

Б. ПРЕОБРАЖЕНСКИЙ

О ХАЛИЗИТИДАХ

Хализитидам в мировой палеонтологической литературе, как, пожалуй, ни одному другому подразделению системы табулятоморфных кораллов, уделено очень много внимания. Последние выводы о систематическом положении хализитид коротко изложены в сводной работе Б. С. Соколова (1955): «Семейство *Halysitidae* занимает в систематике табулята наиболее прочное положение, хотя и делались попытки связать его с гелиолитидами на том основании, что род *Halysites* характеризуется присутствием промежуточных трубок цененхимального типа. Природа этих трубок недостаточно выяснена, но если даже действительно они связаны по своему происхождению с ценосарком, принадлежность хализитид к табулятам не вызывает сейчас никаких сомнений» (с. 253). Однако достаточно просто перечислить несколько родов и семейств кораллов, для которых известны такие цепочечные полипняки, как *Syringoporus*, *Michelinia*, *Tetradiidae*, *Favosites*, *Roemeria*, *Lithostrotion*, *Halysitastrea*, чтобы наше внимание вновь привлекли к себе хализитиды.

Анализ этой группы кораллов показывает, что в ней самостоятельно существуют два морфологических типа — тип с «аутокораллитами» и «мезокораллитами» и тип, лишенный «мезокораллитов». Оба они способны образовывать различные по компактности полипняки — от свободно-цепочечных до компактных, почти сотовидных, напоминающих структуры лихенариид (причем настолько близко, что почти не вызывает сомнения тесная генетическая связь катенипорид и вакуопорид с лихенариидами). При этом наиболее древние лишенные «мезокораллитов» хализитидные кораллы жили одновременно с лихенариидами, несколько переживая их. В то же время группа «истинных» хализитид (с «мезокораллитами») получает широкое распространение лишь с силура, т. е. со времени массового развития гелиолитид с ретикулярной цененхимой.

Убедившись на примере многих других родов, семейств и отрядов в том, что цепочечный габитус характерен не только для хализитид, можно задать вопрос — а что же, кроме этих своеобразных структур, характеризует группу хализитид? Ведь вполне вероятно, что цепочки — это лишь один из немногих возможных для кораллов способов взаимного пространственного расположения («упаковки» — Преображенский, 1974) кораллитов в колонии, и оснований объединять в одну таксономическую группу цепочечные кораллы несколько не больше, чем объединять группировки массивных, ветвистых и стелющихся полипняков. Если же отвлечься от цепочечного габитуса хализитид, то в характеристике последних остаются черты, позволяющие разделить их на две крупные группы.

1. Катенипориды. Угловатые или эллиптические кораллиты (кстати, очертание кораллитов зависит только от плотности их контакта между собой и самостоятельного значения не имеет), по характеру совершенно аналогичные *Lichenaria*. Строение стенок трабекулярное, днища полные, прямые или вогнутые, септальные образования шиповидные, иногда могут отсутствовать или, сливаясь с основаниями, образовывать гребневидные пластины. Таким образом, мы имеем характеристику, полностью совпадающую с характеристикой лихенариид. При этом различить типичных лихенариид и катенипорид в продольных срезах практически невозможно.

2. Хализитиды. Кораллиты двух типов — круглые или эллиптические «аутокораллиты» и квадратные малого поперечника «мезокораллиты», расположенные по одному между каждой парой «аутокораллитов». «Мезокораллиты» могут иметь плоские горизонтальные диафрагмы или пузырчатые диссепименты. Днища в «аутокораллитах» обычного типа. 12 септ (число фиксированное!) могут быть расположены в виде вертикального ряда шипов, а нередко отсутствовать.

Таким же является диагноз гелиолитоидей, и ни одна другая группа табулят не имеет сколько-нибудь близких черт строения.

Автора настоящей работы, пожалуй, можно упрекнуть в стремлении к формализации хода рассуждений, но в логике научного мышления этот способ позволяет увидеть структуру системы и назначение отдельных ее элементов. «Формализация доставляет такой способ систематизации имеющегося содержания, при котором большая часть положений теории выводится из небольшого числа положений, принимаемых за исходные» (Кураев, 1971; с. 63).

