Записки Ленинградского орденов Ленина и Трудового Красного Знамени горного института им. Г. В. Плеханова, т. LIX, вып. 2, 1971 г.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОЯВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИ СХОДНЫХ СТРУКТУР В ЭВОЛЮЦИИ ЧЕТЫРЕХЛУЧЕВЫХ КОРАЛЛОВ

Н. Я. Спасский, А. Г. Кравцов

Появление новых морфологических признаков приурочено к нескольким немногочисленным эпохам, которые по времени совпадают с началом регрессивных этапов в истории развития Земли. В разных линиях эволюции четырехлучевых кораллов основные признаки строения скелета возникают в строго определенной последовательности, но на разных хронологических рубежах. Среди четырехлучевых кораллов выделяются монохрономорфы, приуроченные только к определенным отрезкам времени и в силу этого имеющие большое стратиграфическое значение, и полихрономорфы — морфологически сходные формы различного возраста.

Эпохи появления и закрепления адаптивных изменений в строении скелета коралловых полипов немногочисленны. Самым ранним рубежом является начало среднего ордовика, т. е. время первого появления четырехлучевых кораллов. На этом этапе возникают самые простые элементы скелета — септальные пластины из слившихся аулопороидных шипов, характерные для ранних стрептелазматид — *Primitophyllum* Kaljo и *Lambeophyllum* Okulitch, базальная стереоплазма, простые днища. Кроме того, средний ордовик — это время становления двух основных форм существования — колониальной и одиночной [Спасский, 1967б]. Несколько позднее, в начале позднего ордовика, появляются кораллы с шиповатыми и перфорированными септами (табл. 1), а во всех линиях развития широкое распространение получают формы с простыми, периферическими пузырями [Ивановский, 1965]. Указанные выше признаки имеют весьма высокий таксономический ранг и являются основанием для выделения подотрядов *Columnariina, Pholidophyllina, Calostylina, Cyathophyllina, Streptelasmatina.* В начале силура (ранний лландовери) возникают кораллы с септальными лейстами (подотряд *Ketophyllina),* с шиповатыми септами и пузырчатой тканью, но без днищ (подотряд *Cystiphyllina*), с простыми осевыми структурами — простым столбиком или осевой трубкой (подотряд *Metriophyllina*). К этому же времени приурочено появление кораллов с лонсдалеоидными пузырями, часто со сложными днищами

Таблица 1

Этапы появления новых признаков у тетракораллов

Признак	Первое появление в отдельных таксонах	Широкое распространение	Полное исчезновение к началу периода
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_1	D_1	D_3
Веерообразно расходящиеся трабекулы	D_1	D_2	C_1
Преобладающие протосепты	D_1	C_2	T_3
Каниноидные септы	D_1	C_1	T
Септы третьего порядка	S_1	P_1	T_3
Базальная стереоплазма	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
Лонсдалеоидные пузыри	S_1	D_1	T
Подковообразные пузыри	D_1	D_2	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
Паррисидальные 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

и астреевидной формой колоний (подотряды *Arachnophyllina* и *Spongophyllina*). Среди одиночных форм (подотряды *Kodonophyllina, Lykophyllina* и др.) широко распространяются псевдоколониальные (обладающие «паррисидальным» почкованием, т. е. делением). Столь же значительны изменения, приуроченные к началу девона: веерообразное расхождение трабекул септ (подотряды *Heliophyllina* и *Marisastrina*), появление одиночных кораллов только с протосептами (отряд *Plerophyllina*), форм с подковообразными пузырями (подотряды *Thamnophyllina* и *Macgeeina*), со сложной осевой зоной (подотряд *Acrophyllina*). Широкое распространение получили такие признаки, как септальные конусы в семействах подотряда *Cystiphyllina* (табл. 1). Но к этому же времени совсем исчезают кораллы с перфорированными

септами, септальными лейстами, а немного позднее — в конце среднего девона вымирают и полипы с септальными конусами [Спасский, 1965]. Новый этап адаптивных изменений совпадает с началом карбона. Особое значение приобретает широкое развитие осевых структур — столбиков и сложных колонн (подотряды *Lonsdaleiina* и *Lithostrotionina,* многие семейства подотрядов *Acrophyllina* и *Streptelasmatina*). Важным признаком в подотряде *Caniniina* становится появление утолщенных «каниноидных» септ. С этим же рубежом связано исчезновение кораллов с веерообразным расхождением трабекул в септах, подковообразными пузырями и некоторыми другими признаками (табл. 1).

В позднем палеозое в эволюции четырехлучевых кораллов отмечается только закрепление ранее приобретенных черт. К концу перми вымирают все специализированные ветви, и в триасе обитают только мелкие одиночные кораллы с примитивным строением скелета [Ильина, 1965].

Таким образом, в эволюции четырехлучевых кораллов четко выделяются пять этапов появления адаптивных изменений; первые два тесно связаны между собой и практически слиты в единый (рис. 1).

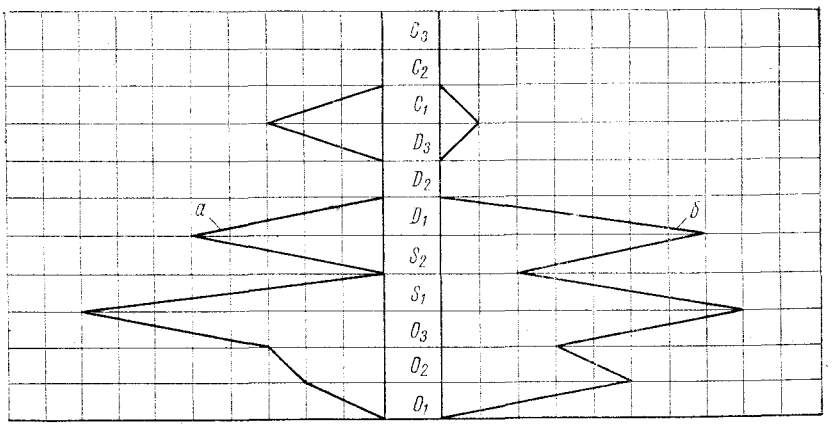


Рис. 1. Динамика появления морфологических признаков четырехлучевых кораллов:

а — новых подотрядов; *б* — новых признаков

Каким же событиям в геологической истории соответствуют наметившиеся этапы появления адаптивных изменений в строении скелета четырехлучевых кораллов? Напомним, что они приходятся на середину ордовика, начало силура, начало девона и начало карбона. Если обратиться к истории изменений палеогеографических условий на протяжении палеозоя, то намечается очень интересная и важная закономерность: этапы появления адаптивных изменений совпадают с крупнейшими эпохами регрессий. В свою очередь сокращения морских бассейнов вызывались процессами интенсивного складкообразования в геосинклинальных областях и переходом геосинклиналей в платформенное состояние. Каждая регрессивная эпоха характеризовалась резким изменением палеогеографических условий, а образование молодых горных цепей, островных дуг, вулканических островов приводило к сильному расчленению мелководных морских бассейнов, к затруднению и прекращению связей между ними, к их изоляции. Резкое изменение абиотической и биотической среды приводило к усилению процессов мутагенеза и естественного отбора, что способствовало вспышке формо- и видообразования [Синицын, 1962].

