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

ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ СОВРЕМЕННЫХ И ПАЛЕОЭКОЛОГИИ ИСКОПАЕМЫХ КОРАЛЛОВ

А. Г. Кравцов

Оптимальные условия для современных колониальных шестилучевых кораллов из отряда склерактиний изучены достаточно хорошо [Богданов, 1963; Керрингтон, 1964; Оммани, 1963; Равикович, 1954]. На их распространение оказывают влияние глубина, температура, соленость, движение воды и снабжение ее кислородом, а также состав грунта. Максимального развития кораллы достигают на глубинах 20—40 *м*.

Большинство современных колониальных кораллов живет в теплом климатическом поясе при среднегодовых температурах воды 22—25° С. Нижним пределом их процветания является температура 20° С. При температуре ниже 18° С скелет кораллов становится тонким или совсем не развивается. С понижением температуры до 14° С кораллы погибают. Небольшие повышения температуры (преимущественно до 29° С) ускоряют жизненные процессы — рост и размножение, а небольшие снижения — замедляют их.

В тропических и субтропических морях температура воды быстро понижается с глубиной, даже в тех районах, где она у поверхности воды достигает 25° С и больше, на глубине 300 *м* составляет 10° С, а иногда опускается до 4—5° С. Колебания температуры морской воды в низких и умеренных широтах в разные сезоны года невелики.

Различные виды шестилучевых кораллов имеют неодинаковую среднюю скорость роста скелета за год. Колониальные кораллы обычно растут со скоростью 2—3 *см*, а при особо благоприятных условиях — до 8 *см*. У кораллов с легким пористым скелетом среднегодовая скорость роста больше, чем у массивных форм. Достигнув уровня моря, колония перестает расти вверх, так как полипы совершенно не переносят перегрева и обсыхания.

Несмотря на более или менее постоянную температуру воды в тропической зоне, рост кораллов неравномерен в течение года. Он замедляется в периоды размножения, когда полипы выпускают в воду одновременно яйца и сперму, в периоды тропических дождей, когда вода с поверхности мутнеет и опресняется или слабеет пассатный ветер, доставляющий кораллам пищу и кислород.

Важным фактором морской среды в жизни кораллов является соленость. Вода океанов и открытых морей, где обитают кораллы, отличается сравнительно постоянной соленостью. Она содержит в среднем 33—35 *г* солей на 1 *л* (33—35‰) и считается нормальной. Кораллы — стеногалинные организмы: переносят колебания солености лишь от 27 до 40‰. Продолжительные тропические дожди, особенно частые весной и осенью в районе экватора, вызывают временами отклонение солености морской воды от нормальной и приводят к массовой гибели коралловых полипов, превращая полипняки в мертвые глыбы известняка.

Плотность морской воды возрастает с увеличением солености или понижением температуры. С одновременным ростом солености и температуры снижается содержание в воде кислорода, а вместе с тем и жизнедеятельность многих придонных организмов, в том числе и кораллов.

Высокое содержание в морской воде кислорода является необходимым условием существования кораллов. Поэтому рифообразующие кораллы заселяют прибрежные области, где постоянное движение воды обогащает ее кислородом. Главный источник насыщения морских вод газами — атмосферный воздух, который в зоне прибоя непрерывно смешивается с водой. Кислород, проникая в воду, частично растворяется в ней. Большое количество кислорода выделяется в морскую воду в процессе фотосинтеза растительных организмов, распространенных в тех частях моря, куда проникает солнечный свет, т. е. примерно до глубины 200 *м*. Благоприятные кислородные условия обеспечивают существование более плотных поселений кораллов.

В теплых водах углекислый газ, накапливаясь при подводных вулканических извержениях и гниении органических веществ, способствует растворению углекислого кальция, быстро выделяется из воды, и она оказывается пересыщенной углекислым кальцием. Коралловые полипы и другие бентосные животные легко усваивают его из морской воды, образуя массивные прочные скелеты. После отмирания организмов углекислый кальций в теплой воде почти не растворяется, и здесь постепенно накапливаются огромные толщи органогенных карбонатных осадков. Широкое распространение карбонатных отложений характерно для тропических и субтропических вод, где живут рифостроящие кораллы.

