

А. ИВАНОВСКИЙ

О ПРОИСХОЖДЕНИИ РУГОЗ

Проблема происхождения ругоз очень важна для понимания и восстановления истории палеозойских кораллов. Кроме того, она просто интересна — действительно, каким образом примерно на границе раннего и среднего ордовика как бы вдруг появились неизвестные до того времени одиночные и колониальные ругозы, табуляты, а затем и гелиолитоидеи? Ведь бесскелетные Coelenterata известны с позднего докембрия, а в кембрии уже существовали объективные условия для построения скелета, чем сразу же и воспользовались Metazoa бентоса.

Естественно, этот вопрос интересовал многих исследователей. Высказывались суждения (правда, не аргументированные), что предками ругоз легче всего представить археоциат, табулят вообще или каких-либо их конкретных представителей. Недавно была выдвинута еще одна гипотеза В. А. Сытовой (1980), в связи с чем считаю нужным высказать свою точку зрения.

Суть гипотезы В. А. Сытовой сводится к следующему: дивергенция основных генетических ветвей ругоз произошла на заре их истории, в бесскелетную фазу эволюции, а поэтому к середине ордовика, когда ругозы начали формировать скелет, они сразу же оказались представленными столь морфологически отличными, одиночными и колониальными формами.

На первый взгляд гипотеза весьма привлекательна. Однако она столь же не аргументирована как и все остальные, и кроме того, такое предположение влечет за собой ряд новых проблем, требующих объяснения.

В истории развития органического мира неоднократно наблюдались случаи «быстрого» возникновения филумов самого различного ранга, сопровождаемые «быстрой» дивергенцией. В венде геохронологически почти одновременно в различных районах Земли появились не только многочисленные медузоиды типа Cyclomedusa, но и гидроидные Chondrophorina, например, *Ovatoscutum*, сцифонидные Conchopeltina (*Conomedusites*), птеридинииды или петалонамы (*Pteridinium*, *Rangea*, *Charnia*, ?*Ernietta*), организмы типа *Cloudina* (что это — аннелиды, крибрициаты или что-то другое до сих пор не установлено), Dipleurozoa (*Dickinsonia*, *Spriggina*), членистоногие (*Praecambridium*, *Vendia*), ?бранхиоподы (*Parvancorina*), иглокожие (*Tribrachidium*), сабеллитидитиды (*Calyptrina*, *Paleolina*), возможные сколекодонтоносители (*Redkinia*) и т. д. Все эти Metazoa морфологически крайне разнообразны, несмотря на то что были лишены твердых скелетных образований. Из более древних отложений мы не имеем не только достоверных отпечатков, но и несомненных следов жизнедеятельности Metazoa. Следует ли из этого, что дивергенция всех типов органического мира произошла на прокариотном этапе эволюции? Если бы

А. Келликер, Р. Гольдшмидт, О. Шиндевольф, Дж. Г. Симпсон знали о предкембрийском этапе развития жизни на Земле в той мере, в какой знаем это мы сегодня, то они не смогли бы найти лучшего примера в поддержку сальтационизма или мегаэволюции, чем возникновение вендской биоты.

В начале среднего триаса, как и в ордовике, аналогичное явление произошло уже с образующивавшими скелет склерактиниями — опять же почти «мгновенно» возникли и широко расселились представители всех их главнейших генетических ветвей, определяемых всеми основными морфологическими типами мезозойских кораллов. Но ведь это также не может служить аргументом в пользу предположения, что и склерактинии существовали без скелета когда-то ранее.

Из кембрия известно уже довольно много форм, которые прямо или косвенно связывают с Anthozoa или даже непосредственно с Rugosa и которые обладают скелетом, например, *Mendoconularia*, *Cambrotropa*, «*Cloudina*» и многие другие, и конечно, *Hydroconozoa*. Совсем недавно из заведомого кембрия Австралии были установлены и детально описаны как вероятные ругозы *Cothonion* и как возможные табуляты *Lipopora* (Jell, Jell, 1976). Конечно, вполне возможно, что все эти организмы, существовавшие на 50—70 млн. лет раньше первых ругоз, могли не только не быть с ними тесно генетически связаны, но и вообще не являться кораллами, и такой факт нельзя игнорировать.

