

ДИАЛЕКТИЧЕСКОЕ ЕДИНСТВО ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ЭВОЛЮЦИИ

(на примере четырехлучевых кораллов)

Доктор геол.-мин. наук Н. Я. СПАСКИЙ

(Ленинградский горный ин-т)

Все живые организмы существуют в определенных ареалах. Но особый интерес представляет не просто ареал того или иного вида или рода, а та территория (или акватория), на которой впервые появились его представители. Эта пространственная единица может быть названа первичным ареалом возникновения [6].

Первичный ареал, или центр возникновения, приурочен к зоне, характеризующейся условиями, способствующими усилению процессов мутагенеза. Для групп организмов, обитавших в полосе прибрежного мелководья, такими факторами были регрессия моря и связанная с ней аридизация климата. В общем регрессия, ухудшая жизненные условия бентосных организмов, приводит к усилению изоляции, убыстрению мутационных процессов и закреплению через естественный отбор адаптивных изменений, позволяющих организмам жить в новой, измененной среде.

Пространственно зона регрессии связана с областью складкообразования. Таким образом, территория, на которой складываются условия, благоприятные для возникновения новых таксонов, имеет не только четкую пространственную, но и временную характеристику (складчатая область после эпохи складчатости). Возникновение и становление нового вида идет на локальных участках. Обычно один первичный ареал возникновения видов отвечает биогеографическому району, в то время как провинция характеризуется одним (реже несколькими) ареалами, где формируются роды и более высокие таксоны [5].

Можно отметить следующую закономерность: если есть первичный ареал возникновения видов или родов, то существуют отвечающие им биогеографический район или провинция. Справедливо и обратное: если есть провинция, то ей будет соответствовать первичный ареал возникновения родов.

В качестве примера можно привести девонский период. В результате каледонской складчатости, активно проявившейся в геосинклинальных областях, наступила эпоха очень крупной регрессии. Сильная аридизация климата в начале девона, обусловленная сокращением площади морей и возникновением новых горных стран, привела к резкому изменению палеогеографической обстановки. Связи между отдельными

Ареалы возникновения основных раннедевонских родов
четырёхлучевых кораллов

Таблица 1

Род	Первичные ареалы возникновения											
	Аппалачский	Магрибский	Средиземномор- ский	Тянь-Шаньский	Уральский	Новоземельский	Таймырский	Казахстанский	Алтае-Саянский	Монголо-Охотский	Калифорнийско-Ка- надский	Восточно-Австра-
Billingsastraea	×											
Eridophyllum	×											
Hexagonaria	×											
Zaphrentis	×											
Siphonophrentis	×											
Nalivkinella	×											
Pseudoblothrophyllum	×											
Aknysophyllum	×											
Combophyllum	×											
Acrophyllum	×											
Metriophyllum		×										
Thamnophyllum			×									
Metrionaxon			×									
Neaxon			×									
Nicholsoniella			×									
Calceola			×									
Stringophyllum			×									
Kionelasma				×								
Pseudodigonophyllum				×								
Dligophyllum				×								
Astrictophyllum					×							
Nardophyllum					×							
Grypophyllum					×							
Cystiphylloides						×						
Zonophyllum						×						
Oigonophyllum						×						
Taimyrophyllum							×					
Pseudozonophyllum							×					
Hemiaulacophyllum							×					
Lindstroemia								×				
Ridderia								×				
Patridophyllum								×				
Heliophyllum								×				
Multicarinophyllum								×				
Neokyphophyllum								×				
Iowaphyllum									×			
Stellatophyllum									×			
Pseudotryplasma									×			
Gurjevskiella									×			
Gazimuria										×		
Radioastraea											×	
Heliophrentis											×	
Breviphyllum											×	
Nevadaphyllum											×	
Bethanyphyllum											×	
Eurekaphyllum											×	
Papiliophyllum											×	
Lyrieiasma												×
Embolophyllum												×
Zelolasma												×
Sulcorphyllum												×
Trapezophyllum												×
Tanjilasma												×

