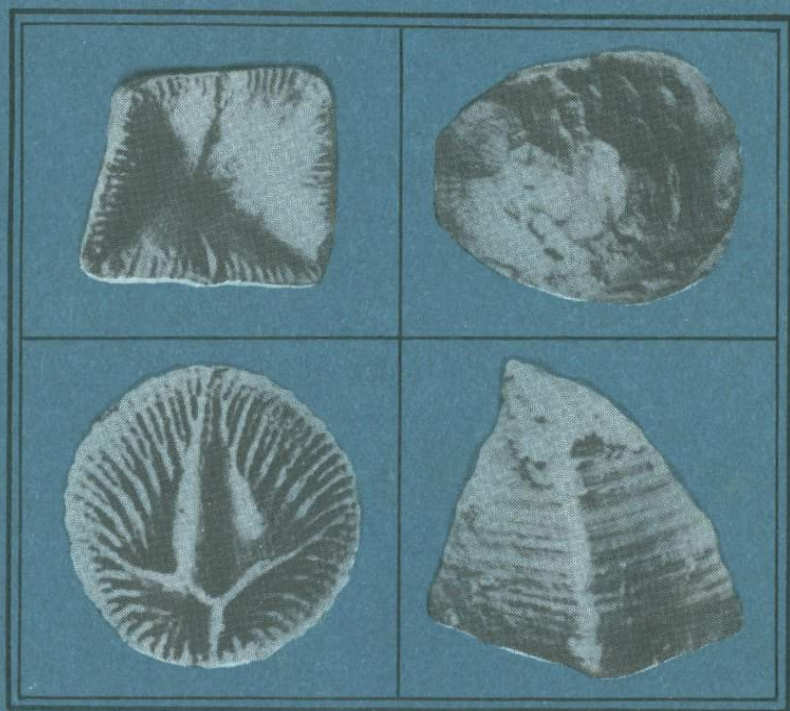


Ю. Я. ЛАТЫПОВ

Древнейшие одиночные кораллы и принципы их систематики



ИЗДАТЕЛЬСТВО • НАУКА •

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт биологии моря

Ю. Я. ЛАТЫПОВ

Древнейшие одиночные кораллы и принципы их систематики

Ответственный редактор
академик Б.С. СОКОЛОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1984



4318

Ю.Я. Л а т ы п о в. Древнейшие одиночные кораллы и принципы их систематики. — М.: Наука, 1984.

В книге рассматриваются фенотипические признаки ругоз, их изменчивость и история зарождения, эволюция и таксономическое значение. Впервые методологически обоснованы единые критерии таксономических исследований современных и ископаемых популяций. Показаны примеры установления пределов внутри- и межпопуляционной изменчивости.

Для палеонтологов, биологов, зоологов, систематиков.
Ил. 34, библиогр. 127 назв.

Рецензенты:

Е.В. Краснов, В.С. Левин

ПРЕДИСЛОВИЕ

Как известно, К. Линней был убежден в объективности и постоянстве видов, а Ч. Дарвин, напротив, не считал вид реальностью, признавая за ним лишь термин, удобный для обозначения очень сходных групп особей. Спустя более двух столетий биологи и палеонтологи продолжают выяснять все тот же вопрос: реален вид или это лишь выдумка таксономиста? До сих пор ведутся споры о тождестве "палеонтологического вида" и современного, возможности применения биологической концепции вида к исследованию ископаемого материала. Противоречия и неоднозначность в определении границ внутри- и межвидовой изменчивости порождают постоянные сомнения при выделении новых или расширении объема уже описанных видов.

Вместе с тем идентификация известных или установление новых видов как низших таксономических категорий крайне важны для практических и теоретических задач биологии, экологии и биогеографии, палеонтологии, палеоэкологии и стратиграфии — наук и отраслей, в которых без однозначного определения вида невозможны сколько-нибудь успешные исследования.

Реальность существования фоссилизированных остатков кораллов как членов бывших биологических совокупностей, смену множества поколений которых можно проследить при послойном анализе коралловых сообществ, позволяет выявить практически все характеристики, присущие виду как явлению природы, не менее полно, чем на современном материале. При этом биологическую концепцию вида, именно потому, что в ее основе лежат критерии репродуктивной изоляции, экологического и генетического единства, необходимо не противопоставлять, а всесторонне использовать при изучении совокупностей ископаемых кораллов. Единство или дискретность фенотипов кораллов, закрепленные в признаках их ископаемых скелетов, возможно выявлять и контролировать от начала до конца их истории, показывая тем самым реальность вида. Располагая всего лишь скелетами когда-то существовавших животных, кораллист-палеонтолог должен помнить, что эти скелеты несут следы влияния генотипа и окружающей среды. Результат действия этих двух сил закреплен в комплексе фенотипических признаков и особенностей, указывающих на большинство биологических свойств вида и его морфологических характеристик до мельчайших гистологических деталей.

Данная работа посвящена проблемам исследования ископаемых кораллов как членов популяций, отнесения различных фенонов к одному или разным таксонам, определения типа изменчивости ее формы и пределов. Она является третьей и завершающей из монографий, освещающих вопросы морфологии, изменчивости, эволюции и проблемы систематики древнейших одиночных кораллов. В первых двух (Латыпов, 1977, 1982) рассматривались отдельные группы цистифорных и диафрагматофорных одиноч-

ных ругоз Северной Азии, их особенности, направленность развития; проводилась оценка таксономических признаков, их изменчивости; ревизовались родовые таксоны; предлагались системы этих кораллов без показа получения и интерпретации данных, на которых была основана процедура классификации, т. е. предлагались готовые окончательные результаты. Эта книга посвящена всем одиночным ругозам, необходимости и возможности применения к ним принципов зоологической систематики. В ней показаны пути, которые приводят к окончательному результату при классификации ископаемых кораллов, методология их популяционной таксономии. Поэтому целью данной работы ставилось исследование древнейших одиночных кораллов на основе популяционного анализа, биологической концепции вида, принципов и методов зоологической систематики.

В связи с сформулированной целью основными задачами определились: фенотипический анализ и упорядочение конкретных выборок ругоз; исследование морфологических характеристик ругоз, их исторического развития, значимости как таксономических признаков; установление пределов возрастной, внутривидовой и межвидовой изменчивости; исторический обзор проблемы вида у кораллов; обоснование таксономических решений на видовом уровне; методология классификации ругоз.

Популяционный анализ начинался с выяснения численности, размерных соотношений, качественных и количественных фенотипических особенностей, возрастной изменчивости, особенностей жизненного цикла и зрелой стадии онтогенеза особей из заведомо прижизненного населения ругоз на плоскости напластования или субстрата в биогерме или биостроме. Затем определялись картина изменчивости, особенности жизненного цикла и зрелой стадии особей населения (Тесаков, 1978). Совокупность, а иногда и одно население представляли популяцию. Таким образом, популяционный анализ и установление картины внутри- и межвидовой вариативности величин признаков и их пределов выявляли сумму признаков и особенностей, которые характеризовали популяции обладавшие или родством генофонда (не имевшие разрывов в комплексе признаков и отличий в ходе онтогенеза членов популяций), или его дискретностью (с явными разрывами комплексов признаков и их особенностей, принципиально отличными онтогенезами членов популяций). При этом мера морфологического сходства или различия сама по себе служила лишь первым основанием для заключения о возможности или отсутствии репродуктивной изоляции. Далекое не всегда масштаб и характер морфологического сходства или различия выступали решающим критерием родства или его отсутствия. Только после всестороннего анализа популяций с учетом статистических данных следовало решение об отнесении популяций к одному или нескольким видам.

Благодаря такому подходу у вида выявлялся весь комплекс признаков и особенностей, его границы расширялись, становясь в то же время более четкими и однозначными. Совокупность популяций, несмотря на значительную географическую и хронологическую разобщенность локальных популяций, показывала себя как сложно организованная система с единым типом организации наследственной основы, качественной особенностью, экологией, стабильностью частот встречаемости полиморфных форм, способностью поддерживать устойчивое физиологическое состояние у всех членов системы при очень изменчивой внешней среде. Все это указывает на реальность вида во времени и пространстве именно как биологического явления, целостной природной системы.

Материалом для работы послужили многолетние полевые исследования органического мира палеозойских морских бассейнов на территории Северо-Востока СССР, Сибирской платформы и Подолии, а также биологии и систематики современных кораллов и рифовых сообществ тропической зоны Мирового океана. Автором изучены морфологические характеристики и изменчивость кораллов обширной коллекции, собранной более чем в 500 послонных ископаемых коралловых сообществах и с 52 разрезов, 50 станций 14 рифов Тихого и Индийского океанов. Обобщены и переосмыслены данные ранее опубликованных работ, посвященных проблемам терминологии, морфологии, изменчивости, эволюции и систематики кораллов.

Данная работа по объему не может претендовать на исчерпывающую полноту освещения затронутых вопросов и тем более на безапелляционность приводимых в ней положений и выводов. Мне хотелось показать необходимость и возможность изучения древних популяций, лишенных некоторых характеристик и взаимосвязей, присущих ныне живущим совокупностям особей, возможность их сопоставления и получения общих ответов для развития теории эволюции и классификации. Остается надеяться, что какие-то зерна истины в этой работе все же имеются и, если число сторонников популяционного анализа, биологического подхода к изучению древней жизни вообще возрастет, автор будет сознавать задачу выполненной.

Считаю приятным долгом выразить признательность и благодарность Б.С.Соколову, а также Л.С.Гликману, А.И.Пудовкину, А.В.Жирмунскому, Е.И.Шорникову (Институт биологии моря, Владивосток), А.Б.Ивановскому (Палеонтологический институт, Москва), В.А.Красилону (Биолого-почвенный институт, Владивосток), Е.В.Краснову (Дальневосточный геологический институт, Владивосток), М.В.Шурыгиной (Уральское территориальное геологическое управление, Свердловск), способствовавшим замечаниями и советами успешному завершению работы.

Рисунки выполнены автором и Э.С. Шорниковой, которой также выражаю искреннюю благодарность. Исследованные кораллы хранятся в коллекциях № 482, 556, 593, 704 Центрального сибирского геологического музея, Новосибирск, СО АН СССР.

Глава 1

ПОСТАНОВКА ВОПРОСА

ЧЕТКОСТЬ ФОРМУЛИРОВАНИЯ ЦЕЛИ
И ОГРАНИЧЕНИЕ ЗАДАЧ ПРИ ЕЕ ДОСТИЖЕНИИ

Невозможно перечислять здесь все работы, посвященные проблеме вида, принципиальным отличиям между видовыми концепциями в палеонтологии и биологии, полной адекватности современных и ископаемых видов. Все эти исследования хорошо известны. Не намереваясь увеличивать количество таких работ еще на одну, считаю своим долгом доказать, что многих недоразумений по этой проблеме удастся избежать, если любую таксономическую работу будут предвзято четкая постановка проблемы, формулирование цели, методологическая продуманность понятий и определений, отказ от предвзятости "палеонтологической специфики" исследований.

Особенность и проблема палеонтологии заключаются не в проблеме вида. Ископаемые виды были независимо от наших представлений и концепций, они существовали и развивались как большое число популяций в пространстве и времени. У исследователя древних кораллов эти популяции представлены выборками, сериями выборок отстатков некогда живших животных, а теперь мертвых камней-скелетов.

Проблема — суть сомнений палеонтологов, его беда, а не вина — заключается в том, что он имеет дело с "мертвыми камнями", образцами, а не с бывшими членами реальных сообществ особей, населявших древние моря; эти образцы не могут нести той информации, которая содержится в современных сообществах со всеми их связями и особенностями. Усугубляется эта беда и тем, что сомнения и все силы исследователя фокусируются на обработке выборок, образцов, отнесении их к одному или другому таксону, т. е. на определении или в отнесении к одному или нескольким таксонам, т. е. на установлении родственных отношений и классификации. Иными словами, все сводится к утилитарному наведению (созданию) "порядка" в этих образцах (выполнению лишь первого этапа таксономической работы), тогда как должны отыскиваться особенности, отношения животных в бывших сообществах и, наконец, выясняться их родственные связи или отсутствие таковых, т. е. понимание, а не навязывание порядка (системы). И лишь после этого "образцы" можно возводить в ранг таксономических категорий. Естественно, когда целью становится определение органических остатков, необходимо руководствоваться задачами и методами, достаточными для достижения этой цели, а при классификации ископаемых организмов ставятся совершенно другие задачи и используются иные методы. По складу человеческого мышления опре-

делять склонны и могут все, хорошо определять любую группу организмов легко научить квалифицированного лаборанта, закодирав на перфокарты признаки организмов определяемой группы. Хороших систематиков всего лишь десятки, а систематиков-теоретиков знают наперечет. На практике часто цели определения и классификации объединяются, определительские ключи и схемы представляются как систематические схемы, классификации делаются во имя классификаций, без постановки целей, без определения средств, а поэтому со смешением всех средств и методик.

Из-за несовпадения "точек зрения" систематика и признаков, присущих классифицируемым объектам, появляются "виды систематиков", соответствие которых биологическим естественным совокупностям — видам превращается в недостижимый идеал. Методологические ошибки этих различных процедур с полным знанием дела обсуждал Э. Майр (1971, с. 85): "Процедура определения основана на дедуктивном мышлении. Исследователь располагает определенным набором таксонов (классов) и пытается найти место исследуемого экземпляра в одном из них. Если это удалось, экземпляр определен. При определении имеют дело с особями. Процедура же классификации индуктивна. В отличие от определения, когда имеют дело с несколькими признаками (в идеале с одним-единственным), при классификации рассматривают и оценивают множество признаков (в идеале — все признаки). При классификациях имеют дело с популяциями и с совокупностями популяций. Развитие таксономии в значительной мере было направлено к тому, чтобы разделение этих двух совершенно различных операций стало как можно более четким. Тот, кто пытается объединить классификацию и определение в одну операцию, обязательно запутается и потерпит неудачу и в том, и в другом". Также потерпят неудачу те, кто будет разграничивать "палеонтологический" и "биологический" виды: не уяснят четко термины "фенон", "популяция", "таксон" и "категория" в их логической взаимосвязи; не будут четко определять цели систематики и популяционной биологии или станут их смешивать.

Для того чтобы сдвинуть таксономическую работу с мертвой точки, необходимо снять неясность в постановке самого вопроса, методологической непродуманности, в нашем случае понятия "классификация кораллов", результат которых — порой бессознательное смешение различных точек зрения на этот вопрос.

Если мы решили создать определитель для какой-то группы кораллов, то нашей целью будет такая таксономическая работа, по которой можно определять таксоны виды, роды и т. д. Наши задачи при этом — отобрать и проверить наиболее удобные и диагностические признаки, а затем разграничить и расположить их таким образом, чтобы путем последовательного выбора альтернативных признаков обеспечить надежное определение. При ревизии целью выступает создание хорошо сбалансированной и обоснованной классификации ревизуемой группы организмов. В первоочередных задачах такой работы будет изучение всех типовых экземпляров и видов, включенных в данный таксон, оценка признаков и определение рангов таксонов. В популяционной таксономии наша цель — выяснение отношений между организмами на уровне расы и вида и их формальная классификация. Основные задачи при этом: полевой сбор большого количества материала из многих областей по всему ареалу; распределение особей по фенонам и фенонов по популяциям; анализ структуры популяции, оценка ее изменчивости, установление границ и величин разрывов последней; отнесение популяций к видам. Как видно даже из

этого краткого перечня задач, они совершенно различны во всех трех примерах. Естественно, также различны методы и средства, необходимые для выполнения этих задач. Если в первом случае нам достаточно, например, девонских ругоз какого-нибудь одного региона и уже готовой таксономической схемы, то в другом случае просто невозможно выполнить намеченное без коллекций, хранящихся в различных музеях мира, а в третьем случае не обойтись без полевых наблюдений и сбора большого количества материала, проведенных самим исследователем.

Четкое и точное формулирование цели, выяснение методологических предпосылок, определение задач, методов, как и их обязательное ограничение, предопределяют в значительной мере успех исследования. Цель любой таксономической работы вытекает из понимания огромного многообразия живых организмов, истоков его происхождения и поддержания.

ОТКАЗ ОТ "ОСОБЕННОСТЕЙ ПАЛЕОНТОЛОГИИ" В СИСТЕМАТИКЕ

Необходимость единства в понимании концепции биологического вида для современных и ископаемых организмов неоднократно отмечали известные систематики Неймайр, Имбри, Сильвестр-Бредли, Симпсон, Майр. В последнее время было показано, что биологическая видовая и популяционная концепции одинаково применимы на современном и палеонтологическом материале и открывают широкие возможности при использовании всего комплекса биологических методов (Sylvester-Bradley, 1958; Эйнон, 1968; Красилов, 1976; Ивановский, 1976; Тесаков, 1978; и др.). Предполагалось, что осознание "дуализма концепции вида" — вида систематика и вида как биологического явления поможет избежать многих недоразумений (Simpson, 1943; Майр, 1971; Dobzhansky, 1972; Грант, 1980).

Вероятно, немногие станут оспаривать, что вид в систематике воспринимается прежде всего как единица классификации и служит для удобства и возможности использования. Но лишь в том случае, когда систематик руководствуется теми же признаками, что и особи при распознавании своих партнеров (к примеру характер и продолжительность световых вспышек у светляков) (Barber, 1951), а разрывы в изменчивости, используемые для распознавания таксономических видов, совпадают с разрывами, которые разграничивают биологические виды, таксономический вид оказывается синонимом биологического. В этих случаях теоретические построения, основанные на таких таксономических схемах, будут верными, а практические работы успешными. И опять проблема состоит не в том, какая концепция вида лучше и существуют ли "виды систематиков", "палеонтологические виды" отдельно от "биологического" вида, а в том, насколько в своих таксономических построениях мы сможем приблизиться к определению, правильному и четкому обособлению естественных природных группировок организмов — биологических видов, насколько верно сможем открыть природную взаимосвязь группы объектов и их иерархический порядок, а не навязать им, построить "удобную" для нас систему.

Особенность таксономии в палеонтологии состоит в том, что во-первых, мы имеем дело лишь со скелетными остатками организмов; во-вторых, всегда необходимо убедиться, что найденные остатки, если изучать их на популяционном уровне, захоронены на месте обитания, а если нет, насколько повреждено и искажено первоначальное сообщество; в-третьих, в большинстве случаев мы изучаем линейные выходы на поверхность какого-то

пласта, содержащего ископаемые остатки, а не площадные, как при изучении современных животных, и, наконец, палеонтолог никогда не сможет проверить экспериментально выводы относительно репродуктивной изоляции выделенных видов. В остальном, как и в большинстве биолого-зоологических работ, таксономические исследования приходится начинать с выборки и разделения групп на феноны, руководствуясь теми же методами. Основные данные, получаемые любым таксономистом, также основываются на морфологических, анатомических и физиологических признаках, а не на исследовании хромосом, свойств белков и других подобных признаков, которые только подтверждают ранее полученную классификацию.

