

А. Б. ИВАНОВСКИЙ

ПОВТОРНАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ У КОРАЛЛОВ

(Представлено академиком Б. С. Соколовым 6 VI 1969)

В истории высокоорганизованных Anthozoa отчетливо выделяются два этапа — палеозойский, эра ругоз, и мезо-кайнозойский, эра склерактиний. Сейчас уже ни один исследователь не отрицает исключительной близости этих групп кораллов, выражающейся в единстве не только основных особенностей строения скелета их представителей, но даже и деталей структур склеренхимы, особенно трабекул. Однако естественные вопросы: существуют ли генетические связи между ругозами и склерактиниями, если существуют, то насколько тесные, кто был непосредственным предком склерактиний, не являются ли они полифилитической группой — до сих пор не решены.

Уже среди аннелийских кораллов могут быть вполне определенно выделены две независимо друг от друга развивавшиеся группы — кораллы с пластинчатыми септами *Fungiina* с акантинными — *Astrocoeniina*. Как те, так и другие включают одиночные и колониальные формы. Вероятно, что из первых в дальнейшем удастся выделить также группу кораллов, которые на протяжении всей своей истории вели и ведут исключительно колониальный образ жизни. Иными словами, мы сталкиваемся с тем фактом, что уже начиная с самых первых этапов своей истории склерактинии имели самостоятельные линии развития.

Исходя из этого, возможно предположить три гипотезы возникновения мезозойских Anthozoa с карбонатным скелетом:

1. Все они могли явиться потомками какой-нибудь одной дожившей до начала триаса ветви ругоз. Таковыми подавляющее большинство исследователей признают, основываясь на палеонтологических находках (хронологический критерий) и сравнительно-морфологическом анализе строения и структуры скелета, именно плерофиллид.

2. Представители указанных выше, но ранее триаса обособившихся ветвей склерактиний имели предков среди разных стволов ругоз: пластинчатосептные могли произойти от плерофиллид, а акантинносептные — от цистириллид.

3. Все склерактинии не были непосредственно связаны своим происхождением с ругозами и возникли от каких-то бесскелетных кораллов, которые в начале триаса приобрели способность формировать эктодермальный карбонатный скелет, как то вероятно и произошло на заре истории кораллов в кембрии и начале ордовика.

В первом случае ругозы и склерактинии явились бы двумя отрядами единого подкласса *Sclerocorallia*, во втором — в составе склерокораллов следовало бы различить несколько (пять или шесть) самостоятельных отрядов, и целостность «*Rugosa*» и «*Scleractinia*» тем самым ставилась бы под сомнение или просто нарушалась, в третьем случае ругозы и склерактинии представляли бы собой два самостоятельных подкласса класса *Anthozoa*.

Прежде чем перейти к рассмотрению каждой из этих версий, необходимо хотя бы вкратце проанализировать общий ход исторического развития ругоз, что даст нам прежде всего основу для понимания некоторых аспектов и закономерностей эволюции.

Первые одиночные ругозы (*Primitophyllidae*) появились в начале среднего ордовика. Сейчас уже вряд ли может возникнуть сомнение относительно того, что ветвь древнейших колониальных ругоз (*Cyathophylloida*, прежде всего *Proterophyllum* и *Favistella*) уже в среднем ордовике отошла от примитофиллид в результате дивергенции по форме существования. Эти линии и определили дальнейшее развитие *Streptelasmatina* — преимущественно одиночных кораллов с пластинчатыми септами, часть которых иногда переходила к колониальному образу жизни, и *Columpariina* — пластинчатосептных, исключительно колониальных кораллов. Также в ордовике от тех же примитофиллид отошла третья генетическая ветвь ругоз отвечающая подотряду *Cystiphyllina* — кораллам с акантинными септами.

Темпы эволюции как ругоз, так и склерактиний были примерно одинаковыми. Время существования рода в среднем равно периоду, хотя известны «случаи долголетия» (например, *Kodonophyllum* — O_3 — D_2 , *Calophyllum* и *Plerophyllum* — C — P , *Ufimia* — D_3 — P , *Actinastrea* — T_3 — ныне, *Saryophyllia Trochocyathus* — J — ныне и т. д.).

Однообразные, но быстро эволюционировавшие цистифиллины вымерли в середине девона. Колумариины, которые также были немногочисленны, хотя и более консервативны в эволюционном отношении, просуществовали до перми. От основной родоначальной их ветви диафрагматофорных *Stauriicae* неоднократно повторно возникали семейства плеонофорных ругоз (*Arachnophyllidae* и *Spongophyllidae* в силуре, *Columpariidae* в девоне, *Lithostrotionidae* и *Lonsdaleiidae* в начале карбона).