Пространственно процессы видообразования приурочивались к ограниченному числу центров возникновения — первичных ареалов. Каждый такой ареал характеризовал палеобиогеографический район или провинцию. Сформировавшись в изолированных бассейнах — первичных ареалах — как неоэндемик, вид в дальнейшем мог увеличивать территорию своего обитания, переходя в следующие фазы пространственно-временного существования — полирегиональную и полипровинциальную. Хронологически экспансия вида, как правило, совпадала со сменой регрессивной эпохи — трансгрессивной. Максимальное распространение вида или рода совпадает с эпохой максимальной трансгрессии. История вида могла закончиться реликто-эндемической стадией, когда ареал распространения ограничивался отдельными изолированными бассейнами, зачастую далекими от центра возникновения [Спасский, 1967а]. Однако в любом первичном ареале возникновения, помимо видов неоэндемических, численно преобладающих в эпоху регрессии, присутствуют и виды, проходящие другие стадии пространственно-временного распространения. Таким образом, в каждом районе в любую геологическую эпоху одновременно сосуществуют виды, находящиеся на различных стадиях своей истории. Соотношение между ними позволяет с высокой точностью ориентироваться в палеогеографической истории района. Так, преобладание неоэндемиков и реликто-эндемиков указывает на регрессивную часть цикла, в то время как преобладание полипровинциальных форм — на трансгрессивную. Каждая эпоха складкообразования и связанная с нею регрессия приводят к палеогеографической перепланировке. Первичные ареалы, отвечающие одной эпохе, как правило, не совпадают пространственно с ареалами другой. Если во времени процессы формирования новых видов в основном соответствуют регрессивным этапам развития земной поверхности, то пространственно видообразование идет в первичных ареалах — центрах возникновения. Таким образом, существует глубокая диалектическая связь между эволюцией (эпохами адаптивных изменений и формирования новых таксонов) и палеобиогеографией (возникновением и развитием палеобиогеографических районов и провинций).

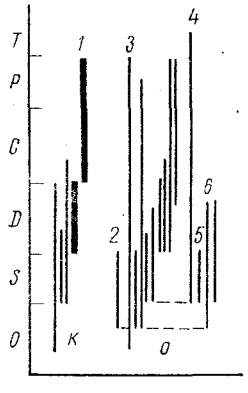


Рис. 2. Диаграмма развития основных типов септ колониальных *к* и одиночных *о* кораллов (толщина линий пропорциональна количеству подотрядов):

1—пластинчатые септы; *2*—перфорированные септы; *3*—пластинчатые септы; *4*—протосепты; *5*—септальные лейсты; *6*—септальные шипы; *7*—септальные конусы

Как указывалось выше, древнейшими элементами скелета четырехлучевых кораллов являются септы и днища — два основных компонента любой скелетной постройки.

Тип септального аппарата имеет высокий таксономический ранг и, как правило, служит основным признаком при выделении отрядов. Древнейшим типом септ является пластинчатый, к которому относятся и пластинчато-шиповатые септы. Он характерен для двух исходных линий развития кораллов, появившихся еще в среднем ордовике: колониальных *Columnariina* и одиночных *Streptelasmatina* (рис. 2; табл. 2). В дальнейшем пластинчатые септы наследуются всеми подотрядами отрядов *Columnariida, Streptelasmatida, Kodonophyllida* и *Plerophyllida*. Весьма существенным представляется то, что пластинчатые септы гене-

Таблица 2

Последовательность появления основных признаков у различных подотрядов тетракораллов в зависимости от форм роста и типа септ

Основные признаки	Пластинчатые септы колониальных кораллов							Одиночные кораллы: Септы: Протосепты	перфорированные	клиновидные				пластинчатые					шиповатые		
	Columnartina	*Arachnophyllina*	*Spongophyllina*	*Thamnophyllina*	*Marisastrina*	*Lonsdaleiina*	*Lithostrotionina*	*Pterophyllida*	*Calostilina*	*Streptelasmatina*	*Metriophyllina*	*Acrophyllina*	*Cyathophyllina*	*Kodonophyllina*	*Lykophyllina*	*Heliophyllina*	*Margeetina*	*Caninina*	*Pholidophyllina*	*Cystiphyllina*	*Ketophyllina*
Днища простые полн.	O_2	S_1	S_1	D_1	D_1	C_1	C_1	S_1	O_3	O_2	S_1			S_1	S_1	D_1	D_1	D_3	O_3		
неполные		S_1	S_1	D_1	D_1	C_1	C_1		S_1	O_2		D_1	O_3	S_1	S_1	D_1		C_1	S_1		S_1
дифференцирован.			D_1	D_2	D_2	C_1	C_1					C_1				D_1					
пузыреобразные									S_1						S_1	D_1		C_1	S_2		
Пузыри простые	S_1	S_1	S_1	D_1	D_1	C_1	C_1	C_2			D_3	D_3	O_3	S_1	S_1	D_1	D_2	D_3	D_1	S_1	S_1
лонсдалеоидные	D_1	S_1	S_1		D_3	C_1	C_1					C_1		S_2	S_1	D_1		C_1		D_1	S_1
подковообразные				D_1													D_1				
Осевая структура — столбик	S_1	S_1	D_1			C_1	C_1	C_1		O_2	O_3	D_1	O_3	S_2		D_1		C_1			
аулос		S_1			D_1		C_1			S_1	S_1						D_2				
колонна			D_2			C_1		P				D_1									
Внутренняя стенка		S_1	D_1	D_1	D_1	C_1	C_1		S_1			C_1		S_1	S_1	D_1	D_1	C_1			
Веерообразное расхождение трабекул		S_1		D_1	D_1									S_1		D_1	D_1		O_3	S_1	
Каниноидное утолщение септ											D_1	C_1			S_1	D_1		D_3			
Астреевидность		S_1	D_1	D_2	D_1	C_1	C_1														

тически предшествуют другим типам септ — шиповатым и перфорированным, возникшим в позднем ордовике. В свою очередь шиповатые септы дают начало таким своеобразным формам септального аппарата, как септальные лейсты кетофиллин и септальные конусы цистифиллин (рис. 2; табл. 2). Следует упомянуть, что у поздних цистифиллин шиповатый в своей основе септальный аппарат приводит к формированию септ, морфологически сходных с пластинчатыми. Подобный процесс может быть объяснен только с позиций экологических. Расчленение гастральной полости мезентериальными складками (с которыми было связано образование септ) увеличивало ее поверхность и способствовало оптимальному усвоению пищи [Спасский, 1967б]. Очень интересным моментом является разновременность появления однотипного признака в различных ветвях четырехлучевых кораллов. Горизонтальные элементы скелета могут быть представлены разной сложности днищами и пузырчатой тканью. Эволюционно самый ранний тип горизонтальных элементов — это простые полные днища (рис. 3; табл. 2). Появившись в среднем ордовике, они широко распространяются во многих подотрядах, существовавших в силуре и девоне. В позднем палеозое количество подотрядов, представители которых обладают полными днищами, сокращается.