Большинство исследований современных кораллов проводится по трансекте, т. е. вдоль 100-метровой размеченной линии, проведенной в определенном направлении через зоны рифа. Площадные исследования проводятся лишь на некоторых участках трансекты в квадратах 1 X 1 или 5 X 5 м. Так что в этом смысле линейный выход пласта не что иное, как та же трансекта, а когда мы видим выход плоскости пласта на поверхность, то располагаем такой же возможностью площадного исследования поселений кораллов, как и исследователи современных рифов (Волкова и др., 1978; Тесаков, 1978). Специалист, изучающий современные кораллы, наблюдает мгновенный срез из объемной картины существования и развития таксонов, а систематик-палеонтолог может проследить вид из слоя в слой за многие миллионы лет его существования, в этом его неоспоримое преимущество. Хотя отсюда и основные сомнения и в большой степени так называемая проблема вида в палеонтологии. Предлагались даже различные термины для видов, представляющих условно ограниченный отрезок эволюционного ствола: *successional species*, *paleospecies*, *фратрия* и т. д., так как "палеонтологический вид" якобы существовал в трехмерной объемной модели в отличие от плоскостной — современных видов. Биолог сегодня изучает действительно вид в двухмерной мгновенной плоскости. Но исследуемый организм, принадлежащий к определенному виду, был вчера, есть сегодня и будет завтра. Как член вида он был десятки лет назад и вполне может процветать в будущем. Генетический анализ полиморфных полос раковин улитки *Seraea nemoralis* как вида проводился более 50 лет. Этот же вид существовал тысячи лет назад с постоянной генной частотой полиморфных раковин, такой же, как у сегодняшних и полувекковой давности улиток. Ниже будут приведены примеры существования 2000 поколений одного вида другой улитки и доказательств существования вида семи стратиграфически и географически разобщенных популяций одного вида кораллов в течение многих миллионов лет.

Вид как биологическая группа особей, обладающих морфологическим сходством и общими наследственными признаками, иначе и не может существовать, как в пространстве и времени, — это один из существенных его признаков. Даже организмы-однодневки существуют, воспроизводятся и сохраняются как единое целое — вид — довольно продолжительное время. Значит, проблема существования вида во времени опять не особенность одной лишь палеонтологии и вообще это не особенность и не проблема какого-то типа вида, а наша способность уметь или не уметь разграничить во времени один вид от другого или доказать, что это один вид. Снова это только проблема определения или классификации.

Симпсон (Simpson, 1961) писал, если бы палеонтологические данные были полные, то мы никогда не смогли бы различить эволюционные (последовательные) виды и, начиная от современного человека, могли бы проследить весь ряд до ископаемой протисты под одним видовым наз-

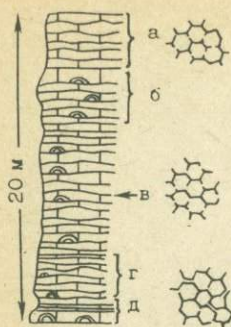


Рис. 1. Стратиграфически последовательные популяции табулят с филогенетически развивающимися генерациями соединительных образований

Колонии: а — со стенными порами, б — со стенными порами и единичными угловыми порами, в — с угловыми и стенными порами, г — с единичными солениями, частыми угловыми и редкими стенными порами, д — с солениями и угловыми порами

ванием *Homo sapiens*. Вероятно, это и удалось бы, если руководствоваться лишь филетическими критериями, да и то, лишь в том случае, если говорить об эволюционных изменениях вида. Но, коль скоро речь идет о видообразовании (ряде последовательных видов), а вид принимается как естественное

репродуктивное сообщество с экологическим и генетическим единством, то руководствоваться при разграничении и ископаемых, и современных видов необходимо этими вполне достаточными критериями.

Именно при наличии абсолютно полных палеонтологических данных вряд ли удалось бы проследить вид — непрерывный ряд от древней протисты до ныне живущего человека. Виды существовали и существуют в пространстве и времени как множество интегрирующих популяций. Популяции, в свою очередь, представлены множеством особей, каждая из которых может быть подвержена мутационному процессу, вызывающему различия фенотипических признаков. Прослеживая за интеграциями фенотипов, мы рано или поздно столкнемся с ясно выраженной прерывистостью в характере изменчивости фенотипических признаков. И даже в случае симпатрического замещения одного вида другим, в морфологических признаках и генетическом комплексе старого и нового видов, имелся бы дискретный разрыв, а в эволюционной линии возникли бы коренные качественные изменения. Ю.И. Тесаков (1978) в нижневенлокских отложениях Сибирской платформы выявил последовательные изменения в ряду табулят *Multisolenia-Sapporipora* (рис. 1). От исходной формы *M. tortuosa* Fritz, которая обладала солениями и угловыми порами, вначале появились колонии, обладающие единичными стенными порами; затем колонии, у которых, наоборот, солении представлены единично, а угловые и стенные поры — хорошо; затем идет массовое развитие колоний, у которых стенные поры постоянны, а угловые единичны. Заканчивают этот ряд колонии, обладающие только стенными порами. В последовательности этого ряда не приходится сомневаться, так как прослежен полный переход от одной формы к другой в количественном и качественном отношении всех признаков. Тем не менее между отдельными последовательными популяциями имеются четкие разрывы, а исходная и конечная формы качественно глубоко различаются. Естественно, что эволюция и видообразование не могли происходить лишь за счет преобразования (замещения) одного вида другим. Ряд протиста—человек при всей его эволюционной последовательности, даже направленной, сохранил множество и замещенных, и дивергирующих, и сливающихся видов, не говоря уже о многих боковых и тупиковых ветвлениях.

Диаграммы последовательного видообразования (Simpson, 1961; Грант, 1980) носят, по-моему, идеализированный характер. Они представляют эволюцию вида "нормальной кривой", которая ограничивает "генерирующее во времени непрерывное тело", рис. 2. В этом "теле" процесс становления видов выглядит настолько однородным, что при разграничении

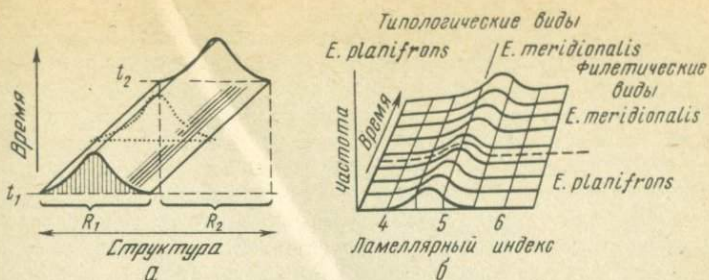


Рис. 2. Схемы последовательного видообразования и критерии разграничения видов *а* — подразделения в родословной последовательных видов (по Simpson, 1961). Признаки с частично совпадающими пределами вариаций в единой изменяющейся родословной. Вариации популяций символизируются нормальной кривой, генерирующей в некотором времени единым телом как изменяющаяся структура. Во время T_2 пределы R_2 отчетливо выходят за пределы R_1 во времени t_1 . Рассматриваемые популяции произвольно разделяются в промежуточном времени (пунктирная кривая) на различные виды; *б* — филетические направления в линии ископаемых европейских слонов (*Elephans planifrons* — *E. meridionalis*). Ламеллярный индекс служит мерой количества эмали на коренных зубах. Филетические виды соответствуют последовательным видам, а типологические виды — таксономическим (по Грант, 1980)

видов такие свойства, как "артистизм", "игра фантазии" и др. становятся необходимыми канонами таксономиста. Предполагая абсолютно последовательные эволюционные изменения популяций без всяких отклонений и дискретности, мы ставим перед эволюцией невыполнимые задачи.

Как известно, главными эволюционными силами служат мутации, поток генов, естественный отбор и дрейф генов. Первые два фактора создают изменчивость, два других — ее сортируют. Вероятность того, что одни и те же мутации в одинаковой последовательности будут происходить даже в двух популяциях, равна нулю (Майр, 1974). В конечном счете изменчивые фенотипические признаки или уничтожаются стабилизирующим отбором, или закрепляются в новом адаптивном сочетании генов в данной популяции. Любые не видообразовательные изменения отдельных особей или популяций, каких бы они не касались характеристик, будут входить в пределы возможности вида, определяемые генофондом. При стрессовых воздействиях среды вид, в лице особей его представляющих, способен выдержать многократные изменения величин его признаков. Способность формировать в скелете одного и того же коралла и небольшие цистиформные, и очень крупные диафрагматоформные пластинки днщ (признаки, обособливающие по крайней мере различные семейства); 20–40-кратные изменения величин отдельных признаков — все это укладывается в один ряд изменчивости, так как характеризует один вид (см. ниже анализ популяций *Holmophyllum dentatum* раздел 4.2). Ни о каких границах и разрывах в ряду количественных и качественных преобразований говорить в данном случае не приходится, хотя наблюдаемые изменения происходили в популяциях, разделенных сотнями километров и миллионами лет.

Тесаков (1978) проследил появление мутантного признака (возникновение септального шипа) у кораллов *Favosites gothlandicus mut. septata* в 24 последовательных популяциях в лудловских отложениях Подолии. Фенотипические признаки кораллов всех популяций в течение всего миоценовского времени (несколько миллионов лет) укладывались в непрерывный ряд с признаками исходной формы *F. gothlandicus* Lam. В даль-

нейшем мутанты, не получив какой-либо изоляции, в пределах Приднестровья были сивелированы с исходной формой. И в этом случае внутри вида хоть и происходили в течение длительного времени "отклонения от нормы", но они так же остались в пределах изменчивости вида, не выявляя в ней перерывов. Таким образом, как будто бы получаются развивающиеся во времени "непрерывные тела", если представить существование этих двух видов графически. Да, искать границы и разрывы внутри этих тел безуспешно, но также нет никакого основания утверждать в этих случаях видообразование. Если образуется новый вид, значит, устойчивая мутация в конце концов сменяет исходную форму, возникают интегрированный генный комплекс и, следовательно, дискретные фенотипические признаки. По разрыву этих признаков и определяется (но не устанавливается игрой воображения) граница старого и нового видов. Граница в логическом и в биологическом смысле обозначает предел и подразумевает линию раздела.

Мы вправе и, скорее всего, должны разграничивать пути видообразования, но, наверно, не стоит при этом один и тот же вид наделять несколькими эпитетами (Кейн, 1958; Грант, 1980, и др.), делать виды зависимыми от различных концепций и времени существования. Палеонтологический, последовательный, морфологический и другие подобные "виды" суть не особые явления природы и видообразования — это наши "особые" критерии определения целостных природных совокупностей, для которых придумано знаковое выражение "биологический вид". Процесс видообразования и разграничения видов можно схематически изобразить в виде ствола веточек-популяций (Dobzhansky, 1955).

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ — ОСНОВА ИССЛЕДОВАНИЯ

Совершенно необычная изменчивость кораллов обязывает собирать и наблюдать колоссальный материал, прежде чем делать однозначные выводы. Для того, чтобы выполнить хорошую таксономическую работу по современным кораллам, необходимо провести под водой тысячи часов, собрать тысячи экземпляров кораллов с сотен станций на десятках рифов. Лишь в этом случае возможно представить картину изменчивости таксона и определить ее границы. Примерно то же необходимо проделать и с ископаемыми кораллами. Тем более, что ископаемые сообщества ругоз обладали чертами, присущими устойчивым высокопродуктивным экосистемам, таким, как современные коралловые рифы (большое количество органического вещества, высокое видовое разнообразие, узкая специализация по нишам и т. п.) (Одум, 1975). Сообщества ругоз входили в кораллово-строматопоровые экосистемы (Латыпов, 1979), были однородными по таксономическому составу и набору жизненных форм, имели высокий показатель видового разнообразия, немногие виды-доминанты с высокой плотностью и множество видов с небольшой плотностью. Из 30 видов (половина всех ругоз Сибирской платформы) в биостромах доминировали лишь немногие. Из 170 собранных остатков ругоз одного биострома 38,8% экземпляров приходится на один вид, остальные — на 22. На долю доминантов (три различных вида) приходится от 20 до 64% общего количества экземпляров.

Каждая палеопопуляция¹ характеризовалась своей структурой, динами-

¹ Применяя термин "палеопопуляция", автор не имеет в виду какие-то особые свойства этих популяций в сравнении с ныне живущими, кроме их древнего существования. Послойная последовательность палеопопуляций позволяет проследить изменение вида во времени.

Таблица 1

Внутривидовая иерархия и последовательность изучения кораллов (по материалам XIV Тихоокеанского научного конгресса 24 августа 1979 г.)

Ч. Верон (Австралия)	В. Златарски (Болгария)	Ю. Латыпов (СССР)	Ю. Тесаков (СССР)
Кораллит	Кораллит	Особь	Бионт
Коралл	Коралл	Население	Колония
Полиморфный Коралл		Полиморфные формы	Морфа экологическая
	Популяция	Популяция	Популяция
Экоморфа	Экоморфа	Форма	
Подвид	Подвид	Подвид	Подвид
Вид	Вид	Вид	Вид

кой, плотностью, характером и особенностями внутри- и межпопуляционной изменчивости по аналогии с таковыми характеристиками современных популяций (Тимофеев-Ресовский, 1973). Так, численность особей была наибольшей в центре ареала, наибольшая изменчивость также отмечалась в центре ареала и в центре каждой популяции, а не на их периферии. Если в центре ареала максимальная ширина базального слоя в популяции цистиформных кораллов превосходила минимальную в пять раз (пятикратная изменчивость), то на периферии — вдвое меньше. Прямо зависит изменчивость этого же признака и от численности популяции. Несколько десятков экземпляров показывают 7-кратную изменчивость, более представительная популяция показывает уже более чем 10-кратную изменчивость. Величина, характер популяции, численность ее особей и прочие свойства популяции данного вида определяются его биологическими особенностями. Их выявление возможно лишь на основе большой, последовательно маркированной коллекции, дающей в этом случае возможность установить пределы внутривидовой изменчивости и приступить к критическому таксономическому изучению кораллов.

Решение этих задач нереально без биологического подхода, в нашем случае без популяционного анализа. Вот, вероятно, почему четыре специалиста, занимающиеся изучением и классификацией различных групп (Ч. Верон — современные склератинии, В. Златарски — современные и ископаемые склератинии, Ю. Латыпов — ругозы и акропоры, Ю. Тесаков — табуляты), абсолютно независимо в основу своих исследований положили популяционный анализ и всестороннее изучение изменчивости кораллов. Они впервые встретились на XIV Тихоокеанском научном конгрессе (Хабаровск, 1979) и сразу же пришли к единому мнению относительно корреляции внутривидовой иерархии и последовательности изучения кораллов при популяционном анализе (табл. 1).

ЧИСТАЯ МОРФОЛОГИЯ, ФЕНОТИП ИЛИ РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

Известное свойство человеческого мышления — отыскивать сходство и различия в наблюдаемых фактах и явлениях, размещать их по определенным категориям — заставляет нас отыскивать или просто замечать признаки, при помощи которых мы узнаем знакомые или одинаковые предметы и познаем незнакомые. Это свойство — установление различия или сходства — одно из первых моментов познания. Познавая вещь, явление, мы выявляем, чем они отличны от других вещей и явлений и чем они с

ними сходны. Различие предполагает обособленность, устойчивость, размещение на группы (классы), сходство — совпадение, объединение в группы. Установление сходства предполагает определение количественных и качественных признаков объекта, его параметров и свойств, определение его места в иерархии структурных уровней. Понятие "признак", как его дает генетический словарь (Ригер, Михаэлис, 1976), предполагает морфологическое или физиологическое свойство, которое развивается в результате действия генов и внешней среды. Полосатая шкура тигра и пятнистая леопарда — это не только красивые охотничьи трофеи или дамские манто — это прежде всего признаки, обособляющие разные виды кошек, позволяющие легко их различать. Эти признаки указывают на различие адаптивных ниш, генов, управляющих окраской мехового покрова этих животных. В комплексе с другими морфологическими, этолого-экологическими признаками они покажут явную репродуктивную изолированность между видами *Felis tigris* и *F. pardus*.

Строение организма и его форма, совокупность жизненных процессов и функций этого организма и его способ жизни, другими словами морфология, физиология и поведение, — все это внешне видимые проявления организма. Каждый раз, когда мы наблюдаем комплекс этих признаков, мы имеем фенотип — сумму свойств какой-либо особи на определенной стадии развития, сформировавшихся под воздействием генотипа в окружающей среде. Генотип и среда обуславливают все живое на Земле и его разнообразие. Вряд ли можно найти хоть один признак в любом организме, который не находится в некоторой степени под влиянием генотипа (Ауэрбах, 1968). Один и тот же генотип при различных факторах среды может давать несколько отличные фенотипические признаки, но они будут находиться в пределах изменчивости таксона. Различные, репродуктивно изолированные генофонды будут давать фенотипические признаки с явным разрывом в их величинах или комплексах. Разрывы эти, как показала практика таксономии, всегда можно выявить при помощи морфологических, экологических, этологических признаков, не прибегая к белковому, хромосомному или другому подобному анализу.

Всеобъемлющая детерминированность и зависимость фенотипических признаков от генотипа дают таксономистам достаточные основания для получения доказательств таксономического единства или репродуктивной изоляции различных популяций. Фенотипические проявления признаков различных популяций, имеющих четкий разрыв в их комплексах, указывают в подавляющем большинстве случаев на дискретность генофондов. Популяционной генетикой и экспериментами по скрещиванию это доказано не один раз. Нет никаких оснований уповать лишь на репродуктивную изоляцию и генетические изыскания в целях систематики, тем более что факт репродуктивной изоляции не всегда факт видового статуса (Коновалов, 1971), а вся система животного мира построена прежде всего на морфологических признаках и уже потом в редких случаях проверена популяционно-генетическими исследованиями. Последние, как правило, лишь подтверждают сделанные ранее выводы или разрешают возникшие сомнения. К тому же существует множество популяций различных видов, контакты между особями которых совсем невозможны, хотя бы из-за их пространственной разобщенности (известно много и других причин). Проверка таких особей и популяций на репродуктивную изолированность или фертильность может быть воспроизведена лишь в опыте, а это в любом случае предполагает предварительную идентификацию, т.е. неизбежное обращение к морфологическим признакам.