Непреложным фактом является геохронологически почти одновременное с ругозами (на протяжении около 10 млн. лет) появление большинства главнейших генетических ветвей табулят (ранее существовали лихенарииды) и немногим позже — гелиолитоидей. Это нельзя признать случайностью и потому нельзя обособлять проблему происхождения ругоз от проблемы происхождения других скелетных Anthozoa палеозоя. Иными словами, рубеж раннего и среднего ордовика оказался в истории кораллов как бы «критическим». С одной стороны, это свидетельствует о генетической близости всех перечисленных выше групп, а с другой — о том, что факторы эволюции в этих случаях должны были быть аналогичными или даже теми же самыми и что все это одна общая проблема.

К сожалению, В. А. Сытова не учла работы палеонтологов-кембристов и докембристов, прежде всего М. Ф. Глесснера, в многочисленных статьях которого затрагиваются вопросы ранних этапов эволюции кишечнополостных. В этом отношении выигрывает недавно вышедшая в свет достаточно полная компилятивная сводка К. Т. Скраттона (Scrutton, 1979), в которой содержится очень подробный анализ палеонтологических работ, касающихся начала истории книдарий (венд—силур).

Попытаемся теперь рассмотреть первый (вендо-раннеордовикский) этап истории целентерат с учетом палеонтологических данных и геохронологии.

Б. С. Соколов (1976) предположил, что широкое постгляциальное распространение вендских эпиконтинентальных бассейнов способствовало расселению ранее появившихся беспозвоночных и выработке у них защитных покровных образований. М. Ф. Глесснер (Glaessner, 1971) предложил следующий план дивергенции первых целентерат: в докембрии от общего предка произошли сперва *Hydrozoa* и *Anthozoa*, а уж затем *Hydrozoa* дали начало *Scyphozoa*, в том числе *Conulata*. Однако, поскольку из более древних, чем венд, отложений достоверные *Metazoa* не известны, более вероятным представляется, что именно

резкое изменение в благоприятную сторону экологических факторов после прекращения лапландского или варангерского оледенения, вызвавшего широчайшее распространение более тепловодных, чем ранее, эпиконтинентальных бассейнов, что в свою очередь привело к появлению многочисленных новых экологических ниш, и явилось первопричиной как бы внезапного возникновения всего того разнообразия органического мира, которое так четко отличает венд и вообще фанерозой от всего предыдущего этапа истории Земли. Так или иначе, но здесь мы впервые в истории органического мира сталкиваемся с неоспоримым фактом, что именно на первом своем этапе эволюция филума протекает наиболее быстрыми темпами, что при наличии свободных экологических ниш формообразование и дивергенция происходят наиболее интенсивно, т. е. с той формой историко-биологического процесса, которую Дж. Г. Симпсон (1948), а позднее Э. Майр и другие называли мегаэволюцией.

Начало кембрия ознаменовалось достижением земной атмосферой т. н. точки Пастера (не исключено также, что концентрация свободного кислорода в атмосфере, равная 1/100 современного содержания, была достигнута несколько ранее и в таком случае здесь может идти речь о каком-то другом стимуле) и морские организмы получили возможность строить скелет. Может возникнуть вопрос — почему вендские медузоиды достигали таких крупных размеров (иногда десятков сантиметров), тогда как пришедшие им на смену кембрийские скелетные формы были так малы? А потому же, почему так разнятся величиной современные бесскелетные и скелетные кишечнополостные. Например, длина только одного щупальца сифонофориды *Physalia* может достигать нескольких метров, тогда как диаметр кораллита *Pocillopora* или *Acropora* — лишь долей миллиметра. Бесскелетному организму сложнее существовать, сложнее найти защиту, тогда как кораллу, построившему полипник, в этом отношении значительно легче. Крупный полипник сложнее построить, а крупному прикрепленному организму труднее найти пищу, чем небольшому, который может использовать для этой цели мелкий планктон. Те же организмы, которые приспособились к экологическим нишам, определяющим планктонный образ жизни, должны были сохранить преимущественно, которые им давала первоначальная примитивная организация.

