Записки Горного Института Т. VII. 1926.
Annales de l'Institut des Mines à Leningrade. T. VII. 1926.

Различные объяснения двусторонней симметрии кораллов Rugosa.

Н. Яковлев

Explications differentes de la symmetrie bilaterale des tetracoralliaires

par N. Yakovlev.

В двусторонней симметрии кораллов Rugosa прежде всего бросается в глаза и заставляет искать объяснения внешняя форма коралла,— согнутого на подобие рога конуса. Еще Неймайр (Die Stämme des Thierreichs) указывает на таковую форму, как на характерную для всей группы Rugosa.

Первым подошедшим к вопросу морфогенезиса полипняка Rugosa был германский палеонтолог Вейссермель. В 1897 г. в своей статье „Die Gattung Columnaria und Beiträge zur Stammesgeschichte der Cyathophylliden und Zaphrentiden" Weissermel противупоставляет радиально симметричные колониальные Rugosa двусторонне симметричным кораллам этой группы. Вейссермель говорит, что индивидуум в колонии имел стремление держать венец своих щупалец распростертым во все стороны к области питания соседних полипов, стремление равномерно развиться во все стороны. Индивидуум представлял поэтому радиальную симметрию. Иное дело с неколониальными, одиночными кораллами, которые могли обращать свои щупальца и свою воспринимающую пищу поверхность в одну сторону, с которой был преимущественно приток пищи, например, в случае определенного морского течения или прибоя. Отсюда получалась столь частая у одиночных кораллов рогоподобная форма. В тоже время верхняя половина чашечки, обращенной к течению, получала более обильное питание, чем нижняя половина, поэтому она сильнее росла, и радиальное расположение перегородок этим нарушалось.

Если у круглой чашечки одна половина разовьется сильнее, чем другая, т. е. будет эллиптическою, то перегородки, имевшиеся в этой половине в том же числе, как и в другой половине, должны или разойтись, образуя более широкие межперегородочные камеры, или их число должно увеличиться. Последнее происходит в этом случае вследствие более обильного питания, и в тоже время, чтобы это питание еще лучше использовать посредством увеличенного числа щупалец. Вследствие введения новых перегородок расположение их во всей верхней половине чашечки становится перистым. Двусторонняя симметрия одной половины чашечки может передаться и другой половине. Weissermel замечает, что на мысль о своей гипотезе он был наведен аналогичными соображениями Екеля относительно неравностороннего развития некоторых морских лилий, получающегося вследствие действия приносящего пищу прибоя. По поводу гипотезы Weissermel'я надо сказать, что прежде всего сравнение с морскими лилиями не имеет основания, так как лилии питаются микроскопическими организмами, планктоном, пассивно приносимыми током воды, а Coelenterata активно схватывают добычу щупальцами, причем добыча имеет иногда такие же размеры, как само животное, ее поглощающее. Такая добыча не может пассивно приноситься течениями, с другой стороны при длинных и подвижных щупальцах животное может ловить добычу, с какой бы стороны она к нему ни приближалась. Таким образом уклон устья на встречу течения не может иметь смысла, какой ему желает придать Weissermel.

Затем заявление автора, что верхняя половина чашечки, обращенной к течению, развилась сильнее, получая более обильное питание, чем нижняя, дает упрощенное физиологическое представление о питании, которое не может быть принято. В объяснении Вейссермеля приходится догадываться и трудно понять все таки, почему расположение перегородок становится перистым и почему оно перисто с одной стороны боковых перегородок и параллельно с другой. Этого последнего вопроса Weissermel совсем не касается, и нельзя себе представить, как это расположение может быть объяснено при его гипотезе. Наконец непонятно, почему, как заявляет Weissermel, двусторонняя симметрия верхней половины чашечки передается на нижнюю половину.