Может показаться, что автор призывает вернуться к уровню система-

тики XIX и начала XX в. — к морфологической концепции вида. Отнюдь, я не утверждаю, что только морфологические отличия должны служить решающим критерием установления видового ранга. Но никто не будет серьезно возражать, что степень морфологических различий не что иное, как побочный продукт генетической прерывистости. И чем выше степень этих различий и явнее намечающийся разрыв, тем больше вероятность, что этот разрыв морфологических признаков результат репродуктивной изоляции. Случаи же с явными морфологическими различиями между особями и популяциями одного вида становятся понятными после изучения внутривидовой изменчивости и установления ее пределов. И тут вслед за Майром (1968) необходимо подчеркнуть, что "степень морфологического различия совершенно бесполезна в качестве таксономического критерия видового статуса до тех пор", пока не изучена досконально популяция и изменчивость внутри ее, а интерпретация морфологических данных не ведется на биологической основе вида и популяционной теории. Именно эти положения заставят палеонтолога принимать однозначные решения: относить морфологически разные формы, найденные в одном обнажении (слое), к разным таксонам или считать их внутривидовыми вариациями.

Как нет двух идентичных особей даже в случае однойцевых близнецов, так нет двух абсолютно морфологически сходных видов. Даже явные виды-двойники, имеющие экспериментально доказанную репродуктивную изолированность, отличаются морфологическими особенностями. Примеры "хорошо изученных" групп видов-двойников, приводимые как факты очевидной уязвимости чисто морфологической концепции вида, все-таки показывают, что действительно хорошо изученные морфологические признаки обязательно укажут на явный морфологический разрыв как следствие дискретности генофондов, вплоть до "различных полос в хромосомах слюнных желез". Например, сначала полагали, что два вида дрозофил, различающиеся по хромосомам слюнных желез, были морфологически идентичны. Позже обнаружили, что число зубчиков на половых гребешках у самцов одного вида больше, а размеры крыльев меньше, чем у самцов другого вида (Майр, 1968).

Другой пример. Эксперименты по скрещиванию видов-двойников малярийных комаров к однозначным результатам не привели, тем более что два вида до сих пор не удалось скрестить в естественных условиях. И после "30 лет исследований наилучшими среди известных морфологических отличий" между этими видами *Anopheles* остаются разноокрашенные яйца, которые совершенно не сходны у всех шести видов комаров. Впоследствии были обнаружены и другие морфологические различия. А диагностическими признаками распознавания комаров в данной местности служит число и ветвистость волосков на конечностях у личинок, но не известные характерные особенности в генетическом аппарате (Майр, 1968). Тщательный анализ качественных морфологических особенностей и изменчивости особей популяции позволит выявить специфические четкие признаки различия и их величины, а также многие мелкие отличия, комплекс которых, детерминированный определенным генофондом, присущ только определенному таксону. Всем организмам, обособленным в разные или объединенным в одинаковые виды, присущи только им уникальные комплексы признаков.

Разнообразие всего живого на Земле во все времена воспринималось и воспринимается нами по необычному разнообразию морфологических и этологических особенностей (признаков). Это прежде всего форма, размеры, окраска, наличие мехового или перьевого покрова, чешуи, раз-

личного рода звуки и песни (от трубного крика слона до шипенья змеи) и т.д. Многовековая практичность и живучесть морфологических методов говорит сама за себя. Плохая методика, особенно в систематике, столь долго жить не смогла бы. А объясняется это тем, что морфологические (фенотипические) признаки включают богатейшую биолого-генетическую информацию об организмах и виде в целом. Фенотипические признаки несут следы влияния и генотипа, и окружающей среды. В этом смысле они дают исследователю в некоторой степени большую информацию, чем одни генетические признаки.

Каждый экземпляр любого животного несет в себе большинство признаков и сведений, характеризующих вид в целом, которые всегда обнаружит достаточно подготовленный специалист. Анализ гемоглибинов тихоокеанских лососей и нескольких групп генетически мономорфных белков у других видов животных показал, что виды по этим признакам столь же дискретны и уникальны, как и особи разных генотипов по той или иной системе генетического полиморфизма. "Видовые признаки ведут себя как целостные генетические единицы, показывая простое суммирование родительских типов ... следовательно, в таких случаях уже одна особь несет видовую генетическую информацию" (Алтухов, 1974, с. 177). Такие "мелочи", как щетинки и шипики членистоногих, генетически обусловленные и формирующиеся в ходе их линьки, концентрируют в себе информацию о гормональной, нейросекреторной деятельности и ее связи с формированием этих щетинок (Заренков, 1976). Наконец, даже хромосомы генетики различают морфологически.

Таким образом, автор ратует за морфологию не саму по себе, а рассматривает ее как результат приспособления к окружающей среде каждого конкретного организма (таксона, вида), выраженного в его фенотипе. Масштаб и характер фенотипических различий используется только как первое основание для заключения возможности установления наличия или отсутствия репродуктивной изоляции. Более того, ниже будет показано, что выводы о вероятности родственных связей или их отсутствии, сделанные лишь на основе морфологического сходства или различия без анализа других факторов, будут не только поспешны, но и глубоко ошибочны.

Морфологические, анатомические, гистологические, цитологические и любые другие признаки и критерии, используемые изолированно или предпочтительно один другому, не приведут к положительному и тем более однозначному результату по маркировке вида.

Четкость постановки таксономических работ любого уровня, определение задач, методов работы и их ограничение, биологическая основа, выявление разрыва или его отсутствия в комплексе фенотипических признаков или их специфических особенностей как указания на родство или дискретность генофондов, популяционный анализ и доскональное изучение изменчивости популяций — вот необходимая и достаточная база для исследования современных и ископаемых кораллов. В изучении тех и других, безусловно, есть свои особенности. В своей практике мне не удается их четко разграничить, да в этом и нет необходимости, ибо они только дополняют друг друга.

Глава 2

КАТЕГОРИИ ВИДА

ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ ВИДА У КОРАЛЛОВ

До конца восьмидесятых годов XIX столетия при описании кораллов "проблемы вида" практически не было. Таксономические и просто определительские работы осуществлялись на единичных экземплярах или с очень немногочисленными сериями выборок. Вполне понятно, что выявление, тем более изучение изменчивости этих животных было делом почти невероятным. Незнание изменчивости приводило к описанию новых видов, которые очень часто были лишь локальной разновидностью, но тем не менее получали таксономический статус. Другие определения производились только путем отождествления с ранее определенными экземплярами и порой было "чрезвычайно трудно идентифицировать виды без описанного оригинала в руках" (Studer, 1901). Лишь с изучением больших коллекций, дающих возможность сравнивать в пределах серии однотипные экземпляры, появилась известная теперь всем трудность классификации кораллов в связи с необычно широкой вариабельностью их скелетов.

От Дж. Квелха (Quelch, 1886) впервые по-настоящему узнали об изменчивости кораллов, коллекция которых из экспедиции "Челенджера" была, по существу, первой, содержащей многие виды из представительных серий. Он писал, что для большого числа представленных родов было мало или ничего неизвестно о ранних стадиях роста у любых — колониальных или одиночных кораллов. Квелх отмечал, что сведения об онтогенезе кораллов, их изменчивости могут быть получены в грядущем. Натуралисты будут хорошо осведомлены в этих вопросах, когда соберут и изучат типы изменчивости кораллов. Там же этот исследователь писал о необходимости критического перенесения опыта изучения древних ругоз на современные кораллы и, наоборот, о "неотъемлемой характеристике главных групп современных и ископаемых кораллов суть сравнение" (1886, р. 8).

С. Пейс (Pace, 1901) на турбинариях показал, что многие морфологические особенности и формы роста кораллов, которые применялись для различия "видов" в данной группе кораллов, в действительности имеют лишь вторичную ценность, особенно форма колоний, и отражают в большинстве случаев результат влияния условий среды обитания. С другой стороны, не все вариации между двумя разновидностями (то же самое есть в других родах) являются просто выражением адаптивной модификации. По мнению Пейса (он ссылался на наблюдения за хорошо различимыми тремя видами *Turbinaria*, жившими на одном месте), некоторые вариации экземпляров, живущих бок о бок, не могут быть объяснены



условиями среды, а имеют неследственную природу. Этот исследователь подчеркивал, что определение пределов изменчивости любого вида не легкое дело, особенно если изучение проводится не на материале музейных коллекций, а в случае с кораллами это становится проблемой величайшей трудности.

В заключение, говоря о проблеме вида, Пейс писал, что каждый, кто изучает природу не только в музее или лаборатории, но также и в поле, неизбежно соприкасается с фактами, которые оставляют его один на один с всегда возникающим вновь и вновь вопросом: "Что есть вид?" Вопрос, на который не может быть получен удовлетворительный ответ до тех пор, пока таксономические исследования не будут подняты на более высокий уровень; когда в распоряжении зоолога будет большая серия экземпляров и другие данные, которые собраны в результате специальных наблюдений, помогающих решению этой проблемы, резюмируемой в фамильярном слове "вид".

Основные споры о проблеме вида у кораллов начались после работ Г. Бернарда (Bernard, 1903, 1905, 1906), который вообще отказался использовать линнеевскую номенклатуру, а принял таксономическую единицу "локальная форма". Такой выпад против существовавшей классификации кораллов демонстрирует всю важность проблемы в своем полном размере уже на заре коралловой таксономии, но, к сожалению, как верно заметил Дж. Верон и М. Пишон (Veron and Pichon, 1976), такие работы очень мало прибавляют к нашим знаниям о таксономии кораллов. Работы Бернарда незамедлительно после выхода подвергались критике (Cardiner, 1904; Bedot, 1907; Vaughan, 1907, и др.).

Ф. Вуд-Джонс (Wood-Jones, 1907), придавая большое значение изучению живущих кораллов на месте их обитания, отмечал возникновение трудностей при установлении, насколько формы роста могут быть характерны в качестве признаков. Различные вегетативные формы одного и того же вида могут быть обусловлены разными условиями окружающей среды и на одном атолле могут быть найдены абсолютно далекие крайние формы кораллов одного вида, образовавшиеся под влиянием крайне отличающихся условий. Однако в тех или иных частях атолла существуют условия, промежуточные между крайними, и в них вполне могут быть обнаружены и промежуточные формы роста кораллов. Он не делал попыток генетически классифицировать формы роста кораллов, но верил, что всякий коралл может иметь любую форму деления, так как вегетативная форма есть результат типа деления, принятого зооидами. Различные способы деления, по мнению Вуд-Джонса, хотя и характерны для определенных форм роста, но не являются неизменно фиксированными, а вариации вегетативных форм роста не могут быть приняты как видовые.

Первый критический обзор классификации кораллов (всего лишь одного рода) мы находим у Г. Брука (Brook, 1893). Он рассматривает схемы Дэна, Мильн-Эдвардса и Эма, Клунцингера и находит, что они основывались лишь на габитусе колоний и многие подразделения типов кораллов перекрывают друг друга по выделенным признакам. Сам Брук, описывая и классифицируя акропор, учитывал разницу в габитусе колоний, мелкомасштабных скелетных вариациях, особенно в кораллитах. Он подчеркивал, что морфология полипов должна рассматриваться в зависимости от изменчивости каждого коралла.

Впервые о проблеме вида у кораллов заявил Т.Вон (Vaughan, 1907). Не выделяя никакой концепции вида, он указывал, что эта проблема общеприкладная. Этот исследователь дал ясный критический обзор взглядов Гардинера и Бернарда, указывая, что даже систему "локальных

форм" последнего не следует считать полностью абсурдной, так как в отдельных случаях при работе с большими сериями экземпляров этот способ может помочь определить пределы изменчивости. Вон особенно подчеркивал значение изучения внутривидовой варибельности для таксономии кораллов. "Вариации кораллов, как нам известно, величайшие и сложные. Если мы узнаем их пределы, то мы должны будем узнать пределы изменчивости непохожих видов" (Vaughan, 1907, p. 4). Там же дается определение вида: "Вид — это группа особей, связанных общими интерградирующими чертами и отделенных отчетливыми разрывами от всех других особей или групп особей". Еще раз подчеркивая значение знания варибельности внутривидовых скелетных элементов кораллов, Вон писал, что какая угодно теория вида может быть корректна, если опознание и определение вида будут основаны на знании картины изменчивости.

Как видно, сразу же после сформулирования биологической концепции вида коралловым таксономистам предлагалась теоретическая база, подтвержденная практической работой по описанию и классификации кораллов Гавайских островов. К сожалению, в последующие десятилетия, вплоть до наших дней, эти положения не использовались среди систематиков кораллов, за очень редким исключением.

О необычной варибельности кораллов, их "безграничной способности изменяться, варьировать, приспосабливаться к требованиям окружающей среды" и обязательном учете этой изменчивости при классификации современных и ископаемых кораллов неоднократно писал Н.Н. Яковлев (1904, 1913, 1956). Он призывал палеонтологов заботиться о достаточно большом количестве экземпляров одной и той же формы, подчеркивая, что даже у современных кораллов характер наших подразделений на виды в высокой степени субъективный и столь очевидно искусственный, как ни в какой другой группе животных. Для составления полного понятия об изменчивости вида, подчеркивал этот выдающийся знаток ругоз, надо иметь значительное количество материала, чтобы по выявленной картине изменчивости установить связь особей, принадлежащих к одному виду.

До пятидесятих годов текущего столетия одни систематики придерживались точки зрения Бернарда, другие — Вона, большинство занимали промежуточное положение. Исследования велись преимущественно на небольших группах кораллов из отдельных разрозненных коллекций. Отвергались выделенные ранее и считавшиеся валидными признаки, исследования, основанные лишь на изучении твердого скелета, многие виды признавались синонимичными. Предлагались системы "форм" и "фаций, вплоть до того, что различные части колоний назывались разными именами. Но все споры и сомнения так или иначе концентрировались на многообразии форм роста и варибельности кораллов. Они служили основным препятствием при классификации кораллов в подавляющем большинстве работ. Возникла необходимость помещать "прежние" виды в синонимии или проводить ревизию основ классификации целых групп кораллов.

Изучая рифовые кораллы и их изменчивость, Е. Хоффмейстер также столкнулся с проблемой их идентификации. В связи с этим он отводит проблеме вида специальный раздел (Hoffmeister, 1925). Отмечая, что это общебиологическая проблема, он подчеркивал ее необычайную остроту в такой варибельной форме жизни, как кораллы, на которых сильно сказывается влияние среды. Указав на недостаточность знаний относительно эволюции видов, Хоффмейстер писал, что термин "вид" возможно использовать более или менее искусственным способом в целях

классификации. В коралловой таксономии, по мнению этого исследователя, возможно использовать определение вида, данное Воном, а о нашем главном объекте изучения мы должны получить такую ясную и полную картину, насколько это возможно для ликвидации неполноты нашей классификации. "Если бы наши знания о кораллах были больше, и если бы мы знали пределы изменчивости каждого кораллового вида в их эволюционном ряду, а также прерывистость и непрерывистость, тогда мы могли бы использовать линнеевскую систему как она есть без затруднений" (1925, р. 5).

Останавливаясь на трудностях идентификации видов, этот исследователь отмечал, что обычно мы полагаем, если данный экземпляр достаточно удален от известного и описанного типа по комплексу первоначально нами замеченных признаков, то мы даем ему другое видовое название. Другие лица могут не считать этот экземпляр настолько далеко удаленным, чтобы оправдать его отделение, Хоффмейстер, ставя полемический вопрос "Кто прав?", пытается на него ответить. Он показал на примерах с *Ravona*, что в большой серии экземпляров обнаруживается высокая степень изменчивости признаков. При слабой градации между многими формами одной серии крайние из них могут оказаться особенно несхожими, но они должны быть отнесены к одному виду. Часто бывает, что два явно отличающиеся вида суть в действительности члены серии, связанные формами с промежуточными признаками. Вместо того, чтобы двум кажущимся промежуточными формам давать новые видовые названия или называть их разновидностями, Хоффмейстер предлагал использовать некоторые символы. Эти символы покажут отношение исследователя к выборкам и позволят определить их позицию в номенклатурном списке. Если, для примера, возникли затруднения с определением каких-либо экземпляров, содержащих комбинацию некоторых признаков *Leptoria gracilis* и некоторых характеристик *L. prugua*, и, если их внешний вид близок к последнему, мы можем определить их как *L. prugua* → *gracilis*. Из логики такого определения, по мнению Хоффмейстера, становится ясным, какие признаки в данном случае переменны. Этот исследователь верил, что такой таксономический метод не только дает представление о таксоне, но и информирует исследователя, в каком направлении идет тенденция эволюционных вариаций. Хоффмейстер продолжил дискуссию о проблеме вида с теми же положениями в отдельной статье (Hoffmeister, 1926).

Первым последователем Вона при изучении кораллов был, пожалуй, Дж. Умгроу (Umbgrove, 1939, 1940), но настоящая систематическая работа со значительной коллекцией кораллов Большого барьерного рифа Австралии была выполнена С. Кросслэндом (Crossland, 1952). Он еще раз обратил внимание на чрезвычайно изменчивость этих животных не только в форме роста, но и в том, что считалось фундаментальными структурами, такими, как число циклов септ, и даже в очень тонких деталях септальной орнаментации. Кросслэнд призывал быть осторожным в применении данных, находимых в одних родах, к членам других таксонов без критики и публикации доказательств. Особенно осторожным, по его мнению, необходимо быть в деталях, кажущихся незначительными, таких, которые в некоторых группах служат основанием для видового различия, а в других — могут быть развиты постоянно и не выявляют никакого обособления. Показывая, что многие "виды" на самом деле суть лишь экологические вариации, этот исследователь призывал определять пределы этих вариаций, которые характерны для каждого конкретного вида, и пока эти пределы не выявлены, нельзя делать

однозначных выводов об их таксономической категории. Кросслэнд считал, что экологические вариации возможно относить к разным видам для удобства будущих исследований. Так как, по его мнению, будет лучше, пока не доказано, что это вариации, а не виды, если они будут находиться под разными названиями, чем объединенными сначала и разделенными позже. К сожалению, Кросслэнд не участвовал в экспедиции на Большой барьерный риф, и поэтому изменчивость некоторых кораллов отражена в его работе не всегда достаточно полно. В целом работа этого исследователя и по сей день остается очень важной и не остается без внимания специалистов, в той или иной мере причастных к изучению таксономии кораллов.

Принципам систематизации как кораллов вообще, так и ругоз в частности посвящен ряд работ А.Б. Ивановского (1975, 1976, 1978), в которых он настойчиво подчеркивает, что биологический вид — понятие объективное, не зависящее от того, ископаемый он или современный, когда и какая его концепция разрабатывалась; что в палеонтологии и неонтологии необходимо использовать одни принципы систематики организмов. Наиболее уязвимым местом классификации ископаемых кораллов Ивановский считает недооценку внутривидовой изменчивости. Он указывал, что при определении видовой и внутривидовой принадлежности следует прежде всего ввести определение изменчивости; только после этого возможно констатировать зоологическую популяцию и соответствующую категорию на палеонтологическом материале. По мнению этого автора, при систематизации ругоз нужно руководствоваться следующими основными положениями.