Streptelasmatina были родоначальным и в то же время основным звеном ругоз. Среди них неоднократно происходили не только попытки перехода к колониальному образу жизни, но и возвраты, примером чему служат неоднократно появившиеся на протяжении всего палеозоя амплексоморфные кораллы, позднесилурийские, раннекаменноугольные и раннепермские «*Hexalasma*», силурийские *Tungussophyllum* и очень сходные с ними каменноугольные *Zaphrentites* и т. д. В поздней перми вымерли почти все представители этого подотряда, прежде всего очень высоко специализированные *Waagenophyllidae*. К началу триаса сохранились только немногочисленные однообразные *Plerophyllum* и, вероятно, близкие им кораллы.

Приняв во внимание, что достоверных раннетриасовых кораллов вообще пока не известно, попытаемся теперь разобраться в трех намеченных выше возможных вариантах происхождения склерактиний.

Наименее вероятным представляется последний случай, в котором речь идет о бесследном вымирании ругоз и возникновении мезозойских кораллов от форм, не имевших карбонатного скелета.

Надо сразу оговориться, что палеонтологии известны находки отпечатков и ядер протомедуз, сцифоидных и бесскелетных коралловых полипов (проблематичные *Actinozoa*) с позднего докембрия и кембрия. Однако факт происхождения склерактиний от любой из этих или других подобных ветвей не только не доказуем, но и практически невероятен, поскольку, как отмечалось, к моменту их появления уже существовала группа кораллов, формировавших скелет аналогичного строения и структуры и характеризовавшихся теми же экологическими требованиями. В таком случае облик, прежде всего структура скелета первых склерактиний, знаменуя собой в этом отношении новый этап, должен был бы быть явно отличным.

Гипотеза полифилитичности склерактиний предусматривает происхождение от *Plerophyllidae* только пластинчатосептных кораллов, астроцеонид же — от цистифиллид, также имевших шиповидные септальные элементы. Естественно, что, рассуждая таким образом, следует искать предков склерактиний не среди среднедевонских высокоспециализированных представителей *Cystiphyllina*, а среди ордовикских или раннесилурийских

Trypasmatidae или древнейших Ketophyllidae, ближе всего стоящих к ним по степени организации скелета. Если же предположить, что генетическая ветвь исключительно колониальных склерактиний с пластинчатыми септами произошла также от колониальных ругоз, то предками этих кораллов совершенно невозможно представить высокоорганизованных литостроционид или лонсдалейд, не говоря уже о ваагенофиллидах. По характеру устройства скелета к ним наиболее близки опять-таки ордовикские и раннесилурийские Favistella и Palaeophyllum.

Приняв эту гипотезу, придется допустить, что «предковые формы», фактически не будучи подверженными эволюционной изменчивости, были беспричинно вынуждены даже в периоды максимальных трансгрессий и тропического климата вести обособленный образ жизни на протяжении времени порядка 200 млн лет, чтобы только в среднем или в конце раннего триаса вновь начать интенсивно развиваться. Рассмотрение общих тенденций эволюции кораллов свидетельствует как раз об обратном, тем более что в палеозое представители всех отрядов ругоз были очень многочисленны и разнообразны по всей Земле и им просто не было никакой необходимости на такой срок «консервировать» свои эволюционные возможности. Этих обстоятельств явно не учитывали сторонники полифилитической природы склерактиний (М. Огильви, Ж. Аллуато и др.). И ссылки на неполноту геологической летописи вряд ли можно признать убедительным аргументом в пользу этой версии.

Плерофиллиды действительно могут быть легче всего представлены предками первых склерактиний как по сходству во всех основных чертах экологии, организации и физиологии, так и по хронологической близости.

Известно, что в истории ругоз неоднократно отмечались века почти полного угасания (конец позднего силура, фаменский век), после чего буквально вспыхивали процессы нового формообразования (жединский, турнейский века), сопровождавшиеся частыми дивергенциями по форме существования (колониальные кораллы происходили от одиночных, но не наоборот), а также явлениями повторного порядка, но общие темпы эволюции в таких случаях всегда выдерживались. И вполне вероятно, что к началу триаса сохранились потомки позднепермских плерофиллид, которые при вновь наступивших в анизийском веке благоприятных условиях для существования кораллов дали начало одиночным, а почти одновременно через них — и колониальным склерактиниям. Аналогичная дивергенция произошла на заре истории ругоз в течение 3—5 млн лет, что даже короче ранней эпохи триаса.

Итак, ни одна из рассмотренных здесь гипотез не может быть доказана до тех пор, пока не будут изучены кораллы из безусловно датированных раннетриасовых разрезов, но единственной достоверно дожившей до начала триаса группой ругоз безусловно должно признать только плерофиллид, которые и явились, скорее всего, родоначальниками склерактиний.

Наиболее вероятно, что потомки таких ругоз также были одиночными, и в начале среднего триаса сразу же произошла их повторная дивергенция по типу существования, в результате чего появились колониальные формы и по типу строения септального аппарата, что ознаменовало собой появление мезозойских кораллов с шиповидными септами. Отсюда следует, что склерактиний необходимо рассматривать как второй отряд, наравне с ругозами, единого подкласса склерокораллов.

Институт геологии и геофизики
Сибирского отделения Академии наук СССР
Новосибирск

Поступило
30 V 1963