Другая попытка объяснить строение кораллов Rugosa принадлежит английскому зоологу H. M. Bernard. Bernard в 1904 г. дает такую гипотезу (Annals & Magaz. Nat. Hist. Ser. 7., Vol. XIII). Конический коралл Rugosa прикрепляется первоначально острым концом, что непрочно, поэтому коралл отламывается от субстрата и ложится на бок, вторично приростая этим боком к субстрату. Затем коралл

стремится восстановить свое вертикальное положение, наростая так, что как бы отгибается от почвы. Нельзя сказать, чтобы Bernard давал объяснение характерному для Rugosa расположению перегородок, потому что нельзя считать объяснением следующее: „очевидно, что когда коралл отклоняется к вертикалу, то, в виде сверху, перегородки будут иметь расположение, показанное на фиг. 6, которое представляет классический рисунок Кунта". „Затем, прибавляет Bernard, давно известно, что когда такие кораллы постепенно восстановляют вертикальное положение, расположение перегородок постепенно утрачивает двустороннюю симметрию и возвращается к радиальной. Таким образом особенность, на которой было предположено основать большой отдел кораллов, была не чем иным, как легким механическим приспособлением к преходящей фазе в жизни каждого индивидуального коралла". (It is obvious that, as the coral is bending to the vertical, seen from above, the septa would have the arrangement shown in diagram fig. 6, which is after the classical figure of Kunth. Further. it has long been known that, as such corals gradually reacquire a vertical position, the septal arrangement slowly gives up the bilateral and returns to the radial. Thus the character on which it was proposed to found a great division of the stony corals was nothing but a slight mechanical adaptation to a passing phase in the life of each individual coral p. p. 11, 12).

Таким образом Tetracoralla по Bernard'y могли возникать в разные эры, чего на самом деле, в противоречие гипотезе Bernard'a, не наблюдается.

Итак, мы видим, что и Bernard, и Weissermel для объяснения внутренней двусторонней симметрии Tetracoralla, исходят, как от причины, от внешней двусторонней симметрии, — согнутости коралла, при чем дают последней разное объяснение: Weissermel предполагает стремление склониться в направлении течения воды, а Bernard исходит от расположения полипняка — боком на дне, хотя не видно, чтобы он наблюдал такое расположение. Все его рисунки представляют схемы, частью совершенно теоретические.

В данном мною объяснении строения Rugosa я исходил от впервые (1910. Происхождение характерных особенностей кораллов Rugosa. Труды Геолог. Ком. Нов. Серия № 66) мною указанного факта бокового прикрепления кораллов Rugosa, так что в этом есть некоторое сходство с гипотезой Bernard'a. Но я исходил из твердо мною установленного факта бокового приростания, при чем это приростание является первичным, а не вторичным, как у Bernard'a, по предположению которого боковое приростание сменяет первичное осевое приростание, происходящее как бы с усечением острого конца.

Осевое прикрепление свойственно по моим наблюдениям исключительно Hexacoralla. Далее, в объяснении внутреннего расположения перегородок я исхожу от влияния двух факторов — согнутого состояния полипняка и уклона его устья в ту или другую сторону (в сторону выпуклого бока или в сторону вогнутого) также конкретно наблюдавшегося мною. Согнутость полипняка я объясняю стремлением отдалить устье от дна, особенно естественным при боковом прикреплении, боковое прикрепление—жизнью в мелководных морях, каковым прикреплением достигается необходимая в этих условиях прочность прикрепления.

Полипняки располагаются на дне, ориентируясь определенным образом, но, обратно предположению Weissermel'я, по моему мнению обращены к течению своею выпуклою стороною, вследствие чего они находятся в условиях, механически наиболее выгодных для сопротивления действию течения или волнения воды.

В рецензии, напечатанной в 1914 г., на одну из моих работ [1]) (Die Entstehung der charakteristischen Eigentümlichkeiten der Korallen—Rugosa) Weissermel говорит о данном мною объяснении: „Die Auffassung der bilateralen Symmetrie als Folgeerscheinung hornförmigen Wachstums entspricht durchaus der jenigen, die Ref. früher im einer Arbeit geäussert hat, die dem Verf. ausscheinend unbekannt geblieben ist — Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges. 1897, p. 865: Die Gattung Columnaria und Beiträge zur Stammesgeschichte der Cyathophylliden und Zaphrentiden".