1. Феноны из одного стратиграфического горизонта представляют собой либо виды разных родов, либо результат проявления внутривидовой изменчивости.

2. Подвиды могут быть установлены только в отношении аллопатрических популяций.

3. Различать виды-двойники в палеонтологии практически не возможно. При этом виды одного рода могут быть установлены на основе морфологических отличий зрелых этапов роста при обязательной констатации экологических критериев в случае существенного изменения одного морфологического признака или незначительных морфологических изменений комплекса признаков. Виды же из разных параллельно развивающихся родов различаются ходом онтогенеза. Формы (морфы) могут быть установлены на основе частичных морфологических отклонений на зрелых этапах роста в отношении совместно распространенных кораллов, при их констатации важную роль должны играть статистические методы.

Проблема вида и внутривидовой изменчивости рассматривалась в специальной главе большой работы Верона и Пишона (Veron and Pichon, 1976), в которой проводилось критическое монографическое исследование таксономии склерактиний Большого барьерного рифа Австралии, основанное на многолетних подводных наблюдениях и отлично маркированных сборах огромных серий кораллов. Кратко рассматривая историю проблемы вида у склерактиний, эти исследователи отмечали, что во многих направлениях новых тенденций в таксономии кораллов Вон был предшественником, но, к сожалению, имел мало последователей. Верон и Пишон подробно останавливались на концепции "экоморфоз", введенной Лабореллем (внутривидовые скелетные вариации, детерминируемые факторами окружающей среды), показывая, что это понятие было не четко определено и что оно чаще применялось к группам особей или популяций, живущих в гомогенных условиях. Термин "экотип", в понимании Вейсман-Бест, этими авторами

ми также признается не совсем удачным для характеристики скелетных изменений рифообразующих кораллов.

Во избежание неправильного толкования их собственной позиции эти исследователи предлагают концепцию "экоморф". Экоморфа определяется как "внутривидовые скелетные изменения фенотипические и (или) генотипические, детерминируемые специфическими экологическими условиями". Верон и Пишон хорошо понимают, что их концепция экоморф имеет свое ограничение и не решает всех трудностей таксономии, но надеются, что она послужит некоторым усовершенствованием в существующей ситуации. Они отметили, что концепции экоморф присущи те же трудности, что и понятию "экотип", отмеченные Майром. "Неудачность экотипа заключается в его необычной прерывистости, редко хорошей очерченности, частой полифилетичности и всегда избыточной внутриэкотипической изменчивости". Это происходит от того факта, писали Верон и Пишон, что в коралловых рифах вряд ли возможно найти гомогенные условия окружающей среды, а потому и гомогенную популяцию. Даже особи одной и той же колонии подвергаются действию различных условий освещения, гидродинамики, седиментации, действиям комменсалов или паразитов. Следовательно, вариации, детерминируемые в этих случаях, вполне фенотипические, что может многократно наблюдаться в различных частях одной колонии. Придавая большое значение изучению внутривидовой изменчивости кораллов, эти исследователи устанавливали ее пределы для каждого вида тремя последовательными путями.

1. Изучалась одна колония большого размера с более чем одним микрогабитусом, расположенным ниже, выше и на уровне одной плоскости; с различной степенью изменчивости между центральными и периферическими частями колонии, устанавливались пределы изменчивости такой колонии.

2. Определялись пределы изменчивости форм роста в одной биотопе.

3. Определялась изменчивость между смежными биотопами.

Много внимания проблеме вида и вообще изучению ископаемых кораллов табулят уделял в своих работах Ю.И. Тесаков (1974, 1978), в которых он показал, что объем устанавливаемых видов и внутривидовых подразделений зависит во многом от концепции вида, которую принимает исследователь, от имеющегося исходного материала и методов его изучения. Табуляты могут быть полностью изучены с позиций биологического вида с использованием популяционного анализа, методов, применяемых биологией, палеонтологией, экологией, биометрией и даже генетикой. Иерархия табулят — колония, популяционное поколение и население, популяция, популярий, подвид — как видовые подразделения, по его мнению, полностью отражают структуру биологического вида. Придавая большое значение выявлению изменчивости при изучении табулят, Тесаков убедительно показал, что с увеличением количества материала выявляется полнее изменчивость признаков, каждый вид обладает определенными признаками и их величинами. Поэтому при их изучении вначале необходимо определить рамки изменчивости вида, а затем устанавливать его объем.

"Систематики склонны верить, что проблемы, встречающиеся при изучении их собственных групп, самые трудные по сравнению с такими же у систематиков, работающих с другими группами. Коралловые специалисты, может быть, не являются исключением в этом, но постоянство этих трудностей и видимая их интенсификация в историческом плане коралловых исследований служат тем обстоятельством, которое, может быть, заслуживает обсуждения этих трудностей несколько детальнее". Так писал Б. Розен во вступлении к обзору, посвященному проблеме видов

у склерактиний (Rosen, 1970). Беря во внимание лишь литературу на английском языке, он рассмотрел все известные концепции вида и внутривидовых подразделений и просто обзорные систематические работы и пришел к выводу, что кораллы очень трудны для определения и установления вида и сейчас это не намного легче, чем 70 лет назад. По его мнению, основания для трудностей следующие.

1. Никакие два коралла не похожи в совершенстве и очень трудно отличить внутривидовые вариации от межвидовых.

2. Ограничение в коллекционировании. Наборы крупных коллекций — часто недостижимый идеал, а коллекции отдельных кусков малоинтересны и незначительны.

3. Слишком мало кораллисты знают (особенно в прошлом) биологию живых кораллов, отчего они не соблюдали осторожности в наименовании видов.

4. Виды базируются на морфологии скелета, мягкое тело не принимается в расчет.

5. Кораллы генетически не изучены и поэтому нет основы для здоровой теории вида у них.

Главные выводы своего обзора Розен сформулировал в виде вопросов.

1. Является ли каждый заметно различимый коралл разным видом, даже когда наблюдаемое различие суть исключительно от габитуса?

2. Если нет, тогда где лежит разница между вариациями внутри вида и между видами?

3. Что является источником вариаций, особенно в форме роста?

4. Применима ли линнеева система к кораллам, а если нет, какая этому имеется альтернатива? (Практически этот вопрос смешивает по крайней мере три отдельные спорные проблемы: концепцию вида у кораллов, концепцию типа в процедуре классификации и ограничения биномиальной номенклатуры).

5. Что есть вид у кораллов? Ранее большинством биологов принималась превалирующая морфологическая концепция вида.

Таким образом, в проблеме вида у кораллов с самого начала встал чрезвычайно остро вопрос о необычной внутривидовой изменчивости и установлении ее границ для каждого конкретного таксона или популяции. Исследователи, располагавшие большими коллекциями и много наблюдавшие живые кораллы, ясно видели, что без понимания картины изменчивости невозможно чего-нибудь добиться при классификации кораллов как современных, так и ископаемых. "Здоровая теория вида" для кораллов была сформулирована Воном в самом начале текущего столетия и практически ничем не отличалась от биологической концепции вида, появившейся двумя годами раньше. Тогда же было подчеркнуто, что дело не в использовании различных концепций вида, а в едином биологическом подходе при изучении любых кораллов. В начале века было предложено руководствоваться точкой зрения зоологов при изучении ископаемых кораллов и замечено, что многие различия у "разных видов" потеряют свое значение после изучения изменчивости. Но и теперь, спустя более чем семь десятилетий, лишь некоторые коралловые таксономисты, отказавшись от "особенностей" изучения своего материала, взяли на вооружение популяционный анализ и выявление пределов изменчивости.

Фенон — серия фенотипически сходных особей — это всегда группа реальных организмов или их фоссилизированных остатков из достаточно однородной выборки (Camp, Gilly, 1943). Таксоны — тоже группа конкретных организмов, но уже достаточно обособленная и формально могущая быть возведенной в определенный ранг иерархической классификации. Вид *Cystiphyllum siluriense*, семейство *Cystiphyllidae*, тип *Coelenterata* — это таксоны, объединяющие также вполне конкретные зоологические объекты, существовавшие и существующие в истории Земли. Просто "вид", "семейство", "тип" — это не таксоны, а термины, таксономические категории. Я повторяю и делаю ударение на этих прописных истинах преднамеренно, во-первых, для определения собственной языково-смысловой базы; во-вторых, для напоминания, что уяснение смысла этих понятий, их теоретического и практического значения и взаимосвязи снимает многие сомнения и недоразумения.

Палеонтологи сетуют на неприменимость принципов и методов зоологической систематики и биологической концепции вида, так как нет возможности наблюдать и установить репродуктивную изоляцию для вымерших организмов. Этим они обедняют свой исследовательский аппарат. Каждый систематик, будь он биолог, зоолог или палеонтолог, не может непосредственно наблюдать ни на одной из самых представительных серии выборок, в том числе с палеонтологическими и филогенетическими данными, факт репродукционной изолированности вида, как и сам вид — обширную группу организмов. Любое наблюдение начинается и основывается на особях (выборках), которые сортируются по фенонам. И чтобы установить факт репродуктивной изолированности вида, а затем проверить ее экспериментально, таксономист сначала должен прийти к заключению о принадлежности фенона или группы фенонов к определенному виду или группе видов. Но даже факт установления репродуктивной изоляции не всегда служит критерием видовой обособленности репродуктивно изолированных групп. Многолетние эксперименты мечения, анализ чешуи и паразитов как природных меток у локальных стад лососей (*Oncorhynchus nerka*) показали, что в пределах одного озера существует ряд популяций, обладающих панмиксией внутри себя и почти полным отсутствием скрещивания между различными популяциями (Коновалов, 1971). Ю.П. Алтухов (1974) показал межпопуляционную изменчивость в отношении аллельных частот у локальных стад лососей этого же вида и их репродуктивно изолированные генофонды. Лишь определив вид, возможно проводить эксперименты по скрещиванию.

Прекрасно показанные эксперименты реципрокных скрещиваний популяций циклопов (Монченко, Таволжанова, 1976) выявили репродуктивную изоляцию двух популяций этих ракообразных и полную фертильность у двух других популяций даже в случае их значительной географической удаленности. Но в обоих случаях были подтверждены данные или сняты сомнения относительно уже ранее сделанных определений по морфологическим и экологическим признакам о принадлежности этих циклопов в первом случае к разным видам, во втором — к одному виду или разным подвидам в зависимости от точки зрения таксономистов, изучающих эти организмы. Более того, одной из первых причин, выявленной в ходе эксперимента, являющейся механизмом препятствия при репродуктивной изоляции, указана "чисто физическая" причина нескрещиваемости — недостаточные размеры самцов одного вида для совладания с более крупными самками другого вида.

Как выявление локальных стад рыб, так и доказательство обособленности популяций ракообразных производилось сначала по фенотипическим, внешне заметным признакам, а уже затем осуществлялись доказательные эксперименты по их скрещиванию и выявлению генетических особенностей. Мы никуда не сможем деться от морфологических признаков, в первую очередь бросающихся в глаза, при любых исследованиях или просто наблюдениях. Да в этом и нет никакой необходимости. Генетиками давно показано, что вряд ли можно найти хоть один признак в любом организме, который не находится в какой-то степени под влиянием генотипа. Гены управляют окраской, формой, способностью двигаться или вести прикрепленный образ жизни, формой и способом размножения, определяют способность к сопротивляемости от внешних и внутренних раздражителей. И поэтому, когда мы имеем в виду репродуктивную изоляцию отдельного вида, обуславливающую генетическую дивергенцию, мы говорим о дискретности не только его генофонда, но также его "вторичной продукции" — морфологических различиях, создаваемых этим генофондом. Все члены некоторой локальной популяции являются, так сказать, продуктами одного и того же генофонда и тем самым образуют некую единую таксономическую целостность (Майр, 1971). Именно на фактах фенотипического проявления наследственных признаков, указывающих на дискретность генофонда и единой таксономической целостности локальной популяции, должна основываться практика любого таксономиста, в том числе занимающегося ископаемыми организмами.

Жизнеспособность и плодовитость особей определяется благоприятным взаимодействием генотипа и окружающей среды, иными словами, благоприятными фенотипическими модификациями. Через отбор фенотипов в популяциях решается судьба генотипа в генофонде следующего поколения. Передаются не свойства как таковые, а норма реакции о морфологических и поведенческих особенностях, происходит "перекодирование" генетической информации в признаки фенотипа (Кашмилов, 1972). Фенотипические признаки несут следы влияния и генотипа, и окружающей среды, они выражение и результат взаимодействия этих двух факторов. В этом смысле фенотип дает исследователю большую информацию, чем одни генетические признаки. Другое дело, что при этом совершенно обязательно должны использоваться и учитываться все другие факты — генетические, экологические, этологические, физиологические, онтогенетические, историко-эволюционные и т.д. и т.п.

Итак, мы начинаем исследование, имея выборку из многих особей. Первое, что следует предпринять с ней, — это выделить феноны — группы разнообразия особей (индивидуумов), легко различимых и внутренне гомогенных. Фенон — это не обязательно популяция, это может быть несколько популяций или даже несколько таксонов. Фенон — это средство, необходимый аппарат таксономии, при установлении сходства—различия нескольких групп экземпляров перед отнесением их к одной или различным популяциям. Объединение ругоз в феноны проводится на основе морфологических характеристик, обычно хорошо заметных. Каждому специалисту эти признаки известны, как правило, это различия или сходство в строении септального аппарата или горизонтальных скелетных элементов, например, билатерально симметричная ориентировка септ у кораллов фенона *a* и осевое завивание перегородок фенона *b* (рис. 3).

Дальнейшая операция — отнесение фенонов к одной или нескольким популяциям, без анализа изменчивости (см. гл. 4) — практически невыполнимая задача. Установив границы изменчивости, ее тип (возрастная, индивидуальная, прерывистая, непрерывистая и т.д.), мы можем сделать вывод

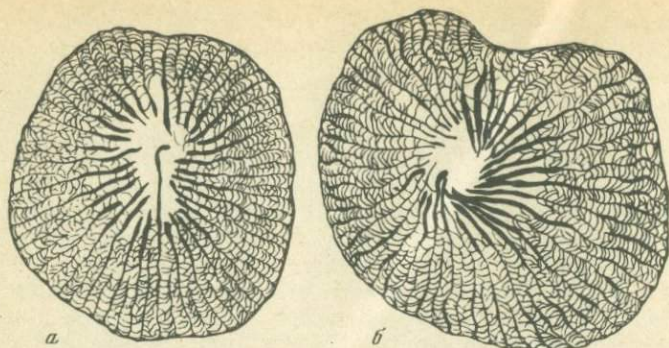


Рис. 3. Поперечные сечения кораллов двух различных фенонов
 а — четкая билатеральная ориентировка септального аппарата у кораллов одного фенона; б — отсутствие четкой билатеральной ориентировки и спиральное завивание септ у кораллов другого фенона

о принадлежности фенонов а и б к одной и той же или разным популяциям.

Но прежде чем утверждать принадлежность фенонов к одной или различным популяциям и их таксономической принадлежности, коротко рассмотрим возможность особи и популяции как эволюционирующих единиц и взаимоотношения понятий "таксон" и "категория".

Лишь распознав популяции, можно начинать говорить об их принадлежности к тому или другому таксону. Особи, выборки, феноны — это всевозможного произвольно выбранные исследователем сходные группы (простая сумма особей) организмов. Только популяция есть первая реальная совокупность организмов. Комплекс популяций образует некую единую целостность, способную стабильно и длительно существовать в пространстве и времени за счет наследственной изменчивости, дрейфа генов и естественного отбора. Ю.П. Алтухов (1974) убедительно показал стабильность популяционных систем во времени, измеряемом десятками и тысячами поколений. Анализируя динамику частот различных хромосомных инверсий у *Drosophila pseudoobscura*, по данным Т. Добржанского, он обнаружил отсутствие изменчивости хромосомной инверсии Standart в семидесяти поколениях. Там же на современных и ископаемых популяциях брюхоного моллюска *Littorina squalida* также показано отсутствие сдвига генной частоты для системы как целого в исследованном интервале 2000 поколений. Эти моллюски имеют хорошо выраженный полиморфизм окраски раковины, объясняемый как проявление двуваллельной системы с неполным доминированием. Различия генотипов при этом сохраняются и у ископаемых форм в фенотипическом проявлении, что позволило исследовать их распределение в выборках из популяций, сменявшихся каждые три года в течение шести тысяч лет, прошедших со времени образования лагуны Бусса на Южном Сахалине (Алтухов, 1974). Разные полиморфные фенотипы, как следствия различных генотипов, встречаются в современных и ископаемых популяциях с различной частотой.

К сожалению, мы не имеем возможности провести популяционно-генетический анализ ископаемых рогов, но показать стабильность частот полиморфных фенотипов вполне в наших силах. Ниже будут более подробно рассмотрены проявления полиморфизма в ископаемых популяциях, здесь же добавим к примерам стабильности популяционных систем

тот факт, что частоты двух полиморфных типов ругоз *Holmophyllum dentatum* в отношении 1:15 сохранялись в семи локальных популяциях в течение всего венлока в ареале, исчисляемом тысячами квадратных километров. Именно такие, как приведенные выше, реальные совокупности организмов, выступающие в виде целостных стабильных популяционных систем, и представляют единую таксономическую целостность — вид. Но в то же время эта целостность вида лишь условная, так как в каждый момент времени любой вид представлен благодаря действию разнообразных факторов большим количеством локальных популяций, в каждой из которых происходят вполне самостоятельные процессы: увеличение или уменьшение рождаемости и смертности, расселения особей, регулирования возрастных отношений и т.д.