Рост кораллов зависит не только от глубины, температуры, солености, снабжения воды кислородом, но и от состава грунта. Большинство кораллов селится на твердом каменистом грунте, так как нежные щупальца полипов боятся соприкосновений с илистыми или песчаными частицами, легко поднимаемыми волнами и течениями. Мутная опресненная вода, встречающаяся против устьев рек, оказывает губительное влияние на рост кораллов, где, как правило, коралловые сооружения прерываются. В замутненных водах полипы плохо растут и образуют угнетенные, недоразвившиеся скелеты. Некоторые виды кораллов, способные создавать мощные токи воды, активно освобождаются от илистых и песчаных частиц быстрым движением ресничек на щупальцах. Песчано-илистые осадки приводят к образованию в скелете коралловых полипов шипов, бугорков и других утолщений, способствующих его укреплению.

Почти все современные колониальные кораллы живут в симбиозе с микроскопическими зелеными или желтыми одноклеточными жгутиковыми водорослями — зооксантеллами, заселяющими их ткани. Растительные клетки, расположенные вокруг ротового отверстия

и щупалец, влияют не только на окраску, но и само существование полипов. Зооксантеллы, как показали наблюдения, доставляют клеткам полипа кислород и углеводы, удаляют продукты обмена, особенно углекислый газ и фосфорные соединения. Способствуя обмену веществ, они создают предпосылки для быстрого роста скелета кораллов. В благоприятных условиях рост кораллового массива всегда опережает деятельность разрушающих факторов.

Ударное действие волн постоянно обламывает и раздробляет верхние части колоний, придает им округлые очертания. Сверлящие моллюски, морские ежи, морские звезды, губки и особенно водоросли истачивают обломки отмерших колоний и живые полипняки, а некоторые виды рыб своими долотообразными зубами обкусывают и поедают выступающие края кораллов вместе с полипами. В дальнейшем обломки полипняков перекатываются волнами, сглаживаются и истираются. Кроме того, они перерабатываются голотуриями и другими придонными организмами, которые заглатывают известковые обломки и размельчают их, пропуская через кишечник. Измельчение скелетов коралловых полипняков в конечном итоге приводит к образованию кораллового песка.

Важным свойством коралловых полипов, как и большинства представителей типа кишечнополостных, является хорошо выраженная у них регенерационная способность, при благоприятных условиях достигающая исключительной скорости. Миллиметровые обломки кораллов, разбросанные волнами, через некоторое время могут дать начало новым нормальным колониям до нескольких метров в диаметре.

Для регенерации характерно повторное развитие, вызванное повреждением, при котором образуются недостающие части тела на раневой поверхности, изменяется форма или перестраивается регенерирующий участок. Бесполое размножение у коралловых полипов очень близко к регенерации и протекает в значительной мере таким же образом: отделением от организма какой-либо его части, чаще, вероятно, одной клетки, которая постепенно превращается в новый организм. В отличие от первоначального, материнского, он называется дочерним.

Бесполое размножение и регенерация различаются лишь назначением процесса: служил ли он целям размножения или восполнения дефекта, появившегося при повреждении. Весьма вероятно, что возникшая на определенном этапе эволюции регенерационная способность коралловых полипов носила приспособительный характер и в дальнейшем приобрела вполне самостоятельное значение. Отсутствие регенерации пагубно отражалось бы на всей популяции коралловых полипов, так как любые ранения приводили бы их к гибели [Лиознер, 1962].

Коралловые полипы ведут неподвижный образ жизни и принадлежат к так называемому сидячему бентосу, или эпифауне. По способу питания они относятся к фильтраторам.