морями затруднились или прервались. Условия изоляции усугубили процессы мутагенеза и естественного отбора и способствовали закреплению адаптивных изменений, т. е. возникновению новых видов и родов. Но раннедевонские первичные ареалы их возникновения немногочисленны и легко устанавливаются по появлению широко известных родов, среди которых преобладают те, чьи ареалы быстро расширяются (табл. 1). Как правило, провинция соответствует один первичный ареал возникновения родов. Исключение составляет крупнейшая Урало-Тянь-Шаньская провинция с тремя такими центрами — Новоземельским, Уральским и Тянь-Шаньским. Может быть, это является доводом в пользу ее расчленения на три самостоятельные единицы в ранге, выше биогеографического района, т. е. субпровинции.

По мере смягчения климатических условий и ослабления изоляции морских бассейнов в результате трансгрессий, сменяющих эпоху регрессии, усиливаются межрегиональные и межпровинциальные связи. Облегчение взаимного проникновения фауны приводит к изменению родового и видового состава в пределах каждой провинции. Чтобы проанализировать характер этих изменений, придется коротко остановиться на динамике развития вида и рода.

Полный цикл пространственно-временного распространения вида или рода состоит из четырех фаз, последовательно сменяющих друг друга. В первую фазу вид (или род) является неозндемиком, во вторую — полирегионалом, в третью — полипровинциалом, а в четвертую — реликтоэндемиком [6]. В своем развитии вид (род) может остановиться на любой из фаз. Одновременно в одном комплексе, характеризующем определенный временной интервал и территорию, присутствуют виды и роды, находящиеся в разных фазах развития. Как пример можно привести раннедевонский родовой комплекс четырехлучевых кораллов Джунгаро-Балхашской провинции (табл. 2). В раннем девоне (эпохе регрессивной!) на этой территории преобладают эндемичные формы, среди которых главную роль играют неозндемики, хотя участие реликтоэндемиков тоже велико. В то же время полирегиональные и полипровинциальные роды и виды составляют меньшинство. Это соотношение резко изменяется во времени. В эпоху максимального расширения моря (для Джунгаро-Балхашской провинции это живетский век) неозндемики исчезают в родовой комплекс совершенно, реликтоэнде-

Таблица 2

**Родовой состав раннедевонских четырехлучевых кораллов
Джунгаро-Балхашской провинции**

Род	Реликтоэндемик	Неозндемик	Полирегионал	Полипровинциал	Род	Реликтоэндемик	Неозндемик	Полирегионал	Полипровинциал
Holacanthia	+				Thamnophyllum		+		
Neobrachyelasma	+				Neaxon			++	
Ramulophyllum	+				Hapsiphyllum			+	
Schlotheimophyllum	++				Lindstroemia			+	
Enterolasma		+			Pilophyllum			+	
Ridderia		+			Syringaxon				+
Patridophyllum		+			Barrandeophyllum				+
Heliophyllum		+			Nicholsoniella				+
Neokyphophyllum		+			Tryplasma				—
Multicarinophyllum		+			Acanthophyllum				—

Таблица 3
Родовой состав живетских четырехлучевых
кораллов Джунгаро-Балхашской провинции

Род	Релик-тоэндемик	Поли-регионал	Поли-провинциал
Endophyllum			+
Disphyllum			+
Hexagonaria			+
Trapezophyllum		+	
Heliophyllum			+
Bethanyphyllum			+
Tabulophyllum			+
Multicarinophyllum	+		
Dialytophyllum			+

видовых комплексов позволяет уловить и существенные детали. Та количество эндемичных форм значительно увеличивается, причем поли региональный род оказывается представленным реликтоэндемичным видом (табл. 4). Если по сравнению с родовым раннедевонским комплексом эффект эндемизма в видовом усиливается, то в живете видов комплекс отражает своеобразие района по сравнению с соседним (табл. 5). Полипровинциальные роды в это время в Джунгаро-Балхашском районе представлены не только полипровинциальными видами но и полирегиональными и неоэндемичными.