Достаточно полный обзор определений и характеристик популяций, проведенный Л. Ионкерсом (Jonckers, 1973) и Ю.И. Тесаковым (1978), показал, что это подразделение понимается однотипно всеми исследователями, включая в большинстве определений принадлежность к одному виду, временное и территориальное единство, фенотическую и генетическую однородность, ту или иную панмиксию, общий генофонд. Нам остается только присоединиться к мнению (Тесаков, 1978), что популяция должна иметь единственное толкование для всех специалистов, занимающихся изучением и современных, и ископаемых организмов. В.А. Красилов (1976), показывая, что вопрос о границах популяций остается открытым, считает целесообразным сохранить этот термин для обозначения группировок с более или менее произвольно выбранными границами, а разнородность естественных группировок призывает выявлять с помощью демовой терминологии. Считая популяцию целостной системой, К.М. Завадский (1967) отмечал, что особи представляют собой динамически детерминированные системы, которые в силу своих сильных связей не могут быть подвержены отбору. Из всех форм существования жизни этот исследователь лишь популяционно-видовую считал способной быть полем деятельности для естественного отбора. Действительно, именно популяция как первая совокупность организмов и единая таксономическая целостность потенциально бесконечна. Она осуществляет собственное развитие, потому что внешняя среда вызывает в популяции, но не в особи проявление принципиально нового (развитие или гибель мутантов, изменение в составе и структуре и т.д.). Эволюция каждой определенной формы животного или растения происходит на протяжении многих поколений, за это время отдельные особи рождаются и умирают, но популяция сохраняет известную стабильность и непрерывность, обеспечивающую в генофонде степень интеграции, которая позволяет популяции выступать в качестве основной единицы эволюции.

Внутри популяции существуют отношения между особями, которые определяются условиями среды и отбора, последний может происходить только на некотором множестве. Таким множеством в биологии служит популяция. И хотя в популяционном множестве могут отбираться только особи, на одной особи отбор происходить не может. Просто не из чего выбирать. Нет у отбора и возможности производить выбор между аллелями одного гена, он действует среди альтернативных форм генной системы и даже не среди сочетаний генов, а среди особей конкретной популяции, несущих в себе эти генетические сочетания детерминирующие, фенотипические признаки. Мутация, возникающая у отдельной особи, не остается в пределах родословной одной семьи, а включается в генофонд популяции (Грант, 1980). И здесь окружающая среда (читай естественный отбор) определяет, быть ей губительной или благоприятной. Таким образом, эволю-

ционирующей единицей в природе может служить и служит только популяция и именно популяция должна быть необходимым объектом для изучения морфологии, изменчивости, филогении, эволюции и систематики живых и ископаемых организмов.

И хотя положение макрогенеза о монофилетическом происхождении всех таксонов с типологической точки зрения порой выглядят логичными (является ее закономерным следствием), оно не показывает, что эволюционирующей единицей служит отдельная особь. Сторонники макрогенеза (Schindewolf, 1936, 1950; Goldschmit, 1940, 1952; Ивановский, 1976, и др.) произвольно наделяют особь, дающую начало новому таксону, всеми атрибутами полного законченного таксона, вплоть до такой генетической реорганизации, которая, "оказавшись совместной с онтогенезом, за один или несколько шагов приведет отдельную особь к репродуктивной изоляции" (Алтухов, 1974, с. 183). Они совершенно забывают, что одна-единственная особь, дающая "новый таксон", возникает не на "пустом месте", а как минимум в результате взаимодействия родителей, и даже в случае бесполого размножения в процессе появления "нового таксона" участвовали минимум две особи — дочерняя и материнская.

С другой стороны, не бесполезно напомнить, что для превращения особи в новый вид необходимо преобразоваться в особь (множество особей) с наследственными отличиями новых вариаций и обладать способностью устойчиво воспроизводиться в природе, иначе она никак не отразится в процессе отбора и эволюции. Поэтому, чтобы новой (репродуктивно изолированной) особи не остаться одним единственным экземпляром в истории и не исчезнуть бесследно в последней, ей необходимо иметь другую фертильную особь для передачи новых (да и старых тоже) признаков потомкам. Нужно помнить, что особь хотя и содержит почти все характерные признаки вида, всего лишь "недолговечный сосуд" для хранения небольшой части генофонда, так как она объективно конечна. Особь рождается и умирает, причем очень часто не дожив до того момента, когда она может произвести себе подобных. Даже, несмотря на ее динамику во времени (зигота, личинка, имаго, весь ход онтогенеза), развитие особи мы не можем назвать эволюцией, потому что все состояния особи predetermined наследственностью. Но и в случае если мы допустим возможность появления совершенно новой в эволюционном отношении особи, с новым генофондом и репродуктивной изоляцией, способной передать свои признаки будущему поколению, то жесткий инбридинг приведет к серьезному понижению его жизнеспособности по многим ее компонентам: к падению плодовитости, возрастающей восприимчивости отрицательных воздействий среды, аномалии роста, нарушению метаболизма — к этим далеко не полным примерам проявления депрессии родственного спаривания. Не говоря уже о критических периодах существования любого вида при различных стихийных бедствиях, когда происходит неизбежная физическая потеря представителей вида и потеря генофонда, которые могут быть восстановлены лишь благодаря притоку извне.

Большинство новых мутантов характеризуются более низкой жизнеспособностью, чем нормальные типы. У дрозофилы 90% мутантов оказывалось менее жизнеспособными, чем нормальные мухи (Timofeef-Ressovsky, 1940). Из обширной выборки индуцированных мутантов ячменя (*Hordeum sativum*) у 99% адаптивная ценность была понижена (Gustafsson, 1951). По данным Фишера (Fisher, 1930, 1958), шансы на сохранение единичной мутации заметны понижаются с каждым поколением. Если мутантный аллель в селективном отношении нейтрален, то вероятность его исчезновения уже к десятому поколению составляет более 80, а к

127-му — 98%. Если он обладает селективным преимуществом в 1%, то вероятность его исчезновения несколько снижается, но остается все еще высокой (93 и 97% в 31-м и 127-м поколениях соответственно).

Теория макрогенеза, постулирующая происхождение видов от одной особи, рассчитана на идеальные, а не природные условия. Особи живут в окружающей их среде и являются членами определенной популяции. Общеизвестно, что чистые линии ведут к стерильности и, наконец, к гибели животных. В природе известны случаи существования колоний определенных видов от небольшого числа основателей, но это островные, замкнутые или лабораторные популяции. Все они произошли от нескольких основателей, а не одной особи, т.е. в конечном счете от какой-то определенной популяции. Это всего-навсего факты долговременного существования популяций определенного вида из небольшого числа основателей, а не примеры видообразования и тем более не доказательство процессов эволюции. Пример в общем-то успешного существования популяции дикого рогатого скота в течение 700 лет в парке Чилингхемского замка в Нортумберленде (Англия) служит тому подтверждением.

Стадо это действительно дикое¹. В суровую снежную бурю 1947 г., когда половина животных погибла от голода и холода, никто из них не воспользовался искусственным укрытием и не притронулся к подкормке, которая была выставлена в открытых ящиках. В стаде происходит естественный отбор за счет того, что, несмотря на наличие в нем 10—20 быков, производителем служит только один вожак (наиболее сильный и здоровый бык). Своего доминирования он добивается в бою с другими быками. В результате такой естественной селекции некоторые "рецессивные гены" могли элиминироваться без вредных последствий инбридинга, и стадо, по существу, теперь гомогенно. После потрясений 1947 г. в популяции осталось всего 13 животных, и в нем появились некоторые признаки инбредной депрессии (Bilton, 1957), а количество животных почти не увеличилось до конца пятидесятых годов. С шестидесятых годов состав популяции постоянно растет и в 1982 г. в ней было 59 особей, из них 14 — молодых телят. Остается заметить, что размеры животных уменьшились по сравнению с основателями популяции. В общем-то, несмотря на минимальное вмешательство человека, эта популяция носит элементы искусственности и стала замкнутой. Ареал ее распространения 300 акров, она защищена от всех врагов. Эти дикие коровы меньше подвержены напряженным и стрессовым ситуациям, чем другие, даже обитающие вместе с ними животные. А во время тяжелой эпидемии 1967 г., имевшей место в двух милях от Чилингхемского парка, человек все-таки не утерпел и зарезервировал небольшую часть стада в Шотланде, чтобы сохранить уникальное потомство на случай проникновения эпидемии в парк.

Распознавая популяцию (чаще комплекс популяций) при исследовании фенонов, устанавливают достаточно обособленную целостную группу, которую с этого момента определяют как таксономическую, чтобы можно было присвоить ей определенную категорию. При этом всегда следует помнить, что организмы классифицируются не как отдельные особи, а как группы особей. Одиночные цистофорные, диафрагматофорные, каниноидные ругозы представляют такие группы и конкретные объекты классификации. Каждая такая группа называется таксоном, если она признается достаточно обособленной, чтобы ее можно было формально отнести к

¹ Все данные о стаде взяты из частной переписки с мистером А. Беннетом — вице-президентом Ассоциации Чилингхемского дикого стада.

определенной категории в иерархической классификации (Майр, 1974). Понятие таксон относится только к организмам, к конкретному виду, например, *Calceola sandalina*, а не к понятию вид вообще. Множество таксонов возникают и существуют как множество обособленных популяций, которые различаются комплексом всевозможных признаков.

Категория — это лишь понятие, в котором отображены общие и существенные свойства, признаки, связи и отношения предметов, явлений объективного мира. Категория в классификации обозначает лишь ранг отношения иерархических терминов "вид", "род", "семейство" и т.д. Присваивая категорию "отряд *Rugosa*" классу предметов, мы устанавливаем иерархию и даем название обособленной группе объектов — таксону высшего ранга, который охватывает конкретные вымершие морские организмы.

Продолжим путь от фенона к таксону, предварительно оговорившись, что виды определяются не присущими им самим, а относительными свойствами; не различиями, а обособленностью, состоят они не из независимых особей (образцов), а из популяций (Майр, 1968). Поэтому при обнаружении морфологических различий между фенонами *a* и *b* не следует спешить с выводами, а необходимо установить: могут ли эти различия характеризовать две репродуктивно изолированные популяции, т.е., как правило, два вида. О репродуктивной изоляции можно судить на основании различного рода данных, как, например, наличие дискретности между двумя комплексами коррелированных признаков. Фенон *a* отличается от фенона *b* следующим комплексом признаков (см. рис. 3): у первого септальный аппарат четко билатерально ориентирован с хорошо выраженными главной и противоположной перегородками, все осевые концы септ веретеновидно утолщены, противоположная протосепта в 1,83—2,08 раза длиннее главной, метасепты перестают вставляться при поперечнике кораллита 10—15 мм. У кораллов другого фенона септальный аппарат образует осевое завивание, а осевые концы септ веретеновидно утолщены лишь на одной стороне коралла, противоположная протосепта в 1,5—1,15 раза длиннее главной, метасепты продолжают вставляться при поперечнике кораллита 18—20 мм. Между этими двумя наборами признаков довольно четко выявляется незаполненный разрыв, позволяющий предположить, что эти неодинаковые фенотипические признаки — результат влияния различных генофондов, которые могут быть репродуктивно изолированными.

Построение диаграмм разброса отношений некоторых признаков подтверждает наличие разрыва между двумя популяциями, которые можно отнести к двум различным таксонам, в данном случае видовой категории. Ниже будет рассмотрен пример реальности аналогично обособленных популяций даже при небольших морфологических различиях, сводимых, на первый взгляд, к одному признаку, но при детальном исследовании обнаруживающих множество мелких различий вплоть до разрыва, которыми можно обосновать репродукционную изолированность популяций.

Ясное понимание терминов и соотношений между фенонами и видами, таксонами и категориями (Camp, Gilly, 1943; Imbrie, 1957; Sylvester-Bradley, 1956, 1958; Simpson, 1961, 1969) устраняет значительную часть так называемых особенностей палеонтологии. К тому же классификации ныне живущих видов начинаются с морфологического разделения групп феноны, и затем рассмотрение различных побочных данных позволяет отнести эти феноны к видам. Таксономические данные, получаемые путем исследования хромосом, свойств белков и других подобных данных, обычно подтверждают существующие, как правило, в своей основе морфологические классификации. В следующих разделах подробно анализируются различные феноны и отнесение их к определенным видам (гл. 4).

РЕАЛЬНОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКОГО ВИДА

Никто не станет отрицать реальность живущих сегодня кораллов или найденные ископаемые скелеты кишечнополостных. Как известно, одна особь не может долго существовать, поэтому реальность "семьи", "стада", "населения" признается как и действительность особи. Сообщество особей, живущих в определенной местности, — популяцию — можно увидеть, иногда и собрать их коллекцию, но уже трудно, например, увидеть сразу всю популяцию кораллов *Fungia fungites* в бухте Нячанг (юг Вьетнама). Для этого необходимо несколько часов проплыть под водой. Независимо от этого это сообщество реально, как реальна популяция ископаемых ругоз *Miculiella appae* из венлокских отложений Южного Верхоянья, обнаруженная автором на одной из плоскостей напластования (Волкова и др., 1978). Эту популяцию тоже всю сразу не обозришь, но часть ее можно сфотографировать и показать другим исследователям (Там же, табл. XIII). Она реально существовала около полумиллиарда лет назад, ее остатки существуют и теперь, хотя без связей, свойственных живущей популяции. Все скелеты ругоз этой популяции (несколько десятков штук на 1 м²) остались в прижизненном положении. Ее возможно исследовать, проведя популяционный анализ. Если реальны отдельные популяции, то почему не реальны две, десять, все популяции *M. appae* Южного Верхоянья, Северо-Востока СССР, Сибирской платформы, Северной Америки, Австралии и т.д.? Если все они реальны, то почему не реален вид? Пусть он называется по-другому или вовсе не имеет названия, но это реальная природная биологически целостная система, а не сгруппированная нами особым образом сумма популяций.

Каждая такая биологическая целостность — вид лишь по отношению к другой целостности. Эти целостные системы существовали и существуют в пространстве и времени независимо от нашего восприятия и не как таксономические категории. Таксономической категорией "вид" сделали люди для удобства сортировки организмов. И остается лишь гадать, что было сначала — "гады", "звери" и "растения" (высшие категории) или "медянки", "волки" и "пшеница" (низшие категории). Скорее всего сначала были последние, а затем их объединяли в зверей, птиц и т.д. еще задолго до появления на Земле первого сознательного систематика. Потом появились концепции вида и следствие этого — проблема вида как результат борьбы сторонников различных концепций. Вид стал морфологическим, стратиграфическим, видом систематика, палеонтолога, неонтолога, наконец, генетика и биохимика. Много стараний к проблеме вида приложили палеонтолого-стратиграфы с их "руководящими" и "неруководящими" видами. Из вида был сделан удобный маркер отложений, который, ничтоже сумняшеся, был смешан с природным видом — биологическим явлением. Выделение различных типов видов (Кейн, 1958) "морфологического", "палеонтологического", "биологического", "агамного" также было смещением вида — биологического явления с "видами", зависящими от того, какими критериями и концепциями пользовались систематики при установлении этих видов.

Допустим возможность установления принадлежности некоторой колонии кораллов к виду *Galaxea fascicularis* в голоценовом море на юге Вьетнама — вид с "истинным половым размножением, генетически изолированным от всех других видов, с которыми он сосуществовал". Это был бы биологический тип вида. Теперь, на этом же самом месте, мы находим эту колонию в ископаемом состоянии и определяем ее палеонтолого-морфологическим методом — палеонтологический тип вида. И, наконец, в нашем

распоряжении точно такая же колония (менее чем в ста метрах в сторону моря от местонахождения ископаемой колонии), живущая сегодня. Ее видовую принадлежность можно установить чисто морфологически — морфологический тип вида, или, используя критерий репродуктивной изоляции, биологический тип вида. Таким образом, в пределах одной страницы один и тот же вид побывал сразу в трех "типах видов" и все их можно было бы достаточно обосновать. Кстати, если рассматривать при таких изысканиях лишь одну колонию, то при известной доле старания мы смогли бы отнести ее и к агамному типу вида.

Вид, как природное явление, универсален во все времена, а не только "в современную эпоху" (Завадский, 1968), и все виды, писал там же этот исследователь, как универсальная форма организации живого, обладают общими признаками: определенной численностью, типом организации с единой генетической основой, воспроизведением с способностью сохранять свою качественную определенность, дискретность, экологическую определенность, географическую определенность, многообразие форм, историчность, устойчивость во времени, целостность, проявляющуюся в единстве популяции, в ее связях, но не простой сумме особей.

Виды были до появления *Homo sapiens*, до того времени, когда он возвел вид в ранг таксономической категории и стал заниматься проблемой вида. Вид — природная целостность, объединявшая и объединяющая родственные популяции, населявшие и населяющие определенный ареал, и обнаруживающая определенные пространственно-временные взаимоотношения, — так же реален, как реален ископаемый скелет *Mammuthus primigenius*, когда-то обитавшего в своем ареале, и как живые *Loxodonta africana*, пасущиеся теперь в Восточной Африке. И лишь люди, наделенные страстью к разграничению и созданию проблем, могут разграничивать понятия палеонтологические и современные виды.

Глава 3

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ СКЕЛЕТА

Нет необходимости объяснять, что изучать скелетные элементы ругоз можно лишь сопоставляя их с аналогичными у современных склерактиний. Ругозы — крупная группа ископаемых кораллов с единым планом строения, который принципиально обособливает их от остальных кишечнополостных. Вторичные септальные перегородки последовательно закладывались у ругоз в точках по четырем линиям, четко выраженным на поверхности кораллита. Вся система их скелетных элементов служит прямым отражением, в мельчайших подробностях, строения мягкого тела и представляет ряд развития морфологических черт, проходящих через все время существования этих кораллов.

С начала существования (исторически известного) ругозы имели морфологические особенности, выделяющие их в большую группу кораллов общего происхождения. Сесильные по образу жизни, имеющие производной коническую одиночную жизненную форму, в большинстве рогообразно изогнутую, закладывающие на брекчической стадии первичные билатерально ориентированные шесть перегородок, они продолжали расти в течение всего жизненного цикла, при этом новые септальные перегородки определенным способом вставлялись до тех пор, пока увеличивался поперечник чашки коралла. Вскоре после возникновения произошла дивергенция путей развития ругоз по способу существования на одиночных и колониальных. Вопросы происхождения ругоз рассматривались многими исследователями (Bassler, 1950; Соколов, 1955; Сошкина, 1962; Hill, 1960; Ивановский, 1965, 1966, 1975; Webby, 1971; Scrutton, 1979, и др.). Предполагаются три вероятных предка: одиночные — *Primitophyllum*, *Lambeophyllum* и колониальные *Foerstophyllum*. Вероятнее всего первыми появились одиночные ругозы. Из 17 родов, известных к позднему кардаку, 14 имели одиночную форму существования, причем последние имели развитыми весь комплекс морфологических элементов вплоть до диссепиментов и септальных трабекул, в то время как колониальные ругозы имели лишь просто устроенные ламеллярно-фиброзные септы и полные днища.