Мое объяснение „entspricht" столько же объяснению Weissermel'я, как и объяснению Bernard'a, — общее в них только то, что все берут в основу рогоподобно согнутый конический полипняк, но все идут далее независимо друг от друга и различными путями. Работу Weissermel'я в свое время я, может быть, и знал, но очевидно не обратил внимания на две страницы в конце ее, посвященные вопросу о происхождении Rugosa вообще, тем более легко не обратил внимания, что заглавие работы не дает повода предполагать, что автор занимается столь общими вопросами. Кажется и никто не обращал внимания в этом отношении на статью Weissermel'я до 1914 г., когда Broili [2]), должно быть основываясь на вышеприведенном мною заявлении Вейссермеля о тождестве его и моих воззрений, упоминает о них, как об одной теории, причем у Вейссермеля берет объяснение перистого расположения — durch Zerrung des Kelches — а у меня боковое прикрепление (совершенно не имевшееся в виду Вейссермелем, который,

---

[1]) Neues Jahrb. 1914. II Bd. 2 Heft. S. 333 — 334.

[2]) Zittel. Grundzüge der Palaentelogie. Abteilung Invertebrata. 1924.

наоборот, на данной им реставрации коралла Rugosa, очень отчетливо представляет осевое прикрепление [1]).

Остается еще упомянуть о гипотезе Gerth [2]). Присоединяясь к моему мнению о наличности и значении бокового прикрепления (s. 208), он считает его значение в известном отношении более далеко идущим, а именно, предполагает, что боковое прикрепление отражается и на форме внутренней полости полипняка, которая по его предположению являлась приплющенной на выпуклой стороне („Dorsalseite") и на противуположной стороне.

„In der durch seine innere Organisation rechten und linken Seite bekam das Thier nun auch eine durch äussere Verhältnisse Vorder und Hinterseite, eine abgeplattete Dorsal — und eine gerundete Ventralseite. Hierdurch waren die Vorbedingungen geschaffen für eine bilateralsymmetrische Anordung der Septen und Einschaltung in nur vier Interseptalräumen, gegenüber der radialsymmetrischen auf der kreisrunden Fussplatte der jungeren Korallen". Остается непонятным почему развитие перегородок происходит в четырех из шести первичных квадрантах, так как и четыре, и шесть могут представлять радиальную симметрию, так же как и двустороннюю. А прежде всего неизвестно, на чем основано утверждение о приплющенности внутренней полости коралла в первых стадиях развития. Эти стадии многократно изучались различными авторами и поперечное сечение всегда изображается круглым, а не полукруглым или близким к этому, как предполагает Gerth [3]). Приплющенность коралла вследствие бокового приростания выражена лишь на наружной поверхности стенки, которая часто соответствующим образом разрастается, примыкая к плоскому субстрату. Gerth предполагает, что первоначальная полукруглая форма сечения, сменяющаяся круглой, в позднейших стадиях развития, при отклонении полипняка от субстрата, иногда сохраняется и в зрелом возрасте, как, напр., у Calceola и Holophragma, таким образом являющихся родами примитивного типа. Это конечно неверно, так как приплющенное состояние выпуклого бока у этих двух родов, а также и у представителей некоторых других, является состоянием вторичным, получающимся при

---

[1]) Этот заведомо не соответствующий действительности рисунок воспроизводит Dacque. Biologische Formenkunde S. 425

[2]) H. Gerth. Ueber die Entwicklung des Septalapparates bei den palaeozoischen Rugosen und bei lebenden Korallen, Zeitschr. für induktive Abstammungs u. Vererb Lehre. 1919. Bd. XXI Heft. 4.

[3]) Сам он не дает фотографий таких сечений, а схемы — чертежи (Palaeontologie von Timor. IX. Zief. Die Anthozoen der Dyas von Timor. S. 141. fig. 12) доказательством существования таких сечений служить не могут. Если такие сечения у Gerth'a были, то вероятно сечения деформированных уже в породе кораллов.

утрате приростания к субстрату. В частности Calceola должна считаться даже весьма специализированным родом.

Гипотезы Weissermel'я, Bernard'a и Gerth'a не выдерживают критики, противоречат фактам и, даже если принять их, не дают ясного объяснения происхождения двусторонней симметрии кораллов Rugosa.

Résumé.