Усложнение днищ начинается практически с момента их возникновения. Первые неполные днища известны уже в среднем ордовике. Однако наиболее усложненные дифференцированные днища получают распространение только с начала девона (табл. 2). Крайние формы расщепления днищ — до пузыреобразных — не получили широкого распространения и отмечены только в специализированных линиях одиночных кораллов в силуре, в раннем девоне и начале карбона (табл. 2).

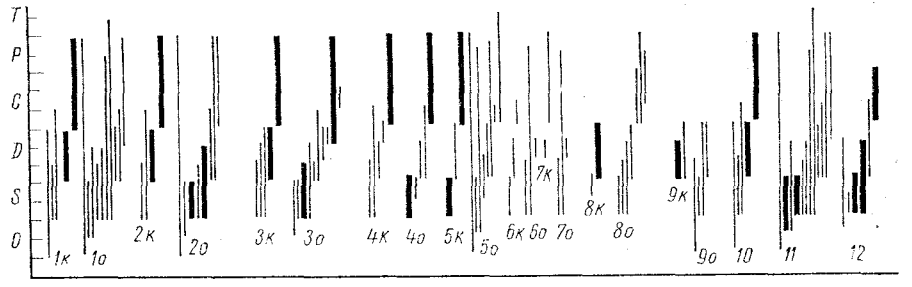


Рис. 3. Диаграммы времени существования основных признаков колониальных *к* и одиночных *о* четырехлучевых кораллов (толщина линий пропорциональна количеству подотрядов, обладающих данным признаком):

1—днища простые; *2*—днища сложные; *3*—пузыри простые; *4*—пузыри лонсдалеоидные; *5*—простой столбик; *6*—аулос; *7*—осевая колонна; *8*—каринация септ; *9*—вортекс; *10*—колониальная форма существования; *11*—одиночная форма существования; *12*—псевдоколониальная форма существования

Простые пузыри впервые появляются в подотряде *Cyathophyllina* в позднем ордовике, а в начале силура этот скелетный элемент уже широко распространен во многих подотрядах колониальных и одиночных четырехлучевых кораллов (рис. 3, 4; табл. 2).

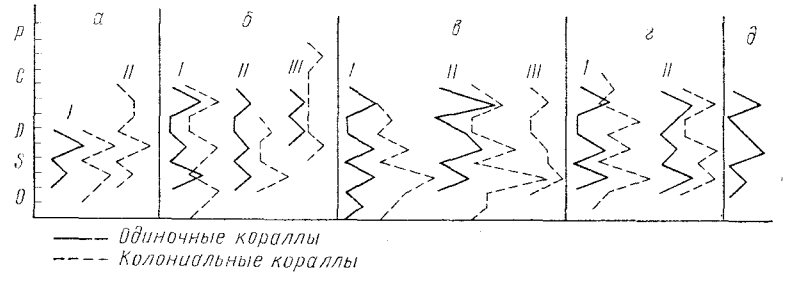


Рис. 4. Диаграммы появления основных признаков колониальных и одиночных четырехлучевых кораллов:

а—строение септ (*I*—веерообразное расхождение трабекул, *II*—каниноидное утолщение септ); *б*—осевые структуры (*I*—простой столбик, *II*—аулос, *III*—осевая колонна); *в*—днища (*I*—простые, *II*—дифференцированные, *III*—пузыреобразные); *г*—пузыри (*I*—простые, *II*—лонсдалеоидные); *д*—астреевидные колонии

В истории четырехлучевых кораллов только два подотряда не развивают пузырчатой ткани — это *Streptelasmatina,* которые существовали со среднего ордовика до перми, и высокоспециализированная ветвь калостилин с перфорированными септами, вымершая к концу силура. Скорей исключением, чем правилом, было появление простых пузырей у позднепалеозойских плерофиллид.

Прогрессивной линией в развитии многих подотрядов было появление краевых лонсдалеоидных пузырей, которые приходят на смену широкой септотеке. Впервые лонсдалеоидные пузыри как у колониаль-

ных, так и у одиночных кораллов появляются в начале силура, но особенно широко эти образования распространяются с конца девона. В начале девона возникает очень своеобразная форма пузырей — подковообразная. Но она просуществовала только в двух специализированных ветвях до конца девона (табл. 2). Третий существенный элемент скелета — осевые образования — генетически связан как с септами, так и с днищами. Самый древний тип осевых образований — простой столбик — обычно формировался за счет осевых концов септ. Подобный столбик в древнейших линиях появился еще в силуре, а в дальнейшем был характерен для многих семейств четырехлучевых кораллов. Второй тип осевых образований — осевая трубка, или аулос,— распространен только в специализированных семействах и генетически является более молодым (рис. 3—4; табл. 2). Самая сложная осевая структура — осевая колонна, формирующаяся различного рода пластинами, осевыми днищами и другими образованиями, впервые появляется у раннедевонских одиночных и среднедевонских колониальных кораллов, но широкое распространение приобретает только начиная с карбона.

Роль столбика зачастую может выполнять осевое завихрение концов септ — вортекс. Эта форма характерна, главным образом, для силура и девона и к карбону полностью вытесняется осевыми колоннами (рис. 3; табл. 2).

Такой элемент скелета, как внутренняя стенка, в своем формировании может быть связан с развитием других структур: с внутренней границей лонсдалеоидных пузырей, с границей пузырчатой ткани и осевых днищ, с веретеновидным утолщением центральной части пластинчатых септ, с резким перегибом днищ, с отложением стереоплазмы по осевой трубке и с границей сложной осевой колонны. Такая неоднозначность происхождения внутренней стенки должна учитываться при возрастном анализе появления этого структурного элемента, т. е. следует рассматривать внутреннюю стенку, как формирование, генетически связанное с другими первичными структурами. Но независимо от ее происхождения внутренняя стенка характерна, главным образом, для кораллов силура, девона и карбона. Сравнительно узкий хронологический диапазон имеет такое своеобразное образование, как септы, состоящие из веерообразно расходящихся трабекул. Такой характер трабекул септ предопределяет формирование внутричашечного валика, а в том случае, если это явление усложняется изменением угла наклона пузырей, то и отворотом краев чашки. Подобные формы чашек, связанные с расхождением осевых концов трабекул, у колониальных кораллов установлены в подотрядах *Arachnophyllina, Thamnophyllina* и *Marisastrina,* а у одиночных — *Kodonophyllina, Heliophyllina, Macgeeina, Pholidophyllina* и *Cystiphyllina.* В карбоне веерообразное расположение трабекул септ уже отсутствует.

Другим характерным примером своеобразной структуры септ является их «каниноидное» утолщение, особенно сильно выраженное в главных квадрантах. Эта форма септ развита только в некоторых линиях одиночных кораллов (табл. 2).