Далее автор попытается изложить свой взгляд на природу катениморфизма у кораллов.

Катениморфный (цепочечный) тип упаковки — наиболее интересная структура колониальных кораллов, явление наиболее частое среди палеозойских табулят, присущее практически всем их отрядам и семействам, несколько более редкое в позднепалеозойское время, но все же достаточно известное у позднепалеозойских ругоз и некоторых табулят (*Lithostrotionidae*, *Micheliniiidae*) и уже уникальное у мезозойских склерактиний (род *Halysitraea*). У более поздних кораллов катениморфная структура, вероятно, преобразовалась в меандроидные и петлевидные структуры мозговиков и листовидные постройки типа *Pavona*.

Образование катениморфных структур может происходить двумя основными путями — при непосредственном контакте соседних кораллитов и при контакте их через зону цененхимы. При непосредственном контакте возникают четкие, с небольшими пережимами палисадные ленты кораллитов *Catenipora*, *Quepora*, *Tollina*, *Palaeophyllum halysitoides*. Цененхимальные кораллы независимо от типа цененхимы могут образовывать палисадные цепочки. При этом цененхимальная ткань вытягивается в цепочки, занимая промежутки между кораллитами. Отпочковывание юного кораллита происходит от цененхимальной ткани. В результате такого строения колония имеет характерный вид цепочек с резкими пережимами. Узкие участки цененхимальных перемычек между кораллитами приобретают вид «мезокораллитов» в тех случаях, когда кораллит ограничен от цененхимы собственной стенкой (как это хорошо видно у *Halysites* и *Halysitraea*). При отсутствии четкой границы между собственно кораллитом и цененхимой возникают структуры, подобные структурам *Cystihalysites*. В таком случае «мезокораллиты»

могут быть пузырчато диафрагмированы и иметь диссепиментальный облик.

Если, к примеру, рассмотреть строение *Cystihalysites dragunovi* Sok. et Tes. из силура Сибирской платформы (Соколов, Тесаков, 1963), то в поперечном сечении колонии отчетливо выделяются голотека, обнимающая свободные обращенные к внешней стороне части колонии, радиально-волоконистая стенка, лентовидно вытянутая пузырчатая цененхима и практически не имеющие собственной стенки 12-гранные (!) округлые трубчатые кораллиты, ограниченные лишь пузырчатой тканью цененхимы. Продольное сечение этого коралла совершенно не отличимо от продольного сечения коралла рода *Plasmoporella*. Общий план строения этого вида настолько близко напоминает строение гелиолитид, что, скорее, следовало бы искать различий, нежели сходства.

На близость строения гелиолитид и типичных хализитид указывалось и ранее (Lindström, 1876; Sardeson, 1895—1896; Wentzel, 1895; Buehler, 1955; Hill, Stumm, 1956; Flügel, 1956). Г. Линдстрем (Lindström, 1876; с. 12) сравнивает *Halysites* с *Plasmopora* и относит его к Heliolitidae. Ф. Сардесон (Sardeson, 1895—1896) предпочитает род *Halysites* сравнивать с *Heliolites dubius* (на основе изучения *Halysites catenularius*). Цепочечный рост хализитид Г. Линдстрем (Lindström, 1899; с. 25) объясняет тем, что центры и направление роста у когда-то компактного полипняка локализовались в определенных ориентациях.

Д. Хилл и Э. К. Стамм (Hill, Stumm, 1956) считают, что все Halysitidae, как и Heliolitidae имеют по 12 септ и обладают особым типом цененхимы. При анализе направления эволюции табулят авторы указывают, что в колониях, где стенки между кораллитами исчезают, маргинариум общий, развита цененхима следующих четырех типов: компактная, пропоридная, гелиолитоидная и хализититоидная, когда очень узкие вертикальные трубкообразные пространства, пересеченные маленькими поперечными пластинками без вертикальных скелетных элементов, могут развиваться между соседними кораллитами цепевидных колоний.