Морская вода приносит прикрепленным животным растительный и животный планктон, а также различные мертвые органические частицы. Коралловые полипы с помощью ресничек на щупальцах создают искусственные течения, доставляющие им пищу, увеличивая тем самым свои пищевые возможности. Они извлекают пищу из воды, фильтруя ее через глотку и гастральную полость, разделенную многочисленными мезентериальными перегородками на камеры. В настоящее время установлено, что все коралловые полипы являются плотоядными животными, так как питаются исключительно зоопланктоном — одноклеточными организмами и личинками многоклеточных донных животных:

ракообразных, иглокожих, плеченогих и разнообразных моллюсков. Клетки гастральной полости захватывают мелкие кусочки пищи и переваривают их. Внутриклеточному пищеварению способствуют также особые железистые клетки внутренних окончаний мезентериальных перегородок. Коралловые полипы могут питаться и более крупными организмами (рачками, мелкими рыбками), парализуя их ядовитой жидкостью своих стрекательных клеток и вталкивая щупальцами в свой рот.

Существующее мнение о том, что полипы в период недостатка пищи питаются одноклеточными водорослями-зооксантеллами, является ошибочным. Это сожительство обоюдовыгодно. Полипы пользуются продуктами фотосинтеза водорослей, а водоросли — продуктами жизнедеятельности полипов.

Орудиями защиты и нападения у коралловых полипов являются стрекательные, или крапивные, клетки, разбросанные в эктодерме и энтодерме. Большая часть их сосредоточена на щупальцах. Парализованные ими мелкие животные подтягиваются ко рту и попадают в гастральную полость. Ядовитыми стрекательными клетками полипы защищаются и от хищников, в огромном количестве плавающих в районе коралловых сооружений. После участия в ожоге стрекательные клетки погибают, их место занимают новые клетки, которые образуются в утолщении щупалец у их основания и пробираются отсюда на освободившиеся места. Способность к самостоятельному передвижению некоторые клетки кишечнополостных получили в наследство от простейших жгутиковых организмов *.

В момент раздражения от соприкосновения с посторонними предметами полипы втягивают щупальца внутрь чашки. У них нет центральной нервной системы, и раздражение передается отростками нервных клеток, разбросанных в эктодерме. Поэтому тело полипов не сжимается сразу, а по нему проходит волна сокращений, начинающаяся от раздраженного места и кончающаяся у противоположной стороны тела.

Среди коралловых полипов некоторые виды обладают способностью к свечению — биолюминесценции. Весьма вероятно, что свечение полипов связано с привлечением добычи в ночное время. Хотя возможно и другое объяснение: свечение организмов является своего рода предохранительным клапаном, через который высвобождается избыток энергии, спасающий клетки от перевозбуждения [Журавлев, Тростников, 1966].

Коралловые полипы могут размножаться как бесполым способом (почкованием и делением), так и половым. Известны среди них и живородящие формы. Половое размножение у колониальных кораллов происходит периодически, как правило, лишь в неблагоприятных условиях.

При половом размножении полипы одновременно выпускают в воду яйца и сперму. Яйца полипов по внешности напоминают корненожек и способны к передвижению. После оплодотворения они развиваются в личинки — планулы. Размеры планул небольшие — около миллиметра. Они имеют червеобразную форму тела и состоят из двух слоев клеток. Наружный слой покрыт многочисленными ресничками, которыми личинка самостоятельно перемещается в воде. У разных видов коралловых полипов стадия свободного плавания личинки длится от

---

* И. И. Мечников [1950] считает, что низшие многоклеточные животные — губки и кишечнополостные — произошли от жгутиковых организмов, образующих шарообразные колонии.

нескольких дней до нескольких недель. При продолжительности этой стадии личинка, подхваченная течениями, может перенестись в океанической среде на значительное расстояние от материнской колонии. Этим объясняется довольно широкое расселение некоторых современных форм коралловых полипов. У других видов планула прикрепляется суженным задним концом тела к какому-либо твердому предмету на морском дне уже через день, а иногда и раньше. Такие кораллы имеют более узкий диапазон географического распространения, несмотря на наличие районов с благоприятными условиями для их существования.