Существуют скелетные образования, характерные лишь для колониальных кораллов. Например, астреевидность, связанная с редукцией внешних стенок у кораллитов массивных колоний как признак отмечается во всех линиях колониальных кораллов, за исключением подотряда *Columnariina.* Однако астреевидные колонии генетически более молодые, так как появляются значительно позднее, чем обычные. От-

сутствие астреевидных колоний у колумнариин объясняется слабым развитием пузырчатой ткани.

Анализируя время появления основных признаков у колониальных и одиночных четырехлучевых кораллов (рис. 4; табл. 2), наблюдаем некоторое запаздывание появления того или иного признака у колониальных форм по сравнению с одиночными. Примером может служить веерообразное расхождение трабекул септ, появление столбиков, осевых колонн, дифференцированных днищ и т. д. Сопоставление кривых на диаграмме (рис. 4) показывает, что, помимо основных главных рубежей (начало силура, девона, карбона), выделяется ряд второстепенных (поздний ордовик, средний девон, средний карбон). Некоторые оптимальные рубежи появления признаков у колониальных и одиночных кораллов не совпадают, и существуют признаки, специфичные только для колониальных и одиночных форм. Наконец, кардинальный вывод — в каждом подотряде признаки наслаиваются в одной последовательности и параллельно во многих линиях, но не одновременно. Можно сказать, что в целом существует четкая направленность процесса, а сами структуры представляют собою «стандартный набор», за пределы которого ни одна линия развития не выходит.

Детальное рассмотрение времени существования основных признаков строения скелета четырехлучевых кораллов (рис. 2—3; табл. 3) позволяет сделать следующие выводы.

1. Наибольшие вертикальное распространение и частота встречаемости наблюдаются у основных структурных элементов — пластинчатых септ, днищ различной сложности, простых пузырей и простых столбиков, т. е. чаще всего развиты самые простые и самые древние по своему происхождению скелетные элементы.

2. Эти структуры одинаково широко распространены практически во всех линиях развития колониальных и одиночных четырехлучевых кораллов.

3. Генетически простые структурные элементы в любой линии развития предшествуют структурам более сложным.

4. Простые структуры, как правило, шире всего развиты в длительно существующих, относительно консервативных семействах, которые принадлежат к персистентным рядам.

5. От этих простых по строению прогрессивных эврибионтов происходят все специализированные ветви, как правило, с относительно коротким интервалом существования.

6. Ряд структурных элементов характерен только для колониальных или только для одиночных форм (астреевидность, свободнолежащие и крышечные формы, септальные конусы и т. д.).

7. Большой интерес представляют структуры с коротким диапазоном существования (подковообразные пузыри, сложное расщепление периферических концов септ, найк-структуры, септальные лейсты, арочные пластины и т. д.). Сам факт развития подобных структур позволяет без определения видовой или родовой принадлежности устанавливать возраст кораллов.

8. Существование однотипных структур у колониальных и одиночных кораллов позволяет проследить гетерохронные и изохронные, параллельные и конвергентные линии развития. Примером изохронных конвергентных линий развития у колониальных и одиночных четырехлучевых кораллов могут служить *Thamnophyllina* и *Macgeeina* (обладающие подковообразными пузырями), *Marisastrina* и *Heliophyllina* (обладающие веерообразным расхождением трабекул). Изохронные параллельные линии развития отмечаются также широко — это подотряды *Lonsdaleiina, Lithostrotionina* и др.

Таблица 3

Время существования основных признаков для различных подотрядов четырехлучевых кораллов

Основные признаки	Для колониальных форм роста											Для одиночных форм роста										
	пластинчатых септ							клиновидных септ				пластинчатых септ					протосепт	перфорированных септ	шиповатых септ			
	Columnariina	*Arachnophyllina*	*Spongophyllina*	*Thamnophyllina*	*Marisastrina*	*Lonsdaleiina*	*Lithostrotionina*	*Streptelasmatina*	*Metriophyllina*	*Acrophyllina*	*Cyathophyllina*	*Kodonophyllina*	*Lykophyllina*	*Heliophyllina*	*Macgeeina*	*Caninina*	*Plerophyllina*	*Calostylina*	*Pholidophyllina*	*Cystiphyllina*	*Ketophyllina*
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Днища простые																					
полные	O_2–D	S–D_1	S–C_1	D	D	C–P	C–P	O_2–P	S–P_1			S–D_2	S–D_1	D–C_1	D	D_3–P	S–T	O_3–S	O_3–D_2		
неполные		S–D_1	S–D_2	D	D	C–P	C–P	O_2–P		D–P	O_3–S	S–D_2	S–D_1	D		C–P		S	S–D_2		S
дифференцированные			D-C_1	D_{2-3}	D_{2-3}	C–P	C–P			C–P				D–C_1							
пузыреобразные													S	D		C_1		S_1	S_2		
Пузыри простые	S–D	S–D_1	S–D_2	D	D	C–P	C–P		D_3	D_3–P	O_3–S	S–D_1	S–D_1	D–C_1	D_{2-3}	D_3–P	C_2		D_1	S–D_2	S
лонсдалеоидные	D_{1-2}	S–D_1	S–C_1		D_3	C–P	C–P			C–P		S_2	S	D–C_1		C–P				D_{1-2}	S
подковообразные				D											D						
краевые плоские				D											D						
ценогенетические				D																	
Осевая структура — столбик	S	S	D			C–P	C–P	O_2–P	O_3–P_1	D–P	O_3–S	S_2–D_1		D		C_1	C–T				
Осевая структура — аулос		S			D_{1-2}		C_1	S–D_1	S–P_1						D_2						
Осевая колонна			D_2			C–P				D–P							P				
Внутренняя стенка		S–D_1	D–C_1	D	D	C–P	C–P			C–P		S	S	D–C_1	D	C–P		S_1			
Фоссула								O_2-P_1	D–C	D–P				D–C_1	D	D_3–P			S–D_2	D_{1-2}	S
Билатеральное расположение септ								S–P_1	S–P_1					D		D_3–P				S–D_2	
Соединение септ в группы	S		D_{1-2}					S–P_1	S–C_1												

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Веерообразное расхождение септ трабекул		S		D	D							S D$_2$		D	D				O$_3$—S$_1$	S—D$_2$	
Каниноидное утолщение септ									D$_{1-2}$	C—P			S	D		D$_3$—P					
Каринация септ		S$_2$	D		D			S—D$_2$	C$_2$—P$_1$	C	S	S—D$_1$		D			C—P				
Осевое завивание септ	D$_{1-2}$		D$_{1-2}$		D			O$_2$—D$_1$	S—D		S			D							
Булавовидное утолщение осевых концов септ												S—D$_2$				C$_1$	D—T		D$_{1-2}$		
Расщепление периферических концов септ														D							
Найк-структура												S$_2$—D$_1$		D$_1$							
Септальные конусы																				S—D$_2$	
Арочные пластины																				D$_2$	
Септальные лейсты																					S
Непостоянное развитие септ второго порядка			S—C$_1$				C—P		S—P$_1$			S—D$_2$		D			S—T		O$_3$—D$_2$	S—D$_2$	
Появления септ третьего порядка		S			P				C$_1$								P$_2$—T				
Септотека	D		S—D$_2$					O$_3$—D				S—D$_2$			D						
Колюмнарный ободок	D													D$_1$							
Наружные чешуйки на эпитеке																			S		
Боковое почкование	O$_2$—D	S—D$_1$	S—C$_1$	D	D	C—P	C—P														
Деление	S—D$_2$			D																	
Астреевидность		S—D$_1$	D	D$_{2-3}$	D	C—P	C—P														
Хализитоидность				D	D		C$_1$														
Псевдоколониальность										C		S—D$_2$	S	D—C$_1$		C		S$_1$	O$_3$—D$_2$	S—D$_2$	S
Свободнолежащие формы								D—C				S$_2$—D$_1$		D$_{1-2}$					O$_3$-S$_1$	S—D$_2$	
Крышечные формы												S D$_2$								S D$_2$	