Х. Флюгел (Flügel, 1956; с. 64) считает, что сходство *Halysites* и *Heliolites* еще более значительно, чем это признавалось Г. Линдстремом, Дж. Вентцелем и Е. Бюлером. Однако, обнаружив, с одной стороны, столь близкое сходство, а, с другой, столь существенное различие, Х. Флюгел отказывается сделать какой-либо определенный вывод, так как рассуждения о возможной параллельной эволюции являются попросту уходом от дальнейшего обсуждения вопроса. Он высказывается о том, что эти различия в строении и временной фактор заставляют его отрицать генетическую связь между обеими группами. В то время как именно *Heliolites* возникает непосредственно в ордовике, первые находки *Halysites* относятся к началу готландия. Х. Флюгелу представляется, что не исключено, что *Halysites* является результатом сравнительно кратковременной параллельной эволюции с совершенно другими корнями нежели *Heliolites*. Различие между *Halysites* и *Heliolites* он видит в форме роста, строении стенок, отсутствии подлинной промежуточной ткани и временном факторе.

О. Ф. Гейер (Geyer, 1969; с. 30), сравнивая гомеоморфию *Halysitastraea* из верхней юры Колумбии и древнепалеозойских хализитид, пишет, что древнепалеозойское семейство Halysitidae (Tabulata) известно своеобразным катениморфным строением колонии. Кораллиты образуют цепевидные ряды, которые обычно сетчато замыкаются. Подобный «кораллитно-цепочечный» стиль строения позднее обнаруживается у *Halysitastraea*. Сравнивая строение цепочечных амфиастреид с табулятами, он также отмечает, что типовой род собственно астреид —

Amphiastraea имеет цериоидный полипняк, сложенный более или менее полигональными кораллитами, из-за чего между чашками наблюдаются подобные промежуточно почкующимся диссепиментальные структуры (taschen-knospen-ähnliche Dissepimentalstrukturen) и что среди *Tabulata* имеются соответствующие гомеоморфические представители.

Как видно из приведенного анализа литературы по хализитоидным кораллам, явление катениморфизма постоянно волновало палеонтологов-кораллистов, и нередко лишь инерция мышления удерживала некоторых из них от окончательного вывода о принадлежности части хализитид к гелиолитоидеям. Показательно следующее обстоятельство, которое можно привести в противовес «временному фактору» Х. Флюгела — единственному более или менее серьезному возражению против отнесения рода *Halysites* к гелиолитоидам. Представители родов *Catenipora*, *Eocatenipora*, *Tollina*, *Quepora*, *Vacupora* в своем возрастном распространении строго ограничены тем геологическим временем, когда существовали биллингсарииды — *Nyctopora*, *Saffordophyllum*, т. е. средним — поздним ордовиком. Исключение составляют лишь некоторые представители рода *Catenipora*, прослеживающиеся на протяжении почти всего силура. Географическое распространение перечисленных таксонов также совпадает. «Истинные» хализитиды появляются в массовых количествах одновременно с истинными гелиолитоидами, т. е. с конца ордовика, и постоянно сопутствуют им. Поэтому не кажутся невероятными сообщения о находках рода *Halysites* в жединских отложениях Северной Африки. Скорее следовало бы удивляться отсутствию таких находок.

Недавние находки представителей рода *Halysites* из среднего и верхнего карадока Австралии (Webby, Semeniuk, 1969), т. е. одновременно с древнейшими гелиолитоидами, служат дополнительным свидетельством во всяком случае теснейшей временной связи между гелиолитоидами и хализитидами.

Для того, чтобы более обоснованно подойти к окончательным выводам о филогении и номенклатуре хализитоидных кораллов, остановимся на истории изучения массивно-цепочечных табулят *Tollina* (или *Manipora*).

В 1944 г. Е. Лейт (Leith, 1944) опубликовал описание «*Halysites gracilis*» из ордовикских отложений Манитобы. На табл. 42 и 43 его работы изображены представители цепочечных табулят настолько различных по облику, по способу колониального роста, по компоновке постройки, что почти не возникает сомнения в том, что изображены по крайней мере 2 рода — массивно-цепочечный (табл. 42 и табл. 43, фиг. 4) и изящный, с однорядно устроенной палисадной цепочкой прямоугольно-округлых в поперечном сечении кораллитов. При этом размер поперечного сечения кораллитов, характер межкораллитной стенки, частота днищ и характер септальных образований у всех (трех) изображенных экземпляров весьма сходны.