Почему в последние годы многие палеонтологи-кораллисты (например, Соколов, 1955) предполагали предков ругоз среди табулятоморф, причем среди определенной их группы — «аулопородных кораллов»? Здесь, я думаю, дело не только в том, что аулопорида — одна из древнейших образывавших скелет групп кораллов и не только потому, что многие ругозы (и табуляты), особенно древнейшие, проходят в онтогенезе т. н. аулопородную фазу. Я думаю дело в том, что аулопорида и только она среди всех известных кораллов характеризуется самым простым морфологическим типом, что подтверждается не только простотой устройства скелета (достаточно сравнить ордовикских *Aulopora*, девонских *Ceratopora* и пермских *Sinopora*, чтобы в этом убедиться), но также простотой колониальных построек и экологической пластичностью.

Из интервала кембрий—нижний ордовик известен целый ряд обладавших скелетом форм, которые могут быть рассмотрены в качестве гипотетических предков кораллов. Из их числа, естественно, необходимо исключить все недостаточно изученные и происходящие из слоев неопределенного стратиграфического положения формы, например, *Protoaulopora ramosa* Vologdin, 1931, *Bija sibirica* Vologdin, 1932,

Mendoconularia lasherensis Rusconi, 1951. Не могут быть представлены предками кораллов организмы с пористым скелетом — *Coelenteratella antiqua* Korde, 1959, *Lenaella reticulata* Korde, 1959, *L. longa* Korde, 1959, *Hydroconus mirabilis* Korde, 1963, *Tuvaconus rarus* Korde, 1963 и *Dasyconus porosus* Korde, 1963 — т. е. в первую очередь все типичные *Hydroconozoa*.

Я думаю, что и описанные П. А. и Дж. С. Джеллами (Jell, Jell, 1976) из среднего кембрия Австралии формы под названием *Cothonion sympotatum* все же не следует признавать ругозами — в пользу этого явно не выступают ни фиброзная структура скелета, ни своеобразная крышечка с радиальными выступами, ни тип колонии, напоминающей водорослевые образования. *Lipopora lissa* и *L. daseia*, объединенные авторами в одно семейство с *Coelenteratella*, без днщц, но зато с 8—16 короткими, наподобие септ, гребнями. От типичных *Hydroconozoa* они четко отличаются отсутствием пор, что подчеркивается и в родовом названии.

Из нижнего кембрия Западной Канады установлены (Handfield, 1969) многочисленные удлиненные обломки колоний *Tabuloconus kordeae* Handfield, 1969, отнесенные автором к семейству *Gastroconidae* ? подкласса *Zoantharia*. Это формы с ламеллярной стенкой, многочисленными частыми днщцами, без пор, но и без ясных септ. Общий план строения этого организма имеет сходство с кораллами типа *Fletcheriella*, *Pycnostylus* или *Aphyllum* (я ни в коей мере не предполагаю их генетической близости, а обращаю внимание на то, что такой примитивный морфологический тип неоднократно проявлялся среди заведомых кораллов палеозоя).

Также из нижнего кембрия, но Аргентины, известна *Cloudina* ? *borreloi* (Yochelson, Herrera, 1974). Это мелкий организм, внешне напоминающий одиночные ругозы, с ламеллярным скелетом и без крышечки. Изучение топотипов *Cloudina hartmannae* Germs, 1972 (не касаясь их систематической принадлежности) показало, что формы из кембрия Аргентины, во-первых, существенно отличаются как от *Cloudina*, так и от *Cothonion* (на это обратили внимание и П. и Дж. Джелл), а, во-вторых, весьма напоминают гастроконид.

Наконец, из нижнего кембрия Тувы известны (Кордэ, 1963) одиночные прикрепленные *Gastroconus venustus* Korde, 1963 с двуслойным ламеллярным скелетом, без пор и септальных элементов.

Итак, в кембрии существовали организмы, имевшие ламеллярный непористый скелет и — пусть даже приближенное — сходство с *Anthozoa*. Они вполне удовлетворяют требованиям, которые могут быть предъявлены аулопороидным предкам ругоз.