Таблица 4
Видовой состав раннедевонских четырехлучевых кораллов
Джунгаро-Балхашской провинции

Вид	Релик-тоэндемик	Неоэндемик	Полирегионал	Полипровинциал
Holacantia gibbosa	+			
Neobrachyelasma balchaschicum	+			
Ramulophyllum heterozonale	+			
Schlotheimophyllum aborigenum		+		
Enterolasma kasachstanicum	+			
Enterolasma tshernyschewi		+		
Enterolasma ibericum			+	
Ridderia dubatolovi		+		
Patridophyllum pachyacanthum		+		
Patriophyllum crassocristatum		+		
Heliophyllum apsiferum		+		
Neokyphophyllum calcareum		+		
Multicarinophyllum cinctum		+		
Thamnophyllum faveolatum		+		
Heaxon regularis			+	
Hapsiphyllum hastatum		+		
Lindstroemia minima			+	
Pilophyllum bimurum	+			
Syringaxon postsiluriensis			+	
Barrandeophyllum perplexum				+
Barrandeophyllum cantabricum			+	
Nicholsoniella nodosa				+
Tryplasma hercynica				+
Tryplasma devoniana				+
Acanthophyllum tenuiseptatum				+

мики практически тоже, безраздельно господствуют полипровинциальные роды (табл. 3). Фактически можно говорить о том, что в живе Джунгаро-Балхашская обособленная провинция перестает существовать как самостоятельная единица сливается с рядом соседних в единую Урало-Северо-Азиатскую. Отличительные черты бывшей провинции в это время имеют более низкий ранг, что позволяет выделять только палеобиогеографический Джунгаро-Балхашский район. Анализ

Таблица 5

**Видовой состав живетских четырехлучевых кораллов
Джунгаро-Балхашской провинции**

Вид	Релик- тоэнде- мик	Нео- энде- мик	Поли- регио- нал	Поли- провин- циал
<i>Trapezophyllum terecktense</i>	+			
<i>Endophyllum abditum</i>			+	
<i>Disphyllum paschiense</i>				+
<i>Hexagonaria hexagona</i>				+
<i>Heliophyllum halli</i>				+
<i>Heliophyllum aiense</i>			+	
<i>Heliophyllum varioseptatum</i>			+	
<i>Bethanyphyllum litvinovitschae</i>				+
<i>Tabulophyllum planotabulatum</i>				+
<i>Tabulophyllum angulosum</i>		—		
<i>Multicarinophyllum concavum</i>		—		
<i>Dialytophyllum vilvense</i>				+

Изменение во времени соотношений между четырьмя группами родов и видов позволяет установить очень важную закономерность: по мере постепенного перехода от регрессии к трансгрессии количественное резкое преобладание в начале цикла эндемиков сменяется господством полирегионалов и полипровинциалов. В эпоху максимальной трансгрессии черты провинциальных отличий могут исчезнуть и биогеографическая единица как бы понизится в ранге — провинция сменится районом.

В начале следующего тектоно-палеогеографического цикла формируются новые первичные ареалы возникновения видов и родов, которые пространственно могут не совпадать с центрами прежней эпохи. В качестве примера можно сравнить первичные ареалы возникновения для лlandoверийского века и раннедевонской эпохи (для территории СССР):

Лландовери — Скандинаво-Балтийский, Алтае-Казахстанский, Средне-сибирский, Индигиро-Колымский ареалы

Ранний девон — Новоземельский, Уральский, Тянь-Шаньский, Казахстанский, Алтае-Саянский, Таймырский, Монголо-Охотский ареалы

Следует отметить, что видовые и родовые комплексы четырехлучевых кораллов разных, зачастую удаленных провинций бывают очень близки. Это явление находит свое объяснение в близости или тождественности фаций. Так, сообщества герцинских рифов разных провинций между собой более похожи, чем сообщества рифов и морского мелководья одной из них. Все это заставляет при анализе видовых и родовых комплексов учитывать монофациальные сообщества, из которых они слагаются [1—3].