Гетерохронные параллельные и конвергентные линии развития четко устанавливаются при анализе семейств колониальных и одиночных четырехлучевых кораллов [Ивановский, 1965; Спасский, 1965; Кравцов и Спасский, 1967, табл. I].

9. В истории развития четырехлучевых кораллов отмечается ряд признаков, общих с табулятами. Но если такой структурный элемент, как септальный аппарат, у табулят сравнительно прост, у четырехлучевых кораллов именно он становится особенно сложным и таксономически наиболее значимым. Таким образом, можно говорить об изменении удельного веса аналогичных признаков у этих двух подклассов. Частные же признаки, такие, как хализитоидность колоний, только подчеркивают родство между табулятами и четырехлучевыми кораллами.

10. У четырехлучевых кораллов закладываются структуры, широко развитые только у их потомков — склерактиний (септы третьего порядка, склеренхима).

11. Наибольшим количеством разнообразных признаков отличаются высокоспециализированные ветви *Heliophyllina, Thamnophyllina.* С другой стороны, некоторые специализированные ветви, резко уклоняющиеся от исходных, характеризуются небольшим количеством сугубо специфических признаков (например, калостилины), как и неспециализированные ветви четырехлучевых кораллов.

12. Суммарные диаграммы времени существования основных признаков (рис. 5) позволяют выявить эпохи максимального распространения того или иного структурного элемента.

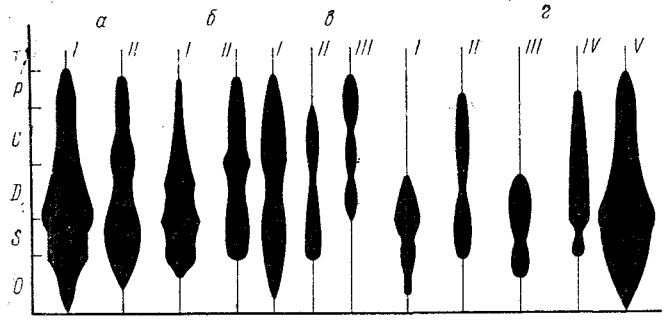


Рис. 5. Суммарные диаграммы времени существования основных признаков тетракораллов:

а — днища (*I* — простые, *II* — сложные); *б* — пузыри (*I* — простые, *II* — лонсдалеоидные); *в* — осевые структуры (*I* — столбик, *II* — аулос, *III* — осевая колонна); *г* — отличительные особенности септ (*I* — вортекс, *II* — каринация, *III* — веерообразное расхождение трабекул, *IV*—каниноидное утолщение, *V*—суммарная диаграмма признаков септ)

Многие исследователи, сталкиваясь с материалом, относящимся к нескольким геологическим периодам, и встречая морфологически сходные, но разновозрастные формы, иногда ошибочно определяли возраст или их систематическую принадлежность.

На явление морфологического сходства указывала Е. Д. Сошкина [1960], отмечая «...наличие морфологических аналогов турнейских родов в более древних геологических периодах, отделенных от турне громадными промежутками времени».

Действительно, среди представителей многих подотрядов колониальных и одиночных четырехлучевых кораллов можно встретить формы, близкие по своим чертам. В качестве примера можно остано-

виться на представителях подотрядов *Plerophyllida, Streptelasmatida, Kodonophyllida, Cystiphyllida* и *Columnariida.*

Среди древнейших плерофиллид встречается девонский род *Oligophyllum* (рис. 6), который характеризуется развитием пяти или шести протосепт. Зрелые стадии развития девонского *Oligophyllum quinqueseptatum* Posta морфологически почти тождественны соответствующим фазам *Hexalasma protoseptatum* Sok. (рис. 7), распространенным в поздней перми. Главным отличием (табл. 4) служат ранние стадии онтогенеза.

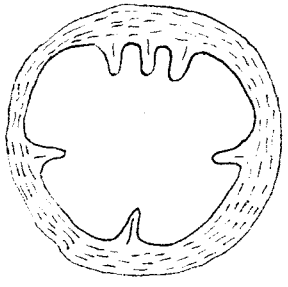


Рис. 6. *Oligophyllum quinqueseptatum* Posta, ×4; р. Алтай, сокольные слои D_2^1 [Спасский, 1960а, табл. XXVII, фиг. 5]

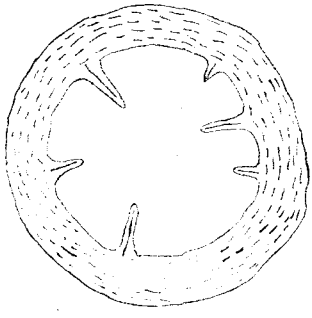


Рис. 7. *Hexalasma protoseptatum* Sokolov, ×2; р. Гижига, хивачская свита, P_2 [Соколов, 1960, табл. I, фиг. 2]

Морфологически сходные формы широко распространены и среди одиночных кораллов, обладающих аулосом (подотряд *Metriophyllina*). В этом отношении можно сравнить представителей родов *Syringaxon, Trochophyllum* и *Amplexocarinia* (рис. 8—10; табл. 4). Эти формы раз-

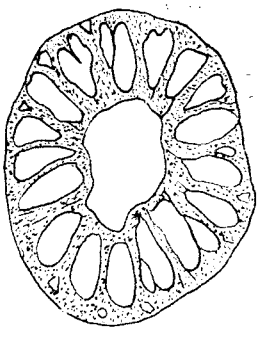


Рис. 8. *Syringaxon aff. smithi* Prantl., ×10; Испания, эмс [Kullmann, 1965, табл. I, фиг. 1]

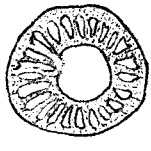


Рис. 9. *Trochophyllum spinosum* (Vojnovski-Krieger), ×2; р. Алтай, тарханская свита C_1



Рис. 10. *Amplexocarinia muralis* Soshkina, ×5; Зап. склон Урала, р. Щугор, артинский ярус P_1 [Сошкина, 1941, табл. VII, фиг. 5в]

личаются генезисом осевой трубки, а последний из указанных родов характеризуется иным ходом онтогенеза.