Вероятно, прав был Р. Хэндфилд (Handfield, 1969), предложивший объединить в одно семейство *Tabuloconus* и *Gastroconus*, условно отнеся их к *Zoantharia*, а не к *Hydroconozoa*. Однако, отсутствие четких септальных элементов существенно отличает гастроконид от всех *Anthozoa* и может послужить основанием для их выделения (как наиболее вероятных предков скелетообразующих кораллов) в самостоятельный таксон ранга отряда *Gastroconida ordo* nov., равноценного аулопоридам, табулятам, ругозам (Ивановский, 1978). Вряд ли имеет смысл искать предков ругоз среди лихенариид — кораллов, обладавших прочной, чаще массивной, колонией и сложными фиброзными стенками.

В итоге представляется более вероятным предположить, что *Anthozoa* вполне могли появиться еще в венде (в кембрии некоторые их представители начали формировать скелет, в середине ордовика

возникли табуляты, ругозы, гелиолитондеи и, идя проторенным путем, сразу же начали строить скелет) и что дивергенция скелетообразующих Anthozoa в ордовике была такой же геохронологически «мгновенной», как сперва в венде, а потом в среднем триасе. Этому не будет противоречить ни один факт геологической летописи и в таком случае нет смысла искать гипотетических бесскелетных предков ругоз или скелерактиний.

Автор благодарен д-ру Дж. С. Джеллу (Университет г. Брисбен, Австралия) за топотипы описанных им кембрийских организмов, д-ру К. Б. Кордэ (Палеонтологический ин-т АН СССР, Москва) за возможность ознакомиться с типовыми материалами установленных ею видов Hydrozoopozoa и топотипами *Cloudina* из коллекции Г. Гермса, а также акад. Б. С. Соколову и д-ру Д. Л. Кальо за ряд ценных замечаний.

ЛИТЕРАТУРА

- Ивановский А. Б. Система кораллов (Anthozoa). — Палеонт. ж., 1978, 1, 25—30.
 Кордэ К. Б. Hydrozoopozoa — новый класс кишечнополостных животных. — Палеонт. ж., 1963, 2, 20—25.
 Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948.
 Соколов Б. С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Л.—М., 1955.
 Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. — Вестник АН СССР, 1976, 1, 126—143.
 Сытова В. А. О происхождении ругоз и их таксономическом ранге. — Палеонт. ж., 1980, 1, 14—19.
 Glaessner, M. F. The genus Conomedusites Glaessner et Wade and the diversification of the Cnidaria. — Paläont. Z., 1971, 45, 7—17.
 Handfield, R. S. Early Cambrian coral-like fossils from the Northern Cordillera of Western Canada. — Canad. J. Earth Sci., 1969, 6, 782—785.
 Jell, P. A., Jell, J. S. Early Middle Cambrian corals from western New South Wales. — Alcheringa, 1976, 1, 181—195.
 Scrutton, C. T. Early Fossil Cnidarians. — In: The Origin of Major Invertebrate Groups. London, New York, 1979, 161—207.
 Yochelson, E. L., Herrera, H. E. Un fossil enigmatico del Cambrico Inferior de Argentina. — Ameghiniana, 1974, 11, 283—294.

Палеонтологический институт
 Академии наук СССР

Поступила в редакцию
 22/VIII 1980

A. IVANOVSKI

RUGOOSIDE TEKKEST

Vanimad pehmekehalised ainuõssed ilmusid vendi ajastul. Kambriumi algul esimesi skeletti omavaid õisloomi, kel aga puudusid septid. Keskordoviitsiumis ilmusid geoloogiliselt väga lühikese aja vältel kõik peamised rugooside, tabulaatide ja heliolithoidide arengutüved.

A. IVANOVSKI

ON THE ORIGIN OF RUGOSE CORALS

The oldest, soft-bodied, Coelenterata appeared for the first time in the Vendian. At the beginning of the Cambrian the first skeletal forms of Anthozoa, without septa, like *Gastroconus* and *Tabuloconus*, existed. In the Middle Ordovician, all the main phylogenetical lines of Rugosa, Tabulata and Heliolithoidea appeared, but the divergence of skeleton-building Anthozoa in the Ordovician was geochronologically «abrupt» as it happened in the Vendian, and then in the Middle Triassic.