Жизнь личинок морских организмов связана с многочисленными и серьезными опасностями. Несмотря на способность к самостоятельному передвижению, они слишком слабы, чтобы противостоять силам, уносящим их в безбрежные просторы океана или в устья рек. Удельный вес личинок не слишком отличается от удельного веса морской воды, в которой они развиваются. Если плотность морской воды, зависящая от температуры и солености, резко снижается, то личинки оказываются тяжелее воды и, не достигнув зрелости, раньше времени опускаются на дно. На морском дне не все личинки находят подходящий субстрат для обоснования. Многие оказываются жертвами бесчисленных врагов, обитающих в море. Еще больше их выносится волнами на берег. Только очень небольшая часть личинок коралловых полипов развивается во взрослых животных. Эти и многие другие неблагоприятные факторы привели к огромной плодовитости беспозвоночных животных, выбрасывающих или откладывающих сотни миллионов яиц при ежегодной кладке.

Таким образом, благодаря личиночной стадии развития коралловые полипы пассивно расселяются, следуя к периферийным участкам оптимальной зоны, а иногда и выходя за ее пределы.

Огромную роль в расселении личинок коралловых полипов играют морские течения (препятствующие в то же время миграции личинок в обратном направлении). Многие личинки кораллов ведут планктонный образ жизни от 3 до 30 суток. Если принять среднюю скорость морских течений за 100 *км* в сутки, то личинки кораллов могут быть унесены течениями на расстояние до 3000 *км* от своей родины.

Физические преграды, с которыми могут столкнуться личинки,— наличие суши, глубина моря, температура, соленость воды и питание,— не носят абсолютного характера, особенно во времени. Они могут возникать, изменяться и исчезать.

Попадание личинок на новое место еще не означает, что коралловые полипы расширят свое распространение. Для приживания на новом месте необходимо наличие целого ряда благоприятных условий, о которых говорилось выше.

Прикрепившись к твердому предмету, личинка превращается в полип. Построение скелета молодого полипа начинается с выделения базальной известковой пластинки. Одновременно боковыми частями полипа строится известковая чашка — п р о т о т е к а. В ней помещается юный полип. Затем основание полипа сморщивается в радиальные мезентериальные складки. Для поддержания мягких складок между ними по радиусам закладываются вертикальные известковые перегородки — протосепты, соответствующие числу мягких перегородок. Свешиваясь из прототеки, полип с наружной поверхности отлагает морщинистый известковый покров — эпитеку. Иногда в центре чашки образуется плотный известковый столбик, к которому прикрепляются мускулы, управляющие движением полипа. Полип растет, периодически откладывая горизонтальные скелетные элементы — днища — и наращи-

вая вертикальные — септы. В дальнейшем из одного полипа вегетативным размножением может образоваться большая колония. Зачатки новых полипов — почки — появляются в боковых частях первого взрослого полипа, родоначальника колонии. Форма и размеры колонии будут зависеть от вида кораллового полипа и условий его развития. Бесполое размножение зависит от обильного питания. Чем больше энергии расходует коралл на строительство скелета, тем меньше ее остается на образование половых продуктов.

Условия обитания современных нерифостроящих колониальных и одиночных шестилучевых кораллов изучены несколько хуже [Яковлев, 1964]. Они могут жить на различных глубинах — от 0 до 6000 *м*, но преобладают на глубинах от 180 до 500 *м*. Одиночные и колониальные глубоководные кораллы приспособились и к более низким температурам (2,4—10° С), но в этих условиях они имеют слаборазвитый скелет, а у некоторых относительно теплолюбивых одиночных форм скелет отсутствует. Многие из них обитают в зонах теплых течений, которые сильно влияют на внешнюю форму кораллов. Как и рифостроящие кораллы, они с трудом переносят мутную, заиленную воду, где вырастают угнетенные формы, небольших размеров, с краткой продолжительностью жизни. Для развития нерифостроящих кораллов свет не обязателен, поэтому в их мягких тканях отсутствуют одноклеточные водоросли-зооксантеллы. Как и рифообразующие кораллы, они питаются в основном планктонными микроскопическими организмами, которые приносятся в полость тела полипов токами воды. Некоторые одиночные формы, размером до 1 *м* в поперечнике, питаются крупными организмами, парализуя их стрекательными клетками. При этом глотка может выворачиваться наружу и обволакивать добычу.