Таблица 4

Основные родовые признаки кораллов

Oligophyllum (рис. 6)	*Hexalasma* (рис. 7)
Развиты пять или шесть протосепт. Днища часто не развиты. Ободок широкий, концентрически-волокнистый. Ранние стадии короткосептные	Развиты шесть протосепт. Днища не развиты. Ободок широкий, концентрически-волокнистый. Ранние стадии длинносептные

Syringaxon (рис. 8)	*Trochophyllum* (рис. 9)	*Amplexocarinia* (рис. 10)
Аулос образован осевыми концами септ, усиленными стереоплазматической тканью. Некоторые септы вильчато соединяются	Аулос сформирован осевыми концами септ и утолщен слабо. Намечается фоссула. Аулос широкий. Некоторые септы вильчато соединяются	Аулос сформирован осевыми концами септ и перегибами днищ, утолщен слабо, иногда непостоянен. Относительно узкий. Некоторые септы вильчато соединяются

Pseudophaulactis (рис. 11)	*Zmeinogorskia* (рис. 12)	*Caninia* (рис. 13)
Септы на ранних стадиях утолщены стереоплазмой до полного соприкосновения. По мере роста стереоплазма исчезает, начиная с противоположных квадрантов. Днища выпуклые. Пузырчатая ткань отсутствует	Септы утолщены стереоплазмой и по мере роста утончаются. В главных квадрантах септы всегда толще. Днища выпуклые, с дополнительными пластинками. Пузырчатая ткань отсутствует. Намечается фоссула	Септы на ранних стадиях сильно утолщены, особенно в главных квадрантах. По мере роста утолщение смещается к осевым концам септ. Днища плоско-выпуклые, иногда собранные в пучки. Пузырчатая ткань обычно развита на зрелых стадиях. Фоссула четкая. Главная септа укорочена

Microplasma (рис. 14)	*Pseudomicroplasma* (рис. 15)	*Neomicroplasma* (рис. 16)
Пузыри не дифференцированы на осевые и периферические. Септальные шипы развиты слабо и нерегулярно	Пузыри слабо дифференцированы на периферические и более крупные осевые. Септальные конусы развиты на периферии	Пузыри дифференцированы на периферические и осевые. Септы имеют вид зубчиков на пузырях. В главных квадрантах могут быть немного утолщены. Фоссула хорошо развита

Продолжение табл. 4

Evenkiella (рис. 17)	*Thysanophyllum* (рис. 18)
Септы на зрелых стадиях отходят от лонсдалеоидных пузырей, а на молодых стадиях — от стенки. Днища выпуклые с уплощенной осевой зоной. Пузыри лонсдалеоидные, крупные; на ранних стадиях пузыри отсутствуют	Септы отходят от лонсдалеоидных пузырей. Малые септы развиты слабо. Днища широкие, плоские или слабо выпуклые. Пузыри крупные, лонсдалеоидные

Altaja (рис. 19)	*Lithostrotion* (рис. 20)
Развиты септы двух порядков. Столбик образован осевым концом главной септы. Днища выпуклые. Пузыри крутонаклоненные	Развиты септы двух порядков. Столбик округлый или пластинчатый, обычно непрерывный. Днища выпуклые. Пузыри крутонаклоненные

Centristela (рис. 21)	*Waagenophyllum* (рис. 22)
Периферические концы септ двух порядков, треугольноутолщенные и сливаются в ободок. Днища дифференцированные. Пузырчатая ткань развита. Осевая колонна состоит из неправильных пластинок и конусовидных днищ	Септы двух порядков утолщены у внешней стенки. Днища развиты в основном в осевой зоне. Пузырчатая ткань развита. Осевая колонна сформирована пластинами и осевыми днищами

Весьма показательным является сравнение «каниноидных» кораллов (рис. 11—13; табл. 4). Древнейшие из них встречены еще в лландовери. Общее морфологическое сходство в данном случае связывает как линии со сравнительно удаленным родством (*Pseudophaulactis* и *Zmeinogorskia*), так и формы близко родственные (*Zmeinogorskia* и *Caninia*). Следует опять подчеркнуть, что общие черты морфологиче-

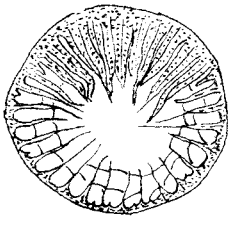


Рис. 11. *Pseudophaulactis lykophylloides* Ivnsky, ×4; р. Горбиячин, верхний лландовери [Ивановский, 1963, табл. VI, фиг. 2а]

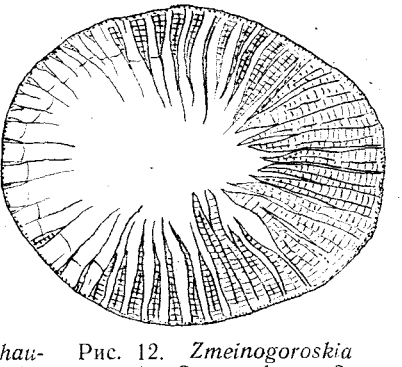


Рис. 12. *Zmeinogoroskia sagsaica* Spassky, ×2; Монгольский Алтай, эйфельский ярус [Спасский, 1960б, табл. III, фиг. 1б]

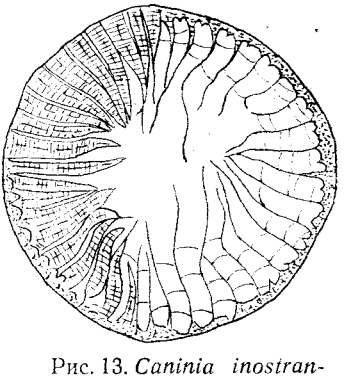


Рис. 13. *Caninia inostranzewi* Stuck; район г. Серпухова, визейский ярус [Добролюбова, 1952, табл. II, фиг. 4]

ского сходства присущи, главным образом, зрелым стадиям и коренные отличия надо искать прежде всего в онтогенезе, в ранних стадиях формирования скелета. В данном случае возможны два основных варианта: 1) при сходстве или близости ранних фаз онтогенеза морфологически сходные формы будут принадлежать к единой линии развития; 2) в случае различия ранних фаз при морфологическом сходстве поздних стадий можно говорить о принадлежности этих форм к далеким линиям развития, приобретающим сходные черты лишь гомеоморфно.

Однако можно согласиться с мнением Е. Д. Сошкиной [1960] о том, что «...случаи параллельного развития при быстрой эволюции могли осуществляться только у родов одного подотряда».

Среди кораллов «каниноидного» типа, встречаемых в силуре, девоне и карбоне, отмечается дивергенция (на каждом уровне) на две ветви — одну с плосковыпуклыми днищами, другую — с вогнутыми, расщепленными, пузыреобразными.

