th ed. 1872. N.Y.; Scarborough; Ontario, 1958.
4. Xiao S., Yuan X., Knoll A.H. // Proc. Natl Acad. Sci. 2000. V.97. №25. P.13684—13689.
5. Peterson K.J., Butterfield N.J. // Proc. Natl Acad. Sci. 2005. V.102. №27. P.9547—9552.
6. Aguinaldo A.M.A. et al. // Nature. 1997. V.387. №6632. P.489—493.
7. Alesbin V.V. et al. // J. Mol. Evol. 1998. V.47. №5. P.597—605.
8. De Rosa R. et al. // Nature. 1999. V.399. №6738. P.772—776.
9. Haase A. et al. // Dev. Genes Evol. 2001. V.211. №8—9. P.428—433.
10. Eriksson B.J., Tait N.N., Budd G.E. // J. Morphol. 2003. V.255. №1. P.1—23.
11. Журавлев А.Ю. Мир, которого не может быть // Природа. 1995. №12. С.21—28.
12. Иванцов А.Ю. и др. Уникальные синские местонахождения раннекембрийских организмов (Сибирская платформа) // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2005. Т.284.
13. Dong X.-p. et al. // Evol. Dev. 2005. V.7. №5. P.468—482.
14. Budd G.E. // Zool. Anz. 2001. V.240. P.265—279.
15. Caldwell M.W. // Can. J. Earth Sci. 2003. V.40. №4. P.573—588.
16. Tablin C.J., Carroll S.B., Panganiban G. // Amer. Zool. 1999. V.39. P.650—663.
17. Shu D.-G. et al. // Nature. 1999. V.402. №6757. P.42—46.
18. Shcherbakov D.E. // Proc. 1st Palaeoentomol. Conf. Moscow 1998. Bratislava, 1999. P.141—148.
19. Алейшин В.В., Петров Н.Б. Регресс в эволюции многоклеточных животных // Природа. 2001. №7. С.62—70.
20. Dunn E.F. et al. // Evol. Dev. 2007. V.9. №1. P.10—24.
21. Малахов В.В. // Журн. общ. биол. 2004. Т.65. №5. С.371—388.
22. Журавлев А.Ю. В начале был гриб // Природа. 2008. №11. С.40—44.