Weissermel (1897), le premier, s'occupa de la question de la morphogenèse du polypier Rugosa. Il opposait les Rugosa en colonies à symétrie rayonnée aux coraux de ce groupe à symétrie bilatérale. Dans les colonies, l'individu avait la tendance à maintenir ses tentacules dirigés en tous sens vers la zone d'alimentation des polypes voisins, autrement dit — à se développer également dans toutes les directions, d'où sa symétrie rayonnée.Les polypes simples non associés en colonie, ne pouvaient tourner leurs tentacules et leur orifice apertural que d'un seul côté, à savoir, du côté d'où leur venait de préférence la nourriture, par exemple, à la rencontre du courant marin; de là, la forme recourbée du polypier. La moitié supérieure du calice, recevant ainsi une nourriture plus abondante, s'accroissait plus fortement, ce qui dérangeait la disposition radiale des cloisons. Les cloisons de cette partie augmentaient en nombre et prenaient une disposition pennée. La symétrie bilatérale de la partie supérieure du calice peut s'étendre egalement à la partie inférieure. La symétrie se développe d'une façon analogue à ce qui a lieu chez les crinoïdes.

A propos de cette hypothèse de Weissermel, il convient tout d'abord de remarquer que la comparaison avec les crinoïdes n'est pas fondée: les crinoïdes se nourrissent de plankton, qui leur est amené passivement par le courant, tandis que les coraux ont affaire à de grosses proies, qu'ils saisissent activement de divers côtés par leurs tentacules Ainsi, la déviation de l'orifice apertural du côté d'où vient le courant ne peut avoir le sens que lui prête Weissermel. On ne s'explique pas pourquoi les cloisons secondaires ont une disposition pennée sur l'un des côtes des cloisons latérales et parallèle, sur l'autre. On ne comprend pas, de même, pourquoi la symétrie bilatérale se propage à la partie inférieure du calice.

H. M. Bernard (1904) suppose que le corail conique Rugosa se fixait primitivement par son extrémité pointue, ce qui était peu sûr. Aussi, était-il souvent détaché du substratum et tombait sur le côté, se fixant de nouveau au substratum, latéralement cette fois. Il s'efforçait ensuite de se rétablir dans sa position verticale, en s'écartant peu à peu

du fond. De cette façon, Bernard explique bien la forme recourbée du corail, mais il n'explique pas l'origine de la symétrie bilatérale intérieure.

Une conséquence naturelle, que Bernard n'indique cependant pas, serait que Rugosa a pu apparaître à différentes ères géologiques, ce qui ne s'observe pas, en réalité. De plus, si la supposition d'une fixation latérale est justifiée, par contre il n'est pas exact que cette adhérence soit secondaire et l'on ignore, si Bernard a réellement observé la fixation latérale, ou s'il ne fait que la supposer à titre d'hypothèse.

Yakovlev (1910) le premier a établi le fait de la fixation latérale des coraux Rugosa, fixation ayant un caractère primaire. La forme recourbée du corail résulte de ce qu'il s'écarte du fond et que le polypier tend à se tourner vers le courant par son côté convexe (et non pas concave, comme chez Weissermel), ce qui crée les conditions de stabilité les plus favorables. La disposition interne des cloisons est déterminée par les conditions mécaniques du développement des cloisons secondaires, dues au recourbement du polypier et à une déviation nette de son orifice apertural soit vers le côté concave, soit vers le côté convexe.

Gerth (1919), qui admet la fixation latérale, estime que Yakovlev n'a pas tiré toutes les conclusions qui en découlent. Gerth croit que la fixation latérale a influé également sur la forme de la cavité intérieure du polypier, qu'il suppose devoir être aplatie sur le côté convexe et arrondie sur le côté opposé, d'où la disposition bilatéralement symétrique des cloisons. On ignore, sur quoi Gerth fonde sa supposition d'un aplatissement de la cavité intérieure sur un de ses côtés dans les premiers stades du développement. Ce dernier a été étudié par de nombreux auteurs et le cavité intérieure s'est trouvée toujours avoir une section arrondie. L'aplatissement de la paroi ne se constate qu'à l'extérieur du polypier, par suite de l'accroissement de la paroi vers l'extérieur, au contact du substratum. C'est à tort que Gerth invoque comme exemple les Calceola: c'est là un corail spécialisé, qui n'est plus fixé et dont la section aplatie résulte du complet aplatissement externe d'un des côtés, par lequel l'animal repose librement sur le fond marin.