Если усиление мутационных процессов и естественного отбора в регрессивные эпохи пространственно связывается с первичными ареалами возникновения, то второй аспект, эволюционный, состоит в появлении и закреплении адаптивных изменений в строении коралловых полипов. Самое существенное заключается в том, что эпохи появления новых, адаптивных признаков немногочисленны. Самым ранним рубежом является начало среднего ордовика, когда возникают четырехлучевые кораллы. Этому времени отвечает появление самых простых элементов скелета — пластинчатых септ, базальной стереоплазмы, простых

днищ, а также двух основных форм существования — колониальной и одиночной [4]. Начало позднего ордовика знаменуется появлением кораллов с шиповатыми и перфорированными септами, простыми периферическими пузырями и широким распространением форм с пластинчатыми септами (табл. 6). Перечисленные признаки имеют весьма

Таблица 6

Этапы появления новых признаков у тетракораллов

Признак	Время		
	первое появление в отдельных таксонах	широкое распространение признака	полное исчезновение признака к началу
Септы пластинчатые	O ₂	O ₃	T ₃
Септы шиповатые	O ₃	S ₁	D ₃
Септы перфорированные	O ₃	S ₁	D ₁
Септальные лейсты	S ₁	S ₁	D ₁
Септальные конусы	S ₂	D ₁	D ₃
Веерообразное расхождение трабекул	D ₁	D ₂	C ₁
Развитие только протосепт	D ₁	C ₂	T ₃
Каниноидные септы	D ₁	C ₁	T
Появление септ 3-го порядка	C ₁	P ₁	T
Отложение базальной стереоплазмы	O ₂	O ₂	T ₃
Простые днища	O ₂	O ₃	T ₃
Сложные днища	S ₁	D ₁	T
Простые пузыри	O ₃	S ₁	T
Лонсдалеонидные пузыри	S ₂	D ₁	T
Подковообразные пузыри	D ₁	D ₁	C ₁
Пузырчатая ткань, заменившая днища	S ₁	D ₁	D ₃
Простой столбик	S ₁	C ₁	T
Аулос у одиночных	S ₁	D ₁	C ₁
Аулос у колониальных	D ₁	D ₁	C ₁
Осевая колонна	D ₁	C ₁	T
Массивные и ветвистые колонии	O ₂	S ₁	T
«Паррисидалные» псевдоколонии	S ₁	D ₁	T
Астреевидные колонии	S ₁	D ₁	T
Одиночные кораллы	O ₂	O ₃	T ₃
Деление кораллитов	S ₁	D ₁	T
Колюмнарный ободок	D ₁	D ₂	D ₃

высокий ранг, и на их основании выделяются подотряды Pholidophyllina, Calostylina и Cyathophyllina (рис. 1).

В начале силура (лландовери) появляются кораллы с септальными лейстами (подотряд Ketophyllina), шиповатыми септами и пузырчатой тканью, заменившей днища (подотряд Cystiphyllina), с аулосом или столбиком (подотряд Metriophyllina), астреевидными колониями, сложными днищами, лонсдалеонидными пузырями (подотряд Agastrophyllina и др.). Столь же значительны адаптивные изменения, возникшие в начале девона: веерообразное расхождение трабекул (подотряд Heliophyllina и Phillipsastraeina), развитие только протосепт (отряд