В ходе эволюции ругоз у колониальных форм, происходило запаздывание появления того или иного признака по сравнению с одиночными (Спаский, Кравцов, 1971). Не исключено, что ругозы имели своими предками каких-то мягких кишечнополостных, которые в конце позднего—начале среднего ордовика приобрели способность продуцировать твердый известковый скелет. К. Скраттон предполагает, что такими предками ругоз

могли быть одиночные мягкие зоантарии, вероятно имевшие общих с кембрийскими *Cothonion* прародителей (Scrutton, 1979). Там же этот исследователь указывает на сомнительность факта происхождения ругоз от колониальных *Foerstorphyllum*, которые лишь в случае последовательных больших дегенеративных изменений, таких, как потеря асексуального почкования, днищ и редукция септ, могли дать одиночных ругоз, таких, как *Hillophyllum*, *Primitophyllum*, *Lambeophyllum*. Именно представители этих родов известны как самые древние и примитивные ругозы.

Так или иначе, но уже к концу среднего—началу позднего ордовика одиночные ругозы имели подавляющее число морфологических черт, вертикальных и горизонтальных скелетных элементов, их микроструктуры из всего арсенала признаков, которые возникали у них за всю историю существования от среднего ордовика до конца перми. Были развиты основные жизненные формы — коническая, цилиндроконическая, трохонидная, турбинатная. Развитые вертикальные скелетные элементы одиночных ругоз отлагались в виде пластинчатых и шиповатых, больших и малых септ. Сами перегородки с начала возникновения обладали большой степенью изменчивости формы, искривленности, длины и ширины, а также и пространственной ориентации в осевой зоне кораллита. Они разнообразно изгибались в вертикальной и горизонтальной плоскостях, переплетались, срастались между собой или с пластинками днищ или завивались в одну сторону, образуя структуру вортекс. Различного рода осевые структуры могли образовывать в чашке коралла едва заметные и сильно выступающие поднятия. Ориентировались септы билатерально перисто или субрадиально с выделяющейся по размерам главной протосептой, которая могла располагаться в фоссульном углублении.

Первые ругозы имели из горизонтальных скелетных элементов лишь простые полные днища с единичными дополнительными пластинками, но уже к началу позднего ордовика пластинки днищ приобретают возможность очень широкой варибельности, а к концу позднего ордовика каликобласти базальной поверхности полипов одиночных ругоз приобрели способность секретировать периферические выпуклые скелетные элементы — диссепименты (*Paliphyllum*). К началу позднего ордовика все типы микроструктур — ламеллярная, фиброзная, монакант, голокант, рабдакант, диморфакант участвовали в построении днищ, диссепиментов, пластинчатых и акантинных септ. Способность секретировать ламеллярную склеренхиму на вертикальных и горизонтальных скелетных элементах, как бы утолщая их вплоть до взаимного слияния, была развита с самого начала истории ругоз и наблюдалась во многих родах, в большей или меньшей степени, до конца их существования. С самого начала среднего ордовика одиночные ругозы имели хорошо развитые прикрепительные выросты и способность периодически уменьшать размер поперечника кораллита, а также образовывать псевдоколонии как внутривашечным, так и боковым почкованием.

Таким образом, почти все морфологические особенности скелета ругоз, кроме настоящих осевых столбика и колонны и орнаментации септ (боковые слабые выросты наблюдались у ордовикских *Kenophyllum* и раннесилурийских *Dentilasma* рис. 4, 6), были развиты у древнейших одиночных ругоз. Впоследствии появление новых морфологических признаков было приурочено к нескольким немногочисленным эпохам (Спасский, Кравцов, 1971) и выражалось в основном не в появлении новых принципиальных морфологических характеристик, а в модификации существующих скелетных элементов или их узкой специализации (лонсдалеовидные и подковообразные диссепименты, цистифорная ткань, заменившая днища,

Рис. 4. Орнаментация септ древнейших кораллов. Боковые выросты у позднеордовикских *Kenophyllum*

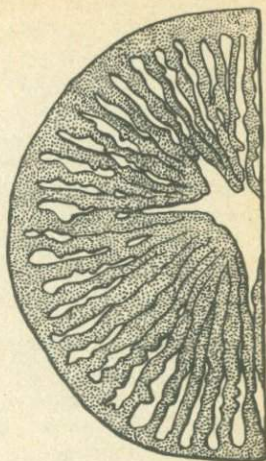
“каниноидные” септы, кстати, которые появились у одиночных ругоз по меньшей мере за 80–100 млн. лет до возникновения каниний).

Большая группа ругоз, известных со среднего ордовика со всеми характерными особенностями морфологии, естественно, не могла возникнуть “на пустом месте”, поэтому предположение, что самые древние и “примитивные” *Lambeophyllum*, *Primitophyllum* и *Hillophyllum* имели еще более древнего общего предка, способного секретировать известковый скелет, не кажется невозможным. Так же как и высказанное выше — вероятность возникновения ругоз от докембрийских прародителей, имевших все особенности ругоз, но не способных продуцировать твердый скелет. Способность эта могла возникнуть в начале ордовика. И с этого момента началась стремительная эволюция ругоз и повсеместное их распространение. В раннем карадоке уже известны все три крупные обособленные группы — стрептелазматины, цистифилины, колюминарины — 5–6 родов. В среднем карадоке 13 родов и к концу ордовика 30 родов с доминированием одиночных форм (Scruton, 1979).

Морфологии скелета ругоз и методике его исследования посвящено много работ (Hill, 1935, 1936; Kato, 1963; Schoupppe, Stacul, 1966; Jell, 1969; Ивановский, 1971, 1975; Flügel, 1974, 1977; Латыпов, 1977, 1982, и др.). Изучением деталей строения скелета ругоз, развитием и возникновением отдельных или морфологически сходных скелетных структур также занимался ряд исследователей (Koch, 1882; Struve, 1898; Hill, 1936; Wang, 1950; Ивановский, 1967; Спасский, Кравцов, 1971, и др.).

Кратко рассмотрим морфологические признаки и их комплексы, позволяющие трактовать их как таксономические, чтобы использовать это при объединении и обособлении ругоз от всех других групп кораллов и распознавании их на уровне видов как в одном слое, так и в далеко разрозненных, одновременных и в различных регионах.

Какие морфологические особенности одиночных ругоз обращают на себя внимание в первую очередь? Именно особенности, а не просто видимые морфологические свойства. Вертикальные радиальные перегородки — септы видны в чашках всех ругоз, небольшие углубления в дне чашки — фоссулы были у большого количества этих кораллов, некрупные выпуклые вздутые пластинки между септами — диссепименты развивались почти у всех ругоз. Особенности строения одних из этих скелетных элементов по отношению к другим и должны нас интересовать, так как они указывают нам на обособленность носителей таких особенностей. Прежде всего преимущественно коническая форма кораллитов с различными проксимальными углами от острого до тупого и в различной степени рогообразно изогнутых: четкие продольные борозды и гребни (ребра), которые неодинаково ориентированы на различных сторонах кораллита; очень тонкие кольцевые линии, параллельные очертаниям верхнего края чашки — хорошо заметного углубления самой разнообразной формы и различной глубины на верхнем широком конце кораллита. Вот тот комплекс признаков, по которым с легкостью узнают ругоз среди любых других ископаемых



кораллов, при этом характерная ориентация продольных борозд и ребер: на выпуклой стороне под острым углом перисто по отношению к одной центральной борозде и окаймляющим ее с обеих сторон двум гребням; на вогнутой стороне параллельно друг другу; на боковых сторонах под углом к одному гребню, проходящему по середине каждой стороны, присуща только этим кораллам. У одиночных ругоз вставление метасепт (больших и малых) происходило только в точках по четырем линиям, так ясно выраженным на поверхности кораллитов (рис. 5, 6). Эти борозды и ребра, соответствующие большим и малым перегородкам, четко выражены и у тех кораллов, которые, как иногда кажется, не имели малых септ, и даже у тех цистириллид, которые в ходе онтогенеза "не имели" практически никаких септальных образований (Войновский-Кригер, 1974; Латыпов, 1977).

Дополнительное изучение химически отпрепарированных чашек кораллов (*Dentilasma honorabilis*) показало, что четкая продольная ребристость в их чашках (Латыпов, 1977, с. 65, табл. 1, фиг. 2) как раз является септальным аппаратом таких цистириллид. Каждое "ребро" в чашке соответствует борозде на эпитеке, а каждая "борозда" в чашке гребню на эпитеке. И более того, у верхнего края чашки септальные элементы несут на себе слабую боковую орнаментацию, по своей природе аналогичную начальным стадиям распадаения септ на арочные пластины (см. рис. 6). Трудно согласиться с А.Б. Ивановским (1967), считающим, что формирование мезентериальных камер связано лишь с пластинчатыми септами, а цистириллиды никогда не формировали отчетливых мезентериальных камер. Все склерактинии имеют мезентериальные камеры независимо от пластинчатости или шиповатости септ, те и другие встречаются в одном полипе. Даже совершенно, казалось бы, лишенные септ цистириллиды, имели развитый в различной степени септальный аппарат, всегда обнаруживаемый в их чашках. Это не всегда четкие, вертикально выступающие пластинчатые перегородки, как мы привыкли представлять себе септы, но всегда видимые радиально ориентированные вертикальные скелетные элементы в виде продольных валиков или гофрировки на стенках чашек; слабой струйчатости или четкой продольной ребристости, наподобие той, которую мы видим на внешней поверхности кораллитов (см. рис. 6); ряды шпиков или зернышек, как у *Plasmophyllum* (Birenheide, 1964) и т.д., эти скелетные образования и соответствующая им продольная ребристость — свидетельство существования септ, которые отлагались между мезентериальными складками полипа. В шлифах в большинстве случаев не встречаются срезы самого верхнего края чашки, а именно там всегда в полной мере развиты верхние концы септ, особенно малых. Последние не всегда удается обнаружить в средней и нижней частях чашек, даже хорошо отпрепарированных. В то же время на внешней поверхности четко видны следы заложения малых и больших септ. При 90–100 бороздах на эпитеке в чашке, без учета самого верхнего ее края, порой можно насчитать лишь 45–50 септ (см. рис. 6).

Специфическую ориентацию септальных перегородок ругоз не следует связывать с их прикрепленностью к субстрату и якобы в связи с этим рогообразной изогнутостью (Яковлев, 1904, 1956; Латыпов, 1975). Во-первых, первичные шесть перегородок после прикрепления личинки к субстрату закладывались на базальном диске полипа, не имевшем еще никакой изогнутости; во-вторых, вставление очередных метасепт у ругоз происходило до тех пор, пока увеличивался поперечник чашки кораллита вне зависимости от формы и изогнутости кораллита; в-третьих, билатеральная ориентация метасепт происходила в той же строгой последова-

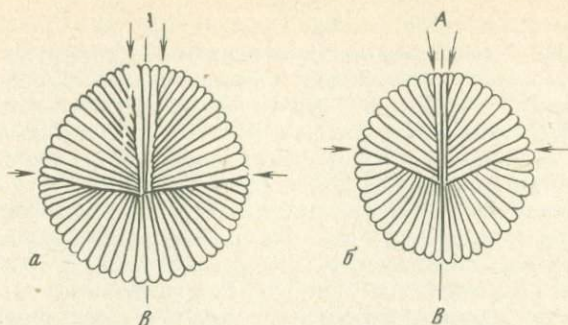


Рис. 5. Ориентация продольных борозд и ребер на эпитеке коралла

a — вставление метасепт у *Combophyllum*; *b* — схема ориентации протосепт и вставления метасепт для всех ругоз. Стрелками показаны линии, по которым происходило последовательное вставление метасепт и его направление в онтогенезе. При этом можно провести лишь одну плоскость симметрии А-В

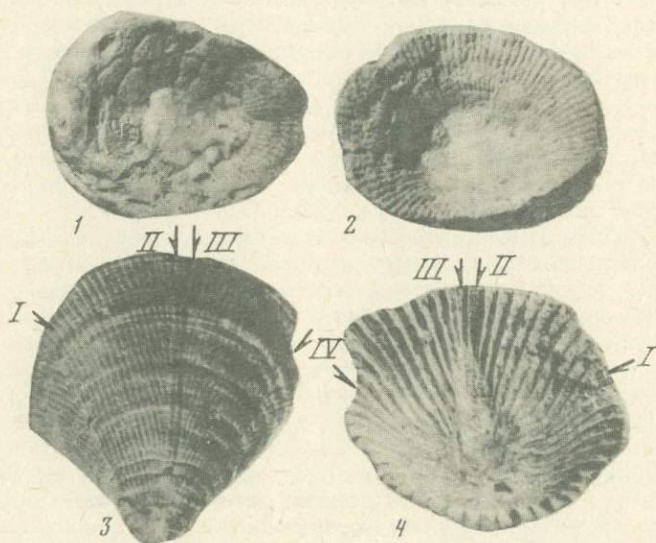


Рис. 6. Различное морфологическое выражение септального аппарата

1-2 — чашки цистиформных кораллов. *1* — видны ряды зернышек и струйчатость, *2* — четкая продольная ребристость, на обоих фото хорошо различима орнаментация верхних частей септ. Поздний лландовери, Сибирская платформа; *3-4* — внешняя поверхность и чашка стрептелазмоидного коралла. *I-IV* — линии, по которым происходило вставление метасепт. Хорошо видно, что 19 продольным бороздам на поверхности кораллита соответствуют 10 септ в чашке и лишь на самом верхнем ее краю каждой борозде соответствует септа большая и маленькая. Возраст и местонахождение те же

тельности, по четырем линиям, у совершенно не изогнутых конических кораллитов, не имевших никаких прикрепительных выростов, а также у абсолютно плоских дискообразных кораллов типа *Combophyllum* (см. рис. 5) с септами трех порядков (Marin, Plasquellet, 1973); и, наконец, рогаобразная изогнутость ругоз — свойство, скорее всего приобретенное в процессе эволюции. Первые ругозы имели строго коническую форму кораллита, а в ходе эволюции, как будет показано ниже, рогаобразность

этих кораллов возрастала. В конце ордовика разница длин выпуклой и вогнутой сторон была несколько миллиметров, а в конце палеозоя 50—100 мм. К тому же рогеобразная форма скелета довольно распространенное явление у беспозвоночных. Достаточно привести пример двустворчатых моллюсков *Hippurites* или брахиопод *Richthofenia*, которые своим внешним видом и продольной ребристостью напоминают скорее ругоз, и некоторые из них впервые были описаны как кораллы.

Зафиксированная на внешней поверхности в течение всего жизненного цикла ориентация септального аппарата многих ругоз демонстрирует, что это были двусторонне-симметричные животные (через тело коралла и его скелет можно провести лишь одну плоскость симметрии). Ранее было показано, что ругоз нельзя относить к четырехлучевым животным (Латыпов, 1975). Механизм вставления метасепт также показывает, что ругозам была присуща лишь билатеральная симметрия. Из всех возможных способов последовательного вставления очередных перегородок они "выбрали" лишь один — каждая очередная метасепта вставлялась только по направлению на главную протосепту (см. рис. 5).

Считается (Беклемишев, 1964; Вилли, 1968), что у кишечнополостных клетки фагоцитобласта приобрели эпителиальное расположение и сложились, впервые в истории животных, в единую пищеварительную полость, соединенную с внешней средой настоящим ртом. С кишечнополостными связывается и первое появление нервных клеток, а их ткани делятся примерно на те же, что и у высших животных: эпителиальную, соединительную, мышечную, нервную и репродуктивную. Все многоклеточные, стоящие иерархически выше кишечнополостных, обозначаются как *Bilateria*, указывая тем самым на принципиально новый уровень организации основного плана строения тела. На путях эволюции живых организмов происходило их развитие от бесформенных простейших (анаксонная амеба) до билатерально симметричных позвоночных. Можно предположить, что тело древнейших кишечнополостных, находясь на начальных стадиях интеграции тканей, преобразовалось из монаксонной формы путем дальнейшей перестройки в двусторонне-симметричное. Впервые зафиксированным находят это у *Cothonion simpomatium* (начало среднего кембрия Австралии) — вероятных предков ругоз, а у последних билатеральная симметрия тела постоянно существовала в ходе жизненного цикла. И это были уже не отдельные, а многочисленные кораллы, занимавшие одно из ведущих мест в формировании тогдашних морских экосистем и значительной части осадочных пород.

Билатеральная симметрия гипотетических ругоз и их самих фиксировалась скелетом, так что сформироваться она должна гораздо раньше, т.е. в докембрии. Главнейшие типы беспозвоночных обособились в венде и билатеральная симметрия, например, трилобитов не вызывает сомнения. Качественная перестройка симметрии кишечнополостных на совершенно иной уровень организации могла произойти в один из критических рубежей развития природных систем (Жирмунский и др., 1980) в начале последнего миллиардолетия.

Если принять, что кишечнополостные — первые многоклеточные животные в истории Земли и нам известно, что 63—70% видов многоклеточных докембрия приходится на долю кишечнополостных, то мы вправе предположить, что впервые билатеральная симметрия проявилась у этой группы животных. А отсюда принципиально другое объяснение двусторонней симметрии ругоз, а равно и склерактиний. Этот новый уровень организации живой материи — возникновение билатеральной симметрии и определял ориентацию первых направляющих мезентериев, ротовой щели и,

наконец, шести протосепт. Форма каждого конкретного кораллита и детали ориентации его септального аппарата в дальнейшем онтогенезе определялись взаимодействием генотипа и окружающей среды.

В чашках кораллитов, разумеется, хорошо отпрепарированных, прежде всего обращают внимание радиально ориентированные вертикальные пластинки и гребни или ряды шипов и зернышек (бугорков) различной длины, толщины, степени искривленности. Располагаются они билатерально или субрадиально. Эти пластинки или ряды шипов — септальные элементы — могут достигать или не достигать верхнего края чашки кораллита и доходить или не доходить до его оси. На поверхности пластинок септ бывают хорошо различимы различные неровности в виде шипиков, вздутый, бугорков, боковых выростов. Особенно эти неровности развиты на вертикальных верхних частях септ, ближе к краю чашки. Одна септа, как правило, выделяется среди других своими увеличенными или уменьшенными размерами. Такая септа, все кораллисты называют ее главной протосептой, очень часто располагается в хорошо заметном чашечном углублении — фоссуле. При этом по топографии вставления новых метасепт и их ориентировке по отношению к кардинальной протосепте у ругоз выделяют четыре типа формирования фоссул: 1 — новые метасепты вставляются субпараллельно главной, фоссулы узкие мелкие и глубокие, как правило, короткие; 2 — новые метасепты вставляются под четко выраженным углом к главной, фоссулы широкие, чаще мелкие, короткие и длинные; 3 — новые перегородки резко коленообразно изгибаются в сторону главной, примыкая к ней осевыми концами, фоссулы крупные, не очень глубокие, треугольные по очертанию; 4 — новые метасепты отходят в сторону от главной перегородки, фоссулы очень хорошо выражены, как правило, длинные. Во всех четырех типах осевые концы метасепт могут примыкать или не примыкать к главной протосепте, огибать или не огибать ее, в зависимости от длины и толщины последней. Все остальные вариации морфологии вставления новых метасепт, речь идет об очередных вставляющихся метасептах, первых в непосредственной близости от кардинальной перегородки, представляют собой лишь разновидности указанных типов.