В 1949 г. Б. С. Соколов установил род *Tollina*, обладающий массивно-цепочечным сложением полипняка и отличающийся от *Catenipora* многорядным расположением кораллитов в цепочках и закономерным образованием компактных, цериоидных участков, сложенных по типу *Nyctopora*. При критическом пересмотре монографической литературы Б. С. Соколов отнес к роду *Tollina* экземпляры *Halysites gracilis* (Hall), изображенные Е. Лейтом на табл. 42 и табл. 43, фиг. 2—4 (Leith, 1944), выделив их в самостоятельный вид *Tollina manitoba* (Соколов, 1955).

Аналогично устроенные колонии Г. Синклэр (Sinclair, 1955), в то время, очевидно, не знакомый с работами Б. С. Соколова, выделил в

новый род под названием *Manipora*. В настоящее время ни у кого не вызывает сомнения, что *Manipora* Sinclair является младшим синонимом рода *Tollina* Sokolov.

М. С. Жижина (1956), изучавшая ордовикские табуляты арктических островов Советского Союза, описала из ордовика Таймыра оригинальные катенипориды, совмещающие в себе признаки рода *Catenipora* (обширные участки колонии сложены однорядными катенипороидными цепочками) и *Tollina* (участки многорядного и цериоидного сложения присутствуют, но развиты не столь обширно, как у типичных *Tollina*). В названии этих интереснейших цепочечных кораллов — *Palaeohalysites* (= *Catenipora*) *tollinoides* Zhizhina, 1956 — М. С. Жижина выразила, по-видимому, свою нерешительность в отнесении этих находок к тому или другому роду и к разграничению этих родов (Жижина, 1956, с. 105, табл. V, фиг. 1а, б, 2а, б, табл. VI, фиг. 1а—в, 2).

Во время многолетних определительских работ, проводившихся в Центральной комплексной тематической экспедиции Северо-Восточного геологического управления, мне неоднократно встречались обломки колоний, по виду соответствующие типичным *Catenipora gracilis* (Hall), но имеющие в отдельных локальных участках либо двурядное расположение кораллитов в цепочках, либо узлы, в которых наблюдается плотный контакт цериоидных групп из 6—8 кораллитов. Все эти образцы происходят из ордовикских отложений Омудевского поднятия. Многие из них очень походят на экземпляр, изображенный Е. Лейтом (Leith, 1944) на табл. 43, фиг. 4, или на образец, изображенный К. Тайхертом (Teichert, 1937, табл. VII, фиг. 3, 6) под названием *Halysites gracilis* (Hall). На основании изучения строения скелетных элементов и общего плана строения кораллитов совершенно ясна близкая родственная связь между типичными многорядно-цепочечными и массивно-цепочечными сибирскими *Tollina* и более грациозными тонко-однорядными и многорядно-цепочечными *Tollina* (*Manipora*) Арктической Канады и Северо-Востока СССР. Все эти рассуждения вполне удовлетворили бы нас в случае закономерного расположения в однорядно-катениморфной колонии участков многорядных цепочек или цериоидных узлов. Но как быть в случаях, когда крупная однорядно-цепочечная колония, совершенно не отличимая от *Catenipora gracilis* (Hall), в одном-двух локальных местах площадью не более 1 см² каждый имеет цериоидное сложение? С одной стороны, ее следовало бы отнести к *Catenipora gracilis* (Hall) как имеющую в общем нормальное катенипороидное строение, а с другой, — для рода *Catenipora* совершенно не характерно присутствие цериоидных участков. Если же допустить наличие их у отдельных представителей этого рода, то стирается различие между *Tollina* и *Catenipora*.