Черты морфологического сходства можно отметить и для цистиморфных кораллов (рис. 14—16; табл. 4). Если роды *Microplasma* и

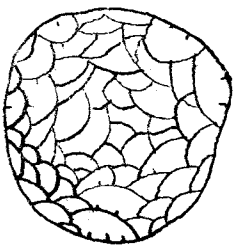


Рис. 14. *Microplasma* aff. *schmidti* Dyb., ×4; Подолия, малиновецкий гор. силура [Бульванкер, 1952, табл. I, фиг. 5а]

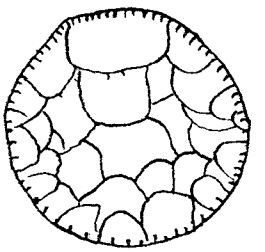


Рис. 15. *Pseudomicroplasma compacta* Kravtsov, ×3,5; р. Тарея, даксанские слои, нижний девон [Кравцов, 1963, табл. VI, фиг. 3а]

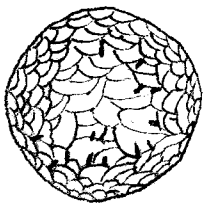


Рис. 16. *Neomicroplasma dobrolyubovae* Rogozov, ×1; Приполярный Урал, верхнее турне [Рогозов, 1960, табл. II, фиг. 1а]

Pseudomicroplasma связаны близким родством, то *Neomicroplasma* служит лишь примером конвергентного сходства двух неродственных линий, ибо принадлежит к совершенно другому подотряду *Caniniina,* а не *Cystiphyllina,* как первые два. Не менее отчетливы случаи морфологического сходства среди колониальных кораллов. В качестве примера можно привести лландоверийский род *Evenkiella* и каменноугольный *Thysanophyllum* (рис. 17—18; табл. 4). Для обоих родов характерно

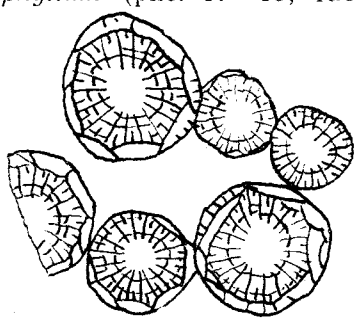


Рис. 17. *Evenkiella siluriense* Ivnsky, ×4; р. Летняя, верхний лландовери [Ивановский, 1963, табл. XXV, фиг. 1]

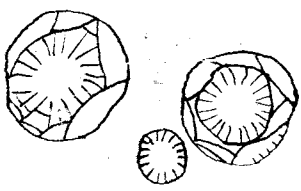


Рис. 18. *Thysanophyllum pseudovermiculare* M'Coy, ×2; Новая Земля, визе-намюр [Горский, 1951, табл. XIII, фиг. 6]

развитие лонсдалеоидных пузырей, но основным отличием являются ранние стадии онтогенеза.

Среди колониальных форм с простыми столбиками морфологически сходными оказываются роды *Altaja* и *Lithostrotion* (рис. 19—20; табл. 4). Пожалуй, самое существенное их отличие — более высокая организация столбика у *Lithostrotion* по сравнению со столбиком *Altaja*.

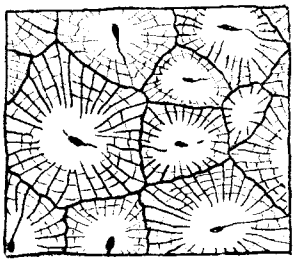


Рис. 19. *Altaja sibirica* Zheltonogova, ×4; Салаир, силур [Желтоногова, 1960, табл. IX—XXIV, фиг. 1]

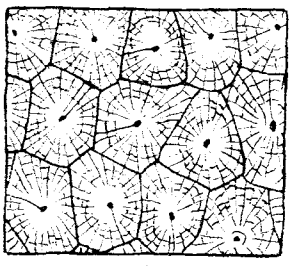


Рис. 20. *Lithostrotion acolumella diphystrotioides* Dobrol., ×4; р. Волга, д. Стешево, визе [Добролюбова, 1958, табл. XXVII, фиг. 3]

Примерами морфологически сходных форм, обладающих сложной осевой колонной, служат девонский род *Centristela* и пермский *Waagenophyllum*, главное различие кроется в морфологической структуре их осевой колонны (рис. 21—22; табл. 4).

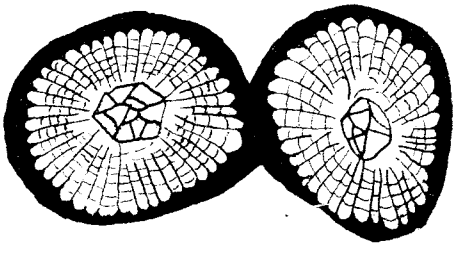


Рис. 21. *Centristela fasciculata* Tsyganko, ×4; Пай-Хой, живетский ярус [Цыганко, 1967, табл. X, фиг. 1]

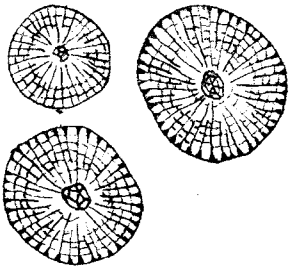


Рис. 22. *Waagenophyllum indicum* (Waagen et Wentzel), ×3; Армения, пермь [Сошкина, Добролюбова, Кабакович, 1952, рис. 102]

Таким образом, суммируя разобранные случаи морфологического сходства, можно наметить два основных направления: 1) формирование морфологического сходства у близко родственных форм, которое может относиться к случаю гетерохронного параллелизма; 2) формирование морфологического сходства у отдаленно родственных форм, т. е. гетерохронная гомеоморфия. Подобные же соотношения, но отнесенные к одному хронологическому интервалу, могут быть охарактеризованы как изохронный параллелизм и изохронная гомеоморфия* (рис. 23).

---

* См. прилагаемый словарь терминов.

Особым случаем нужно считать формы персистентные (*Amplexocarinia muralis* Soshk., известная с начала среднего девона и до конца перми, или род *Hapsiphyllum* Simpson, проходящий через весь силур, девон и карбон).

Рассматривая многочисленные примеры появления морфологических аналогов в истории развития четырехлучевых кораллов, можно отметить одну существенную особенность: подавляющее большинство из них приурочено к началу силура, началу девона и началу карбона, т. е. по времени принадлежит к основным регрессивным фазам тектоно-палеогеографических циклов палеозоя. Чем можно объяснить подобную закономерность? Основную причину следует искать в сходных условиях, повторявшихся в силуре (лландовери), раннем девоне и турне в почти тождественных комбинациях.

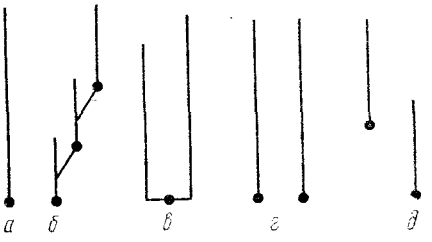


Рис. 23. Схема путей эволюционного развития:

а — персистентный род; *б* — гетерохронный параллелизм; *в* — изохронный параллелизм; *г* — изохронная гомеоморфия; *д* — гетерохронная гомеоморфия

Формы, имеющие морфологических аналогов на разных стратиграфических уровнях, могут быть названы полихрономорфными. Со стратиграфической точки зрения полихрономорфы могут являться источником ошибок при определении возраста. Поэтому они требуют к себе пристального внимания. И их определение должно вестись на основе онтогенеза и изучения микроструктуры скелетных элементов.