Между септами заметны различной конфигурации и размеров выпуклые образования из горизонтальных скелетных элементов — днища тонкие плоские или разнообразно изогнутые пластинки, пересекающие всю полость кораллита или лишь его осевую часть и диссепименты — мелкие выпуклые пластинки в интерсептальных промежутках.

В осевой зоне во многих чашках заметны поднятия, образованные из переплетающихся или завивающихся одних септ или септ с днищами.

Изготовление серии шлифов или реплик позволяет увидеть дополнительные морфологические признаки, выявить микроструктуру скелетных элементов и проследить ход онтогенеза. Иногда незначительные, а порой существенные морфологические различия существуют между особями одной популяции, а сходные морфологические признаки встречаются у ругоз далеко не родственных и разделенных сотнями миллионов лет существования. Практически нет почти ни одного признака, чтобы он был присущ только этому таксону, или такого признака, который был бы обязателен для всех членов таксона, за исключением высших таксонов. За всю историю ругоз известен только один признак — пирамидальная форма кораллита с четырьмя крышечками на чашке, который был присущ лишь одному таксону — роду *Goniophyllum*. Естественно, морфологические признаки в ходе эволюции ругоз претерпевали развитие, появлялись одни характерные черты скелета и исчезали другие.

В истории ругоз четко прослеживается изменение формы и размеров

кораллитов. Первые одиночные кораллы были небольших размеров цератоидной, трохидной и цилиндроконической формы с глубокими чашками, занимавшими более половины высоты коралла. Уже к раннему силуру одиночные ругозы имели большой набор морфологических форм кораллитов различных размеров с различными типами чашек. Мною это было показано для стрептелазматид (Латыпов, 1982), но это положение может быть применимо для всех ругоз, так как многие из них уходят своими корнями именно к стрептелазматидам. Вместе с эволюцией жизненных форм кораллитов происходит уменьшение глубины чашки. Крайний тип развития — скелеты дискообразного облика, полностью перекрытые перисарком (Weyer, 1973a; Marin, plusquelles, 1973) (рис. 7). В ходе эволюции ругоз увеличились относительные размеры полипов. И хотя уже в позднем ордовике были кораллы от 7 до 70 мм в поперечнике чашки, массовые измерения кораллитов из различных регионов Земли показывают отчетливую тенденцию роста поперечников чашки (рис. 8). В ордовике основная масса кораллов имела поперечник чашки 15–22 мм, в силуре 20–30 мм, в девоне 25–40 мм, в карбоне, последней вспышке в истории ругоз, 35–45, 60 мм. При этом процент очень крупных кораллов, 50–70 мм и более в поперечнике чашки, также возрастал. Общеизвестно, что самые крупные ругозы были распространены в позднем палеозое (раннекаменноугольная эпоха).

Интересно отметить, что выявленное (Латыпов, 1982) для стрептелазматид увеличение в степени кривизны кораллитов и разницы длин выпуклой и вогнутой сторон значительно возрастает у ругоз к позднему палеозою. Если в ордовике такая разница исчислялась 7–11 миллиметрами, к концу лландовери — 17–25 мм, то у некоторых каменноугольных каниний разница длин выпуклой и вогнутой сторон достигала 50–100 мм (Добролюбова, 1952). Также четко прослеживается развитие вертикальных и горизонтальных скелетных элементов. Септальные элементы одиночных ругоз, представленные в начале их истории простыми клиновидными перегородками, с ровными боковыми поверхностями, усложняются в ходе эволюции и приобретают способность разнообразно орнаментировать поверхность пластинки септ. Сначала на септах появляются различного рода неровности, неориентированные и ориентированные, слабые боковые выросты на их изгибах и изгибах. К началу позднего силура возникает хорошо заметная каринация септ, которая к среднему девону имеет уже несколько типов, один из которых — полное распадение периферических концов септ на перпендикулярно ориентированные радиусу коралла разобщенные арочные пластины (рис. 9). Аналогичные септальные образования имеются у современных склерактиний (пектинииды, фавиды), только такие поперечные пластины у них несут дополнительную тонкую сложную орнаментацию. Усложняется и микроструктура септ от ламеллярно-фиброзной до сложной трабекулярной нескольких типов (Kato, 1963; Ивановский, 1975). При этом типов трабекул, по заложению центров из роста, было всего два — уни- и мультитрабекулярный (Kato, 1963). Все типы трабекул больших и малых перегородок, одного или нескольких циклов — все это лишь модификации мультитрабекулярных септ.

Осевые структуры, от сгустков сплошной склеренхимы через осевое завивание и переплетение горизонтальных и вертикальных скелетных элементов, развиваются в ходе эволюции в плотные столбики и сложно устроенные осевые колонны. Пластинки днищ, из простых единичных горизонтальных полных пластин, изменяясь, сначала начинают разнообразно изгибаться на краях, затем появляются дополнительные пластинки и после приобретения способности отлагаться в виде маленьких выпуклых

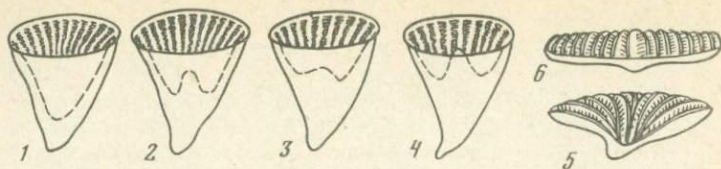


Рис. 7. Эволюция глубины чашек ругоз

1 — кораллы, имевшие очень глубокие чашки (хорошо развиты только вертикальные скелетные элементы), а также примитивные цистиформные ругозы; 2—3 — диафрагматоформные, плеоноформные и цистиформные ругозы; 4 — трехзонные кораллы; 5 — пателлоидные кораллы с септами, поднятыми над краем чашки; 6 — пуговичные ругозы с септами, полностью выступающими на базальном диске

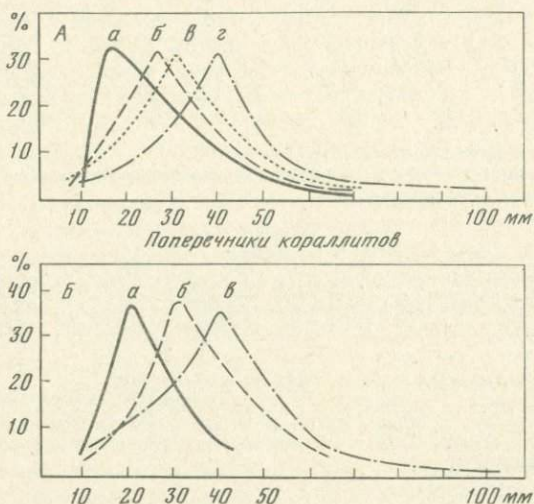


Рис. 8. Рост поперечника кораллитов в истории ругоз

А — поперечники кораллитов различных регионов Земли: а — ордовикские, б — силурийские, в — девонские, г — каменноугольные; Б — поперечники ругоз Северо-Востока СССР: а — ордовикские, б — пограничные девоно-каменноугольные, в — каменноугольные (турнейские). Пики кривых хорошо показывают увеличение размеров поперечников в течение палеозоя

пластинок — диссепиментов эволюционируют в несколько типов дниц, характерных для различных крупных групп ругоз (рис. 10). Для примера можно назвать каниноидные, аксиальные и пераксиальные у филлипастрейд, цистиформные, дница осевого столбика ваагенофиллид. А.Б. Ивановский (1975) приводит схему тенденции развития дниц и объясняет причины преобразования горизонтальных скелетных элементов большей простотой формировать их по "частям" из мелких неполных пластинок, чем полных редких, так как в последнем случае полип "значительное время вынужден был "висеть" на септах". В истории ругоз были кораллы без дниц *Lambeophyllum*, *Coelostylis*, *Acanthocyclus*, *Leolasma*, *Microcyclus*. У современных склерактиний скелетные постройки без дниц — не такое уж редкое явление. Чашки кораллитов у них достигают в поперечнике и в глубину нескольких сантиметров *Flabellum*, *Pectinia* и др. При этом полип совершенно спокойно "висит" на тонких септах, усаженных шипами, шипиками и другими неровностями. Усложнение горизонтальных скелетных элементов ругоз — факт несомненный, это видно на древнейших стреп-

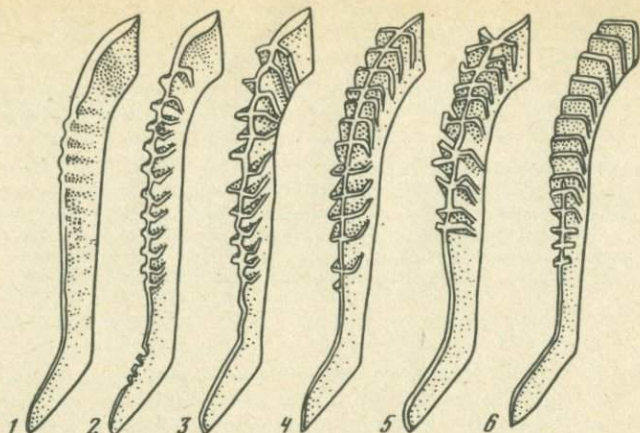


Рис. 9. Усложнение септальных перегородок

1—6 преобразование простой пластины септ в различно орнаментированные перегородки с большей поверхностью

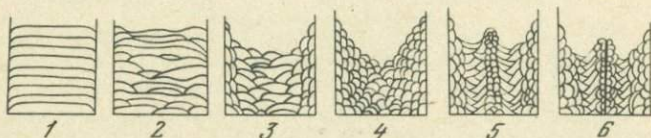


Рис. 10. Усложнение горизонтальных скелетных элементов

1 — полные днища, 2 — полные и неполные днища с дополнительными пластинками, 3 — двухзонные кораллы, неполные днища и диссепиментариум, 4 — цистиформные скелетные элементы, 5—6 — трехзонные кораллы, аксевальные, пераксевальные днища и диссепиментариум

телазматидях, одиночных цистирилладах (Латыпов, 1977, 1982) и более молодых колониальных филлипастреидах (Pickett, 1967). Из всех 250—300 родов ругоз едва ли наберется около двух десятков, характеризующихся полными или широкими каниноидными днищами.

Не следует рассматривать эволюционные преобразования скелета кораллов с позиций "выгодности", "удобности" и других аналогичных "критериев", принимаемых иногда с нашей человеческой точки зрения. Основная причина усложнения днищ как и остальных скелетных элементов ругоз, это, как считал еще Ж.Б. Ламарк, стремление к "совершенствованию", к прогрессу — сущность всего живого и закон эволюции. По Ламарку, направленность эволюции была predetermined. И хотя направленность вступает в кажущееся противоречие со случайными мутациями (последние вкупе с естественным отбором и определяют развитие всего живого), она была показана на многих группах животных и растений — от простейших до млекопитающих. Работы М. Неймайра, Э. Копа, Г. Осборна, В.О. Ковалевского и др. общеизвестны. Интерпретация таких палеонтологических хроноклин, как писал В.А. Красилов (1977), в качестве "прямых эволюционных линий" настолько утвердилась, что для многих эволюционистов понятия палеонтология и ортогенез стали почти синонимичными".

С другой стороны, Дж. Симпсон (1948) утверждал, что большая часть прямолинейности эволюции происходит скорее от тенденции к прямолинейности в головах ученых, чем от аналогичной тенденции в самой природе.

де. По-видимому, тут повинны первоначальные идеалистические толкования термина ортогенез как эволюции, целенаправленной, телеологически разворачиваемой по определенной программе силами, присущими самим организмам. Но дело в том, что направленность эволюции заключается не в "запланированности" или "внутренней закономерности" и тем более не в "предопределенности", определяющих какое-то одно и лишь такое, а не иное развитие. Направленность эволюции так же случайна (случайный ненаправленный характер наследственных изменений), как и закономерна (закономерность развития планеты Земля определяла векторизированное развитие среды). Развитие организма или какой-то группы могло пойти любым из бесчисленно возможных путей, но, получив (выбрав) случайное какое-то направление (за счет мутаций и приспособлений), они вынуждены все ближе и прямолинейней следовать этому, уже теперь определенному направлению. В этом закономерность направленности эволюции, в общем-то случайной по своей природе. Чем современнее организм приспосабливается к окружающей среде, тем уже и прямолинейнее становится его путь эволюции, ведя его порой к исчезновению.

Автор теории ортогенеза Г. Эймер (Eimer, 1897) считал главным определяющим фактором эволюции внешнюю среду, влияющую в определенном направлении на изменение наследственности наряду с ограничениями, которые закреплены в результате развития предков. Нет никакой необходимости ортогенезу в этом смысле противопоставлять теорию селективного генеза (ортоселекции), постулирующую случайность и уникальность эволюции (Simpson, 1944; Грант, 1980). Направленность эволюции — объективный факт, вытекающий из диалектики наследственных изменений организма и его связи с окружающей средой. Он не предугадывает прямолинейности направления эволюции ни в целом, ни в отдельных филумах; не исключает ни случайности в ее ходе, ни уникальности ее явлений.

История ругоз и их отдельных филогенетических ветвей (Minato and Kato, 1965; Pickett, 1967; Ивановский, 1975, 1976; Лапышов, 1977, 1982, и др.) показывает, что развитие в этой группе Anthozoa шло по пути увеличения поверхности гастроваскулярной полости полипа. Наблюдения на склерактиниях показали, что увеличение количества септ, их орнаментация, изменение рельефа дна чашки и т.д. ведет к увеличению гастроваскулярной поверхности, благодаря чему достигается более тесная связь между мягким телом и скелетом коралла (Hubbard, Росоок, 1972; Hubbard, 1973). У ругоз это увеличение шло в меньшей мере за счет роста относительных размеров, хотя общие размеры кораллитов от ордовика до среднего карбона возросли в три раза, но в основном за счет усложнения морфологии всех скелетных элементов. А если быть точным, происходило развитие морфологии мягкого тела коралла, увеличение его поверхности, следы этих изменений и усложнений мы и находим в скелете кораллитов. Единичные полные плоские пластинки днщ, развиваясь, превращались в многочисленные выпуклые неполные пластинки, переходящие на стенках чашек в еще более вздутые и многочисленные пластинки — диссепименты. Увеличивалось число радиальных перегородок, а сами септы на стенках чашек значительно увеличивали свою поверхность за счет различного изгибания каринации, распада на арочные пластинки и т.д. В осевой зоне усложнение различного рода образований из переплетающихся днщ, также увеличивающих общую поверхность гастральной полости полипа.

Нельзя, конечно, думать, что все без исключения ругоз усложняли свой скелет. Это был закономерный путь крупного единого таксона в истории и системе кишечнополостных.

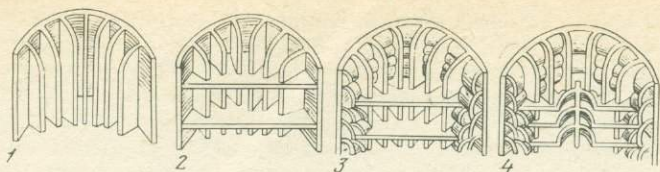


Рис. 11. Архитипы скелета ругоз и его усложнение

1 — кратероформные кораллы (*craterophormis*), имевшие глубокую воронковидную чашку и только вертикальные скелетные элементы; 2 — диафрагматоформные кораллы, отлагавшие кроме септ полные днища; 3 — плеоноформные кораллы, отлагавшие септы, днища и диссепименты; 4 — трехзонные кораллы, наряду со всеми остальными скелетными элементами способные постоянно образовывать осевые структуры из переплетений горизонтальных и вертикальных скелетных элементов

наряду с общим усложнением морфологии в отдельных филогенетических ветвях ругоз наблюдаются различные пути развития. Чрезвычайно монотонное и консервативное существование в течение 60–80 миллионов лет триплазматид, все это время имевших лишь просто устроенные полные днища с дополнительными пластинками и радиальные акантинные перегородки. И наоборот, узко специализированные цистириллы, в течение ашгилла полностью переобразовавшие горизонтальные скелетные элементы в цистиформные, в ходе первой половины силура развившие способность строить акантинный и пластинчатый септальный аппарат (практически из всех типов трабекул), а в раннем девоне — нормальные пластинчатые септы и большие, и малые, к среднему девону мезентериальные складки этих кораллов приобретают способность отлагать дополнительные многочисленные поперечно-радиальные перегородки по всей поверхности верхней края чашки. И все эти преобразования происходили параллельно с консервативно существующими триплазматидами, но в несколько более короткое историческое время (40–60 млн. лет). В отдельных таксонах ругоз могло происходить "обратное" преобразование морфологии скелетных элементов — показанное для ряда *Dibunophyllum bipartium* — *Caninia okensis* (Добролюбова, 1948), у которых в ходе эволюции редуцировалась сложная осевая зона из выпуклых переплетенных днищ и столбика, превращаясь в простые субгоризонтальные днища.

В истории формирования скелета ругоз и его усложнения можно наметить четыре генеральных этапа. Первый — способность постоянно отлагать вертикальные радиальные перегородки; второй — отложение наряду с септами горизонтальных полных скелетных элементов; третий — разделение полости полипа на две зоны; зону днищ и диссепиментариум; четвертый — создание трех зон гастральной полости: сложной осевой зоны, зоны днищ и диссепиментариума (рис. 11). Все многообразие скелетных особенностей и морфологических характеристик ругоз является лишь модификацией или специализацией одного из этих четырех архитипов их внутреннего строения и внешнего скелета.

Вся система скелетных элементов ругоз, являющихся отражением до мельчайших деталей строения мягкого тела, — направленный ряд развития морфологических черт, проходящий через все время существования этих кораллов. Движущей силой этих усложнений было "стремление живого к совершенству, что правильнее назвать сущностью. Именно, живые организмы наделены способностью активно приспосабливаться к переменным условиям абиотической и биотической окружающей среды. Вместе с тем как отдельные компоненты целостной биологической системы ругозы обладали качественной специфичностью (специ-

фичность механизма вставления вертикальных перегородок при образовании новых радиальных камер в гастроваскулярной полости наряду с чрезвычайно широкой возрастной и индивидуальной изменчивостью), которая вместе с возможностью активного приспособления к окружающей среде определяла направленность их эволюции, возможность последней. В то же время лишь на основе эволюции (возможность процесса регуляции системы) могло синтезироваться качественное своеобразие и многообразие ругоз как компонентов органического целого. В этой взаимообусловленности и целесообразности, и направленности развития живых организмов, его сущность.