В 1970 г. О. Н. Омировым, геологом Ягоднинской экспедиции Северо-Восточного геологического управления, на определение была передана целая крупная колония, к которой полностью подходила приведенная характеристика. По сути дела, не имеет значения в данном случае само родовое название — *Catenipora* или *Tollina* — поскольку, как показывает приведенный выше обзор различных представителей родов *Tollina* и *Catenipora*, различия между этими родами носят чисто количественный характер. В результате можно увидеть непрерывный пластический ряд форм от типичных *Tollina*, устроенных по типу *Tollina keyserlingi* Sokolov, через более или менее свободно устроенную *Tollina manitoba* Sokolov, затем — *Catenipora tollinoides* Zhizhina, далее — *Tollina* (= *Manipora*) *amicarum* Sinclair, *Catenipora gracilis* (Hall) in Teichert, а потом недостающее звено в этом пластическом ряду — наша форма

Catenipora gracilis (Hall) с «реликтами» цериоидного строения в двух участках колонии и, наконец, — типичная *Catenipora gracilis* (Hall), изображенная на фиг. 1, 5, 6 табл. 43 в статье Е. Лейта. Типичная для *Tollina* (= *Manipora*), *Vacuopora* и *Nyctopora* микроструктура стенок, особенно межкораллитных, и септальных образований сохраняется без значительного изменения.

К настоящему времени довольно хорошо известны представители цепочечно устроенных табулят, ругоз и склерактиний. Наиболее вероятными являются следующие цериоидно-катениморфные ряды: *Nyctopora* — *Trabeculites* — *Vacuopora* — *Tollina* — *Catenipora* — *Eocatenipora*; *Palaeoalveolites* — *Tetradium* — *Paratetradium* — *Rhabdotetradium* — *Phytopsis*; *Propora* (? *Plasmoporella*) — *Spumaeolites* — *Cystihalysites*; *Heliolites* — *Halysites*; *Troedssonites* — *Tetraporella* — *Arcturia* — *Labyrinthites* — *Syringoporinus*.

Что же касается отряда Halysitida Sokolov, то он, как мне кажется, представляет собой таксон, основанный на предпочтительном внимании к цепочечному способу пространственной упаковки кораллитов. Если быть последовательным до конца, то в этот таксон должны быть включены и все цепочечные табуляты, в том числе фавозитиды, ругозы и склерактинии. Филогенетическая связь между *Catenipora* и *Halysites* представляется не более тесной, чем родство между *Nyctopora* и *Heliolites*. Возникновение столь морфологически близких организаций как *Catenipora* и *Halysites* связано, по-видимому, с тем, что обе они являются изоморфами цериоидных табулятоморфных кораллов с внескелетной системой коммуникаций. Вследствие этого полиморфические ряды одного из таксонов должны быть изоморфичны рядам другого. Следовательно, можно ожидать обнаружения многорядных цепочечно-массивных представителей, аналогичных по своему строению *Tollina*, среди «истинных» хализитид. Кстати, вакуопоридные модификации этого ряда уже известны — это *Hexismia* и *Spumaeolites*.

Из сказанного можно сделать следующие выводы.

1. Цепочечный габитус (т. е. катениморфизм) — вполне обычное, рядовое явление для кораллов всех групп.
2. Чем ближе морфо-функциональное сходство в строении кораллитов и типа коммуникации у представителей разных ветвей Anthozoa, тем более полного соответствия по набору полиморфических модификаций колониальных габитусов между этими ветвями следует ожидать.
3. Хализитоидный габитус колонии является лишь одной из полиморфических модификаций в способах пространственной упаковки кораллитов, а потому не может свидетельствовать о родственных взаимоотношениях между сравниваемыми таксонами. Появление его равновероятно для любых представителей колониальных морских животных, ведущих сидячий образ жизни и строящихся на основе морфо-функциональной гомогенности бионтов.
4. Группа Halysitida является гетерогенной, сборной систематической конструкцией, включающей в себя представителей не только различных ветвей Tabulata, но, очевидно, и Heliolitoidea.
5. Вследствие этого группу Halysitida следует разделить на две подгруппы, определив роды *Halysites*, *Cystihalysites*, *Spumaeolites*, *Hexismia* в состав подкласса Heliolitoidea, а роды *Catenipora* с его дериватами — *Vacuopora*, *Tollina*, *Quepora* — в состав Tabulata, в отряд Lichenariida.