Многие нерифостроящие кораллы ведут сидячий образ жизни. Одиночные формы из отряда актиний, или морских анемонов, передвигаются по твердому субстрату мускулистой подошвой. У других подошва превращена в гидростатический орган, и они могут свободно плавать. Некоторые актинии живут в симбиозе с раками-отшельниками и крабами, которые пользуются их стрекательными капсулами как оборонительным оружием. Окраска нерифостроящих кораллов очень яркая и пестрая, у многих меняется в зависимости от глубины и субстрата. Способы размножения такие же, как и у рифостроителей. Распространены очень широко, большинство обитает в тропических и субтропических морях.

Палеозойские четырехлучевые кораллы по своему строению существенно отличаются от современных шестилучевых кораллов, поэтому какие-либо выводы об их образе жизни из сравнения с современными кораллами могут стать ошибочными. При выяснении палеоэкологии тетракораллов необходимо исходить из того, что географические условия, гидродинамические особенности, глубина, температура и соленость палеозойских морских бассейнов, а также окружавший их органический мир непрерывно изменялись.

Четырехлучевые кораллы, относясь к неподвижному бентосу, были тесно связаны с конкретными физико-географическими условиями морской среды. Изменения внешних условий обязательно приводили к изменению морфологических особенностей мягкого тела и скелета тетракораллов. Жизнь в зонах подвижных вод способствовала развитию у кораллов массивных скелетов, а в спокойных глубоких водах — форм с тонким и нежным скелетом.

Климатическими, преимущественно температурными колебаниями можно объяснить периодичность в росте скелета четырехлучевых ко-

раллов. В тепловодных бассейнах при относительно стабильных условиях жизни рост кораллов практически становился непрерывным и годовые кольца роста на поверхности стенки в этом случае не образовывались.

По мнению Дж. Уэлса [Wells, 1957], большинство палеозойских кораллов жило на небольших глубинах и сравнительно мягких тонких грунтах, в слабо циркулирующих и не обязательно прозрачных тропических и субтропических водах. С глинисто-карбонатными грунтами были связаны многие мелкие одиночные тетракораллы, способные переносить некоторое замутнение воды. Для того, чтобы обеспечить себя пищей, четырехлучевые кораллы фильтровали воду, прогоняя ее большими массами через полость тела вместе с многочисленными организмами и взвешенными частицами. Реснички на щупальцах способствовали созданию тока воды к ротовому отверстию. Можно предположить, что непригодные для питания мелкие частицы после прохождения через гастральную полость тетракораллов облекались слизью и в виде псевдофекалий выбрасывались наружу. Таким образом, вода, окружающая кораллы, осветлялась и очищалась от взвешенных частиц.

Анализ морфологии скелета и экологических сообществ тетракораллов с другими придонными организмами, литологический состав вмещающих пород, а также актуалистические данные показывают, что палеозойские кораллы обитали на глубинах до 50 *м*, при среднегодовых температурах воды 16—21° С.*

Четырехлучевые кораллы как прикрепленные донные организмы занимали те же биотопы, что и замковые брахиоподы, криноидеи, наутилоидеи, трилобиты, табуляты, губки и строматопороидеи.

Сравнение древнейших обитателей моря с современными морскими организмами позволяет сделать вывод, что соленость вод в те времена уже мало отличалась от современной. Четырехлучевые кораллы обитали в морях нормальной солености. Незначительное опреснение водоема было для них гибельным. Они почти не встречаются и в отложениях бассейнов с повышенной соленостью.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов Д. В. География голубого континента. Изд-во АН СССР, 1963.

Журавлев А. И., Тростников В. Н. Свечение живых тканей. Изд-во «Наука», 1966.

Керрингтон Р. Биография моря. Гидрометеоиздат, 1964.

Лиознер Л. Д. Восстановление утраченных органов. Изд-во АН СССР, 1962.

Мечников И. И. Избранные биологические произведения. Изд-во АН СССР, 1950.

Оммани Ф. Д. Океан. Гидрометеоиздат, 1963.

Равикович А. И. Современные и ископаемые рифы. Изд-во АН СССР, 1954.

Яковлев Н. Н. Организм и среда. Изд-во «Наука», 1964.

Wells J. W. Mem. Geol. Soc. America, No. 67, 1967.

* Температура древних морей определяется по изотопам кислорода (O^{18} и O^{16}) в ископаемых раковинах.