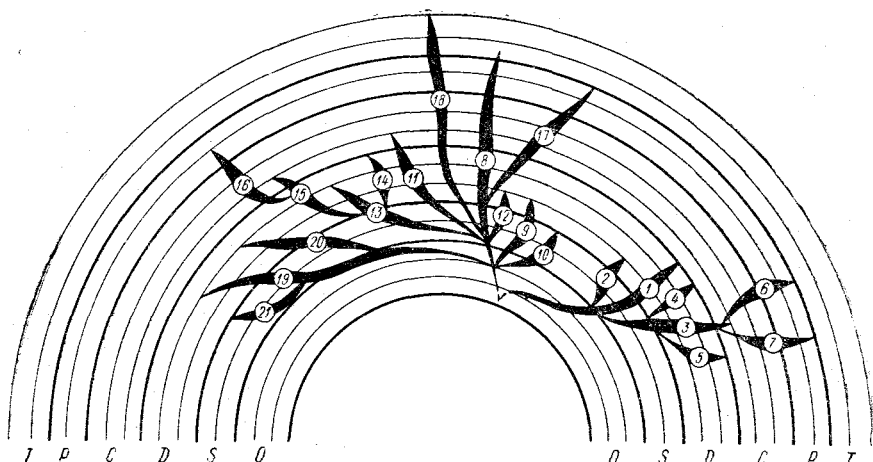


Рис. 1. Филогенетические связи подотрядов четырехлучевых кораллов

- 1 — Columnariina; 2 — Arachnophyllina; 3 — Spongophyllina; 4 — Phillipsastraeina; 5 — Thamnophyllina; 6 — Lonsdaleeina; 7 — Lithostrotionina; 8 — Streptelasmatina; 9 — Cyathophyllina; 10 — Calostylina; 11 — Metriophyllina; 12 — Lykophyllina; 13 — Kodonophyllina; 14 — Macgeeeina; 15 — Heliophyllina; 16 — Caniniina; 17 — Acrophyllina; 18 — Pterophyllida; 19 — Pholidophyllina; 20 — Cystiphyllina; 21 — Ketophyllina

Pterophyllida), появление подковообразных пузырей (подотряды Thamnophyllina и Macgeeeina), сложной осевой зоны (подотряд Acrophyllina) и т. п. Широкое распространение приобрели такие признаки, как септальные конусы (семейства Digonophyllidae и Zonophyllidae), лонсдалеонидные пузыри (семейства Spongophyllidae, Endophyllidae, Stringophyllidae), аулос (семейства Laccophyllidae, Phillipsastraeidae).

Почти все одиночные кораллы (за исключением представителей подотрядов Streptelasmatina и Metriophyllina и отряда Pterophyllida) приобрели способность строить «паррисидальные» псевдоколонии, а колониальные — размножаться делением (см. табл. 6). Но к этому же времени совсем исчезают кораллы с перфорированными септами, септальными лейстами, а несколько позднее (в конце среднего девона) вымирают полипы с септальными конусами.

Следующее появление новых адаптивных изменений совпадает с началом карбона. Пожалуй, самым значительным было широкое развитие осевых структур (вызвавшее у колониальных возникновение подотрядов Lonsdaleeina и Lithostrotionina, а у одиночных — многих семейств подотрядов Acrophyllina, Streptelasmatina), утолщенных каниноидных септ (подотряд Caniniina) (см. табл. 6 и рис. 1). К этому же рубежу приурочено исчезновение кораллов с веерообразно расходящимися трабекулами септ (подотряды Heliophyllina и Phillipsastraeina), с подковообразными пузырями (подотряды Macgeeeina и Thamnophyllina), аулосом (подотряд Metriophyllina), с лонсдалеонидными пузырями, но без осевых структур (подотряд Spongophyllina).

В развитии четырехлучевых кораллов в позднем палеозое отмечается только закрепление приобретенных черт и ничего принципиально нового, прогрессивного не возникает. К концу перми вымирают все специализированные ветви, и в первой половине триаса живут только мелкие одиночные кораллы с примитивным строением скелета, которые явились предками гексакораллов (см. рис. 1).

Итак, в истории эволюции четырехлучевых кораллов четко выделяются пять этапов появления адаптивных изменений, причем первые два тесно связаны между собой и могут сливаться в единый.