ЛИТЕРАТУРА

- Жижина М. С. Некоторые ордовикские табуляты Восточного Таймыра. — Сб. статей по геологии Арктики. Тр. НИИГА, 1956, т. 89, вып. 6, с. 91—138.
- Кураев В. И. Взаимоотношение содержательных и формальных компонентов в построении и развертывании научных теорий. — Вопросы философии, 1971, № 11, с. 57—68.
- Преображенский Б. В. О классификации и таксономической оценке скелетных элементов табулятоморфных кораллов. — В кн.: Древние кишечнополостные. Тр. Международного палеонтол. симпозиума по кораллам, Новосибирск, 1974, ч. 1, с. 90—99.
- Соколов Б. С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. — Тр. ВНИГРИ, нов. сер., Л.—М., 1955, т. 85.
- Соколов Б. С., Тесаков Ю. И. Табуляты палеозоя Сибири. М.—Л., 1963.
- Buehler, E. The morphology and taxonomy of the Halysitidae. — Peabody Mus. Nat. Hist. Bull., 1955, v. 8, p. 1—79.
- Flügel, H. Revision der ostalpinen Heliolitina. — Mitt. Mus. Bergbau, Geol., Techn. am Landesmuseum «Joanneum», 1956, H. 17, S. 55—102.
- Geyer, O. F. Die Korallen-Gattung *Halysitraea* aus dem Oberjura Kolumbiens und ihre Homöomorphien mit altpaläozoischen Halysitiden. — Paläont. Z., 1969, Bd. 43, S. 28—31.
- Hill, D., Stumm, E. K. Tabulata. Treatise on invertebrate paleontology. Univ. Kansas Press, 1956, p. 444—447.
- Leith, E. J. *Halysites gracilis* from the Ordovician of Manitoba. — J. Paleont., 1944, v. 18, N 3, p. 268—270.
- Lindström, G. On the Affinities of the Anthozoa Tabulata. — Ann. Mag. Nat. Hist., 1876, ser. 4, v. 5, N 18, p. 1—17.
- Lindström, G. Remarks on the Heliolitidae. — Kongl. Svensk-Vetensk. Akad. Handl., 1899, v. 32, N 1, p. 1—139.
- Sardeson, Fr. Ueber die Beziehungen der fossilen Tabulaten zu den Alzionarien. — Neues Jahrb., Min. ect. 1895—1896, Bd. 10, S. 249—363.
- Sinclair, G. W. Some Ordovician Halysitoid corals. — Trans. Roy. Soc. Canada, 1955, v. 49, ser. III, p. 95—103.
- Teichert, K. Ordovician and Silurian faunas from Arctic Canada. — Rep. of the 5th Thule Exped., 1937, v. 1921—24, N 5, p. 1—164.
- Webby, B. D., Semeniuk, Vik. Ordovician Halysitid corals from New South Wales — Lethaia, 1969, v. 2, N 4, p. 345—360.
- Wentzel, J. Zur Kenntnis der Zoantaria Tabulata. — Denk. Kais. Akad. Wiss., 1895, Bd. 62, S. 479—516.

Институт биологии моря
Дальневосточного научного центра АН СССР

Поступила в редакцию
2/XI 1977

B. PREOBRAZENSKI

HALYSITIDIDEST

On teatud järeltus, et halysitoidne väliskuju on omane paljudele fossiilsetele korallidele ning selts *Halysitida* tema praeguses käsituses on poliüfyleetiline, sisaldades nii heliolitoidide kui ka tabulaatide hulka kuuluvaid ahelkoralle. Seepärast on vajalik korras-tada halysitidide taksonoomiat.

B. PREBRASHENSKI

ÜBER HALYSITIDEN

Auf Grund einer kritischen Betrachtung der monographischen Literatur und persönlicher Beobachtungen wird geschlußfolgert, daß die Ordnung Halysitida polyphyletisch ist, da die kettenförmige Anlage der Koralliten bei verschiedenen Korallen vorkommt. Die halysitoid Gestalt des Korallenstockes stellt nur eine polymorphe Modifikation der räumlichen Anordnung der Koralliten dar und kann deshalb nicht von Verwandtschaftsverhältnissen zwischen den Taxonen zeugen. Es wird vorgeschlagen, die Ordnung Halysitida zu liquidieren, die Gattungen *Halysites*, *Cystihalysites*, *Spumaeolites* und *Hexismia* in die Unterklasse Heliolitoida zu versetzen und die Gattungen *Catenipora*, *Vacuopora*, *Tollina*, *Quepora*, *Eocatenipora* an die Ordnung Lichenariida (Unterklasse Tabulata) anzuschließen.