Особо важное значение приобретают формы, не имеющие морфологических аналогов, т. е. формы монохрономорфные. Поскольку в каждом комплексе одновременно, как правило, встречаются и монохрономорфы и полихрономорфы, первые указывают на уникальность геологической эпохи, в то время как вторые определяют черты, общие для ряда периодов.

Словарь основных терминов

Гомеоморфия — морфологическое сходство двух или нескольких форм, принадлежащих к одной и той же систематической группе.

Гетерохронная гомеоморфия — гомеоморфия у организмов различного геологического возраста.

Гетерохронный параллелизм — параллелизм у организмов различного геологического возраста.

Изохронный параллелизм — параллелизм у организмов одинакового геологического возраста.

Изохронный параллелизм — параллелизм у организмов одинакового геологического возраста.

Монохрономорфы — (греч. monos — один, chronos — время, morphe — форма) — организмы, живущие одновременно и имеющие сходные морфологические черты. Могут принадлежать к изохронным параллельным или гомеоморфным линиям эволюции. (Термин предложен впервые.)

Неоэндемики — формы, характерные только для первичных ареалов — центров возникновения [Спасский, 1967а].

Параллелизм — независимое приобретение сходства на базе особенностей, унаследованных от общих предков.

Первичный ареал (центр возникновения) — территория (акватория), на которой происходит становление вида (рода). Обычно изолированный бассейн; присущ определенному биогеографическому району (провинции). [Спасский, 1967а].

Персистентные формы — формы, существующие на протяжении более чем двух геологических периодов; организмы, сохраняющие относительное постоянство в процессе развития.

Полипровинциалы — формы, распространенные в пределах двух или нескольких сопредельных биогеографических провинций [Спасский, 1967а].

Полирегионалы — формы, распространенные в пределах двух или нескольких сопредельных биогеографических районов [Спасский, 1967а].

Полихрономорфы (греч. polys — много, chronos — время, morphe — форма) — организмы, жившие в различное время и имевшие сходные морфологические черты. Могут принадлежать к гетерохронным параллельным или гомеоморфным линиям эволюции. (Термин предложен впервые.)

Прогрессивные эврибионты — организмы, не специализированные экологически, обычно принадлежащие к длительно существующим неспециализированным ветвям эволюции и дающие начало новым как специализированным, так и неспециализированным линиям развития.

Пространственно-временные стадии развития вида (рода): 1) неоэндемическая — возникновение нового вида (рода) в первичном ареале (центре расселения); 2) полирегиональная — стадия распространения в пределах биогеографических районов; 3) полипровинциальная — стадия распространения в пределах нескольких биогеографических провинций; 4) реликтоэндемическая — стадия существования видов (родов) в ареалах, зачастую не совпадающих с первичными [Спасский, 1967а].

Реликтоэндемики — формы, сохранившиеся в ареалах, в большинстве случаев не совпадающих с первичными. Ареалы распространения реликтоэндемиков могут быть разорваны [Спасский, 1967а].

ЛИТЕРАТУРА

Бульванкер Э. З. Кораллы ругоза силура Подолии. Госгеолиздат, 1952.

Горский И. И. Каменноугольные и пермские кораллы Новой Земли. Тр. НИИГА, т. XXXII, 1951.

Добролюбова Т. А. *Caninia inostranzewi* Stuck. из стешевского горизонта нижнего карбона подмосковного бассейна. Тр. ПИН, т. XL, 1952.

Добролюбова Т. А. Нижнекаменноугольные колониальные четырехлучевые кораллы Русской платформы. Тр. ПИН, т. LXX, 1958.

Желтоногова В. А. Тетракораллы. В кн. «Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области», т. II. Изд-во «Недра», 1960.

Ивановский А. Б. Ругозы ордовика и силура Сибирской платформы. Изд-во АН СССР, 1963.

Ивановский А. Б. Древнейшие ругозы. Изд-во «Наука», 1965.

Ильина Т. С. Четырехлучевые кораллы поздней перми и раннего триаса Закавказья. Тр. ПИН, т. CVII, 1965.

Кальо Д. Л. и др. Новые семейства и роды беспозвоночных. Материалы по палеонтологии. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., вып. 12, 1956.

Кравцов А. Г. Раннедевонские четырехлучевые кораллы с реки Тареи (Центральный Таймыр). Уч. зап. НИИГА, сер. палеонтол. и биостратиграф., вып. 3, 1963.

Кравцов А. Г., Спасский Н. Я. Применение перфокартного метода при изучении четырехлучевых кораллов. Уч. зап. НИИГА, сер. палеонтол. и биостратиграф., вып. 17, 1967.

Рогозов Ю. Г. Новый турнейский род *Neomicroplasma (Rugosa)*. Палеонтол. ж., № 3, 1960.

Синицын В. М. Палеогеография Азии. Изд-во АН СССР, 1962.

Соколов Б. С. Пермские кораллы юго-восточной части Омолонского массива. Тр. ВНИГРИ, вып. 154, 1960.

Сошкина Е. Д. Турнейские кораллы *Rugosa* и их взаимоотношения с девонскими. Сб. тр. по геол. и палеонтол. Изд-во Коми ФАН СССР, 1960.

Сошкина Е. Д., Добролюбова Т. А., Порфирьев Г. С. Пермские *Rugosa* Европейской части СССР. Палеонтология СССР, т. V, ч. 3, вып. 1. Изд-во АН СССР, 1941.

Сошкина Е. Д., Добролюбова Т. А., Кабакович Н. В. Подкласс *Tetracoralla*. Четырехлучевые кораллы. В кн. «Основы палеонтологии», т. Археоциаты, губки, кишечнополостные. Изд-во АН СССР, 1962.

Спасский Н. Я. Девонские четырехлучевые кораллы Рудного Алтая. Палеонтологическое обоснование стратиграфии палеозоя Рудного Алтая, вып. 3. Госгеолтехиздат, 1960а.

Спасский Н. Я. Девонские четырехлучевые кораллы Южного Алтая и прилегающих территорий. Зап. ЛГИ, т. XXXVII, вып. 2, 1960б.

Спасский Н. Я. Основы систематики девонских четырехлучевых кораллов. Тр. I Всес. симп. по изуч. ископ. кораллов СССР, вып. 3. Изд-во «Наука», 1965.

Спасский Н. Я. Пути распространения девонских четырехлучевых кораллов. Зап. ЛГИ, т. LIII, вып. 2, 1967а.

Спасский Н. Я. Палеоэкология четырехлучевых кораллов. Палеонтол. ж., № 2, 1967б.

Цыганко В. С. О появлении осевой колонны у девонских кораллов. Палеонтол. ж., № 2, 1967.

Kullmann J. Abhandl. Math.-naturwiss. Kl. № 2, 1965.