Еще более разительно этапность в эволюции четырехлучевых кораллов выступает при анализе распространения их семейств (рис. 2).

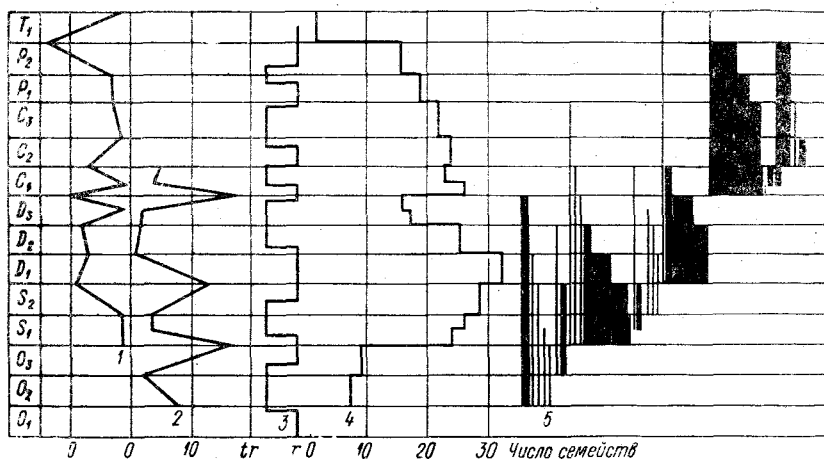


Рис. 2. Динамика развития семейств четырехлучевых кораллов

1 и 2 — количественные кривые соответственно исчезновения и возникновения семейств; 3 — смена эпох трансгрессий tr и регрессий r ; 4 — изменение количественного состава семейств; 5 — диаграмма интервалов существования семейств (толщина линии пропорциональна количеству семейств)

Каждая крупная эпоха появления новых семейств, а таких эпох выделяется четыре: среднеордовикская, лландоверийская, раннедевонская, раннекаменноугольная, — хронологически совпадает с регрессивными этапами палеозоя. В это же время происходит и убыстрение процесса вымирания. Особенно интенсивно исчезновение четырехлучевых кораллов идет в конце перми и начале триаса.

В трансгрессивные эпохи происходит стабилизация и изменения в составе семейств сравнительно малы. Следует отметить еще одну особенность: в каждую эпоху возникновения адаптивных изменений по-

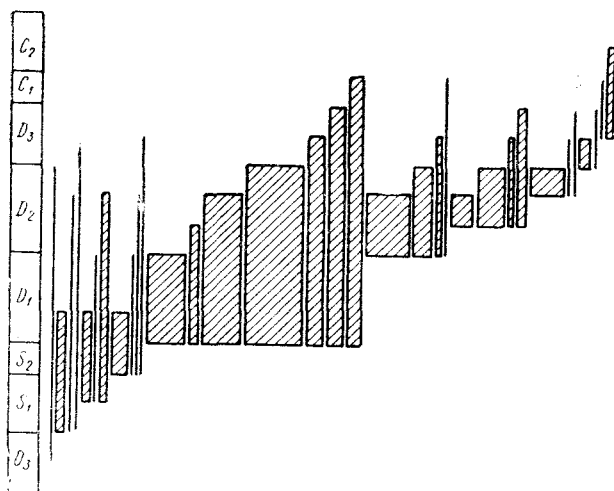


Рис. 3. Диаграмма интервалов существования родов, встречающихся в девоне (толщина линий и фигур пропорциональна количеству одновозрастных родов)

являются семейства как менее, так и более специализированные. Наиболее долговечными оказываются неспециализированные, в то время как специализированные вымирают к следующему этапу. Именно неспециализированные ветви становятся исходными для появления новых.

Если анализ динамики эволюции семейств позволяет выявить основные закономерности, то рассмотрение родового состава помогает уловить частные.

В качестве примера можно взять родовой состав девонских четырехлучевых кораллов. Раннедевонская регрессия была самой значительной в первой половине палеозоя, поэтому ее влияние на ход эволюции четырехлучевых кораллов особенно ошутимо. Именно к началу девона приурочено появление большинства девонских родов (рис. 3 и 4). Формы, появившиеся позднее, обычно относятся к высокоспециализированным и быстро вымирают. Чем можно объяснить возникновение новых родов в среднем и позднем девоне, относящимся к эпохе крупной девонской трансгрессии? Прежде всего, диаграмма на рис. 3 отражает суммарный родовой состав по всем провинциям мира и дает поэтому обобщенную картину. Нужно учесть, что, во-первых, трансгрессии в разных провинциях не были синхронны и, во-вторых, даже в условиях трансгрессий возникали «изоляты» с условиями, стимулировавшими видо- и родообразование. Кроме того, если увеличение количества родов в регрессивную эпоху связано с появлением большого числа неонндемиков, то рост в трансгрессии идет за счет прежде всего их перехода в фазу полирегионалов и полипровинциалов (см. рис. 4). Интересно, что эндемичные роды и виды, появившиеся в эпоху трансгрессий, обычно так и остаются эндемиками.

Основные этапы адаптивных изменений, приводившие к возникновению новых крупных таксонов (подотрядов и семейств), по времени связаны с регрессиями, а пространственно осуществляются в первичных ареалах возникновения видов и родов.

Эволюционные ступени разного масштаба являются хорошим обоснованием относительной геохронологии.

Таким образом, существует глубокая диалектическая связь между эволюцией (эпохами адаптивных изменений) и палеобиогеографией (возникновением и развитием палеобиогеографических районов и провинций).

ЛИТЕРАТУРА

1. Спасский Н. Я. Родовые сообщества как показатель уровня развития (на примере четырехлучевых кораллов девона). Тр. VII сессии Всесоюз. палеонт. общ-ва. Л., «Недра», 1964.
2. Спасский Н. Я. Стратиграфическое значение основных рубежей в развитии тетракораллов и табулятов. Тр. VIII сессии Всесоюз. палеонт. общ-ва. Л., «Недра», 1966.
3. Спасский Н. Я. Значение девонских четырехлучевых кораллов для палеобиогеографического районирования СССР. Тр. IX сессии Всесоюз. палеонт. общ-ва. Л., «Недра», 1967.
4. Спасский Н. Я. Палеоэкология четырехлучевых кораллов. Палеонт. журн., 1967, № 2.
5. Спасский Н. Я. Пути распространения девонских четырехлучевых кораллов. Зап. ЛГИ, т. 53, вып. 2. Л., «Недра», 1967.
6. Спасский Н. Я. Закономерности пространственно-временного распространения родов и видов (на примере четырехлучевых кораллов девона). Ежегодник Всесоюз. палеонт. общ-ва, 1965—1967, № 18. Л., «Недра», 1968.

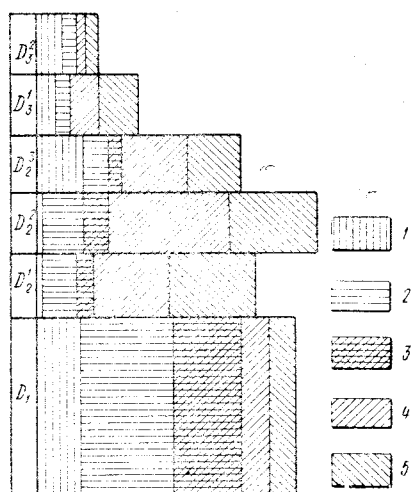


Рис. 4. Диаграмма изменения пространственно-временного состава девонских родов четырехлучевых кораллов

1 — реликтоэндемики; 2 — неонндемики, не расширяющие первичный ареал; 3 — неонндемики, быстро расширяющие первичный ареал; 4 — полирегионалы; 5 — полипровинциалы