Не ставя целью объяснение причин эволюции морфологических признаков этой группы кишечнополостных, мы рассмотрели особенности строения скелета одиночных древнейших кораллов и его развития, чтобы подойти к представлению понятия — таксономические признаки, без которого не представляется возможной классификация вообще и классификация кораллов в частности.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Таксономический признак — это любая особенность члена какого-либо таксона, по которой он отличается или может отличаться от члена другого таксона (Майр, 1971). Однако рассматривать таксономический признак как любую особенность организма было бы ошибочно. Характеристики, по которым особи одной популяции отличаются друг от друга (различия возрастные, например, увеличение количества септ или появление малых перегородок в процессе роста коралла), не являются таксономическими признаками. Но если кораллы различных популяций (таксонов) отличаются по наличию или отсутствию малых септ или количеством тех и других септ на порядок, то такие признаки становятся таксономическими.

Таксономические признаки — это все признаки, характеризующие популяцию, реальный природный вид, а не те признаки, которые удобны таксономисту. Желтовато-коричневая окраска фоссилизованного скелета кораллов из серии выборок венлокских биостромов Сибирской платформы отражает определенное специфическое свойство—признак, которое было присуще именно виду *Holomophyllum dentatum* (Ivanovsky), как природному явлению, имевшему специфическую особенность для всех особей по всему ареалу в течение всего венлока. Эта, скорее всего, физиологическая особенность влияла на выделение каких-то микроэлементов и окрашивала скелет при его постройке, зафиксировалась в ископаемом материале и позволяет нам теперь уверенно узнавать и отличать этот вид от любого другого.

У многих ругоз широкие клиновидные септы формировались на ранних и средних стадиях роста. Но это свойство вертикальных скелетных элементов не всегда может быть применено в качестве таксономического признака, так как оно не отличалось даже у групп однозонных и двухзонных кораллов. Особенность утончения таких септ в онтогенезе для некоторых групп кораллов характеризовалась определенными, присущими только им чертами (Добролюбова, 1948; Minato, 1961; Kato, 1969; Латыпов, 1982). *Phaulactis* по всему ареалу, от Готланда и Подолии до Сибирской платформы и Северной Америки, имели одинаковые особенности процесса утончения радиальных перегородок и проходившее параллельно с ним появление широкой зоны диссепиментов и более узкой зоны днищ. Все изменения у этих кораллов происходили посекстантно. Именно эти особенности и являются в данном случае таксономическими. Примерно

такое же свойство утончения септального аппарата было развито у других более древних кораллов. Поэтому при сравнении характеристик членов этих группировок это свойство — посекстантное сокращение склеренхимы — не может служить таксономическим признаком и необходимо выявить другие особенности. В нашем примере такой особенностью служит образование (параллельно с утончением септ) только одной зоны горизонтальных скелетных элементов — днищ и отсутствие зоны диссепиментариума у членов одной из группировок кораллов. Другой таксономической особенностью для обособления или объединения кораллов с широкими "каниноидными" септами служат различия или сходство их микроstructures.

Сравнение — основной метод таксономиста, изучающего какую-либо группу организмов. При сравнении популяций и таксонов выявляются всевозможные их особенности, в этих-то случаях любая особенность и становится таксономическим признаком, если при этих сравнениях выявляются различия или сходства по проявившимся особенностям. Билатерально-симметричный септальный аппарат с хорошо выраженными главной и противоположной протосептами — общая особенность раннепалеозойских и некоторых позднепалеозойских одиночных ругоз (*Crassilasma*, *Dinophyllum*, *Claviphyllum*, *Ufimia* и др.), здесь эта особенность выступает таксономическим признаком высокого ранга, объединяющим всех ругоз, и четко зафиксирована на их поверхности в виде закономерно ориентированных продольных борозд и ребер. С другой стороны, если у нескольких фенонов морфологически слабо отличающихся ругоз только в одном из них все особи имеют четко билатерально ориентированный септальный аппарат с хорошо выраженными главной и противоположной перегородкой (такие примеры будут подробно рассмотрены ниже в гл. 4), то мы вправе особенности членов этих фенонов считать таксономическими признаками. К каким таксонам относить этих ругоз — это уже особая тема, зависящая от конкретной ситуации.

Трудности в отношении безуспешного поиска существенного признака видовых различий вовсе не означают, что нет выхода из этой проблемы. Напротив, не уповая на какой-то один "существенный" признак, следует учитывать все без исключения признаки, но не сами по себе, а конкретные в каждой конкретной ситуации, в сравнении и коррелятивной связи. Таксономисты, используя большой арсенал признаков, сознательно или подсознательно делают их на "надежные" и "ненадежные". Последних особенно много у одиночных (как вообще у всех) кораллов ввиду их прикрепленного образа жизни и постоянного роста в течение всего жизненного цикла. Благодаря этому многие признаки у кораллов чрезвычайно пластичны и переменны, что неоднократно отмечалось (Vaughan, 1907; Gravier, 1911; Яковлев, 1913; Crossland, 1952; Ивановский, 1965; Veron, 1976; Тесаков, 1978; Латыпов, 1977, 1982 и др.). Такие признаки, как количество септ, пластинок днищ, рядов диссепиментов, размеры септ и пластинок горизонтальных скелетных элементов и т.д., сами по себе ничего не дают, особенно внутри одного таксона, так как их количество и размеры различны не только у разных особей одной популяции, но и одного экземпляра в ходе онтогенеза. Устойчивые качественные признаки — постоянное развитие больших и малых перегородок, шиповатые или пластинчатые септы, наличие постоянно развитых различного рода осевых образований и столбиков, постоянно выпуклые или вогнутые, всегда полные или только дистифорные днища, напротив, хорошо выявляются и служат удобными маркерами в процессе классификации. Легко отличить одиночную ругозу от склерактинии по характеру заложения септального аппарата; древних

стрептелазматид с полными днищами и пластинчатыми септами от более молодых триплазматид тоже с полными днищами, но без обильных склеренхимальных отложений наряду с акантинным септальным аппаратом; узкоспециализированных цистифиллид от всех других ругоз по цистиформному облику горизонтальных скелетных элементов и развитию на них обильных склеренхимальных отложений.

Одни и те же признаки могут иметь большое таксономическое значение или не иметь такого. Диафрагматофорные днища и рабдакантинные септы у *Tryplasma* — родовые признаки, а у *Pseudophaulactis* в онтогенезе одного экземпляра пластинки днищ могут быть от полных субгоризонтальных до цистиформных интерсептальных (Латыпов, 1982), даже цистиформные днища цистифиллид в случае травматизма могут быть полные (см. рис. 19) Лансдалеодные диссепименты могут быть характерным признаком какого-нибудь семейства, указывая на определенный ход и стадию онтогенеза, а в других таксонах они не имеют никакого таксономического статуса, развиваясь спорадически в различных частях на периферии коралла.

Особенно осторожным следует быть в отношении таких признаков, как различные типы трабекул и микроструктура септ. На таксономическое значение микроструктуры септального аппарата существует несколько точек зрения, порой диаметрально противоположных. Вон (Vaughan, 1943) считал микроструктуру септального аппарата родовым диагностическим признаком, Ван Хунцин (Wang, 1950) всю систему ругоз построил преимущественно на сходстве и различиях микроструктуры септ, Леконт и Джелл (Lecompte, 1952; Jell, 1969) считали микроструктуру характеризующей семейство, Като (Kato, 1963) полагал, что септальные структуры могут быть стабильны в какой-то группе кораллов и изменчивы даже в одном кораллите. Автор (Латыпов, 1976, 1977, 1982) показал, что микроструктура септ кораллов одного вида может быть различной в различных популяциях и в онтогенезе одного экземпляра. Ивановский (1975) приводил в качестве наглядного примера различие типов трабекул у триплазматид, среди которых четко различаются одиночные и колониальные ругозы именно по типам трабекул (*Cantrillia*—*Halacanthia*, *Tryplasma*—*Rhabdacanthia*). Здесь следует заметить, что ругозы в этих парах, первые от вторых, прежде всего четко отличаются (обособляются в отдельные роды) одиночной и колониальной формой существования. Она-то и служит в данном случае необходимым таксономическим признаком, а тип трабекул в этой ситуации избыточный признак, не дающий дополнительной информации. Также бесполезен для таксономических целей здесь признак "диафрагматофорные днища", так как он не позволяет нам обособить *Tryplasma* от *Rhabdacanthia*. Голакантные или рабдакантные трабекулы септ мы можем использовать в качестве родовых признаков (у *Hedströmophyllum* всегда только голакантные трабекулы, а у *Holmophyllum* они развивались лишь у одного вида на ранних стадиях онтогенеза), но в то же время нам известны оба эти типа трабекул в диморфакантинных септах *Acanthocyclus flertcheri* (Hill, 1936) и изменение от голаканта до рабдаканта в онтогенезе цистифиллид (Латыпов, 1977). Также естественно, что одни признаки могут быть полезны при классификации, но бесполезны при определении (развитие крышек у некоторых кораллов), и, наоборот, незаменимы при определении, но не столь важны при классификации (мы легко узнаем ордовикских *Lambeophyllum profundum* и силурийских *Cystiphyllum densum* по очень глубокой, до 3/4 высоты коралла чашке, но этот признак не помогает при классификации этих кораллов).

Таксономическая ценность признака у одиночных ругоз в очень значительной степени зависит от его адаптивного значения, несмотря на кажущуюся

щуюся сходность вроде бы четко ограниченных условий их жизни, если судить по тем осадкам, в которых они находятся, и по среде обитания современных кораллов. Большинство одиночных ругоз, адаптируясь к окружающей среде, приобрело рогообразную форму кораллита, в различной степени изогнутую по оси симметрии. Этот широко распространенный признак может, однако, иметь большое таксономическое значение, если он имеет специфическую форму выражения. Так, *Calceola* и *Rhizophyllum* туплеобразные с крышкой на чашке, *Acanthocyclus* — пуговицеобразные, *Goniophyllum* — пирамидальные с четырьмя крышечками; кораллиты каждого из этих родов характеризуются лишь такой, характерной для них жизненной формой.

Хотя *Calceola* и *Rhizophyllum* иногда трудно отличить по форме (первые без диссепиментов, у вторых горизонтальные скелетные элементы выполнены сплошь везикулярной тканью), но, где бы не находили такие кораллы — в Европе, на Урале, в Азии или Северной Америке, у них всегда характерная форма и внутреннее строение. Крышечные туплеобразные цистиформные кораллы из силурийских популяций Готланда, Подолии или Зеравшано-Гиссарской области Средней Азии, так же как и из девонских популяций Урала, Алтая или Северной Америки, всегда отличались одним комплексом признаков, обособлявшим их от других ругоз и, несомненно, реально существовали как единая таксономическая целостность среди остальных цистифилид. Их популяции относятся к нескольким видам *Rhizophyllum*. Такое удивительное единообразие таксономистов многих стран уже на протяжении более ста лет — это один из лучших примеров оценки комплекса морфологических, экологических и других признаков, популяционной, внутривидовой, географической и временной изменчивости таксона из суммы видов, длительно существовавших в природе, а не “видов таксономиста” или “палеонтологических видов”. Большинство *Crassilasma*, *Porfirieviella*, *Dinophyllum*, *Pseudophaulactis* из силура Сибирской платформы имели трохонидную и турбинатную форму кораллитов (рис. 12). И лишь некоторые из *Dinophyllum* и *Crassilasma* тяготеют к формированию пателлоидных жизненных форм. Но в нескольких выборках выделялись кораллиты сильно уплощенной пателлоидной формы с особенно мелкой чашкой с субгоризонтальными стенками. Именно в этом случае особенность формы кораллитов, выявленную в нескольких фенонах различных популяций, мы вправе рассматривать как таксономическую. Впоследствии исследование других признаков позволило обнаружить четкую обособленность этих кораллов от всех известных *Dinophyllum* (Латыпов, 1982).

Адаптации к частным нишам (в биостромах, биогермах и т.п.), хотя и ярко выражены (хорошо развитые корни прикрепления, четкие и многочисленные пережимы и вздутая поперечника кораллита, многократная переориентация чашки в ходе роста коралла), не имеют таксономического значения. Выборка около 200 экземпляров из венлокского биострома Сибирской платформы представлена 16 видами 7 родов совершенно неотличимых по внешней форме кораллитов. Такая же картина наблюдалась в остальных подобных сообществах этого региона, Южного Верхоянья и коралловых постройках Подолии.

Исследование различных стадий онтогенеза и развития скелета в ходе жизненного цикла, хорошо контролируемых на одиночных ругозах, может обеспечить надежную таксономическую информацию. В моей коллекции ругоз Сибирской платформы имелось несколько фенонов, по своим признакам на поздних стадиях роста практически неотличимых от *Syathactis tipus* (Ивановский, 1963, с. 75, табл. XIX). Изучение их онтогенеза показа-

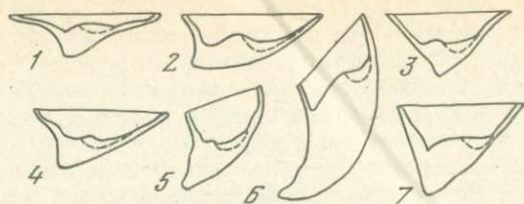


Рис. 12. Жизненные формы некоторых стробилозатмид
 1 — уплощенная пателлоидная форма кораллитов, характерная лишь для *Dino-*
phyllum; 2, 4 — формы, характерные для *Dinophyllum* и *Crassilasma*; 3, 5—7 — фор-

мы, обычные для большинства стробилозатмид

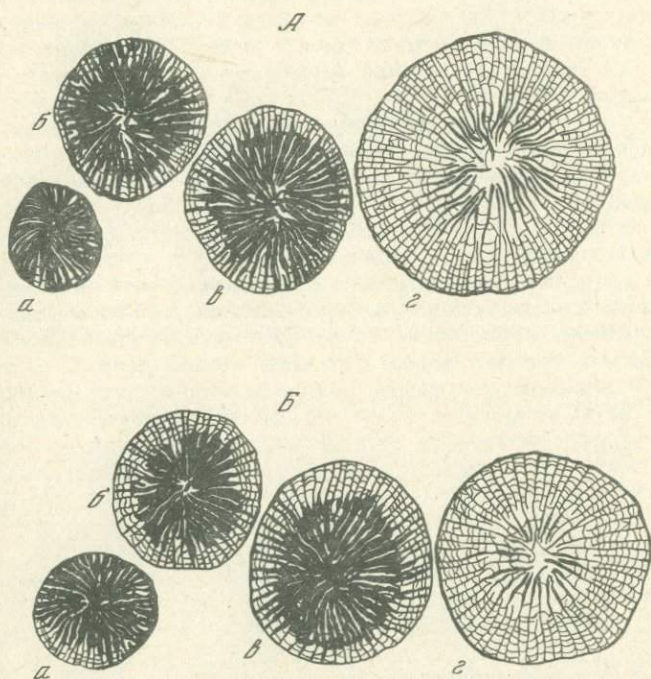


Рис. 13. Онтогенез кораллов различных палеопопуляций вида *Phaulactis cy-*
athophylloides

А — поздний лландовери Сибирской платформы; Б — ранний лудлов Подолии,
 а—с — последовательные стадии роста

ло, что толстые на ранних стадиях до взаимного слияния септы с ростом коралла утончаются. Утончение септ начинается от стенки коралла и идет по направлению к центру. Как только появляются свободные от утолщения интерсептальные камеры, сразу начинают откладываться диссепименты.

По мере дальнейшего освобождения септ от утолщений диссепименты занимают все большее пространство кораллита. Когда утончение септ происходит на $1/6-1/5$ часть поперечника кораллита, начинают интенсивно вставляться малые перегородки, осевые концы некоторых из них при этом могут быть утолщены. С возрастом все септы становятся очень тонкими, малые — достигают в длину $2/3$ больших перегородок, а широкая зона диссепиментов занимает до $2/3$ поперечника кораллита.

В принципе похожий ход онтогенеза характерен и естественен для нескольких родов плеонофорных кораллов. Но каждый из таксонов имеет свои особенности (посекстантные изменения или одновременные по всему периметру чашки) индивидуального развития особей. Именно ход жизненного цикла, выявленный выше, является особенностью кораллов, известных как *Phaulactis*, и позволяет установить их надежную таксономическую принадлежность. Позже, когда появилась возможность собрать коллекцию ругоз из силурийских разрезов Подолии, я обнаружил точно такие же кораллы из фенонов малиновецкого горизонта, известные как *Phaulactis*. Ход их онтогенеза и строение зрелых стадий до мелочей оказались сходными (рис. 13). Поздний лландовери Сибирской платформы и ранний лудлов Подолии! Тысячи километров и добрый десяток миллионов лет разделяют эти две популяции столь сходных во всем кораллов, принадлежащих к одному виду, и не потому что сходны, а именно они сходны потому, что являлись животными одного вида. Аналогичный ход онтогенеза у фаулактисов Северной Америки (Oliver, 1962), Гренландии, Австралии (MacLean, 1974, 1977) и др. Эти примеры лишней раз говорят о том, что такие признаки не выдумка таксономиста, не они создают таксон, но что эти признаки существовали у животных, объединенных одним таксоном в родственную группу кораллов, живших в морских силурийских бассейнах на всей Земле.

Н.Я. Спасский и А.Г. Кравцов (1971), говоря о закономерностях появления морфологически сходных структур в эволюции ругоз, подчеркивали, что многие исследователи, сталкиваясь с материалом из нескольких геологических периодов и встречая морфологически сходные формы, иногда ошибочно определяли их систематическую принадлежность или возраст. Весьма показательным примером конвергентного признака они приводят "каниноидные кораллы". Выше отмечалось, что широкие "каниноидные" септы не могут служить четким таксономическим признаком, поскольку такие расширения септ абсолютно одинаково устроены у совершенно различных кораллов и могли развиваться и исчезать (утончаться в онтогенезе) у одного коралла. Нельзя не согласиться, что "коренные отличия надо искать прежде всего в онтогенезе", но не только на ранних стадиях, как пишут эти авторы. Ранние стадии очень многих кораллов представлены лишь утолщенными до полного слияния вертикальными скелетными элементами (юношеские стадии *Helicelasma*, некоторых *Grewingkia*, *Crassilasma*, *Holophragma*, *Phaulactis*, *Caninia* и др. практически неотличимы). Онтогенезы родственных особей проходят по сходному пути, потому что предопределены наследственностью, пример этому развитие *P. syathophylloides*, рассмотренный выше. Индивидуальное развитие организмов в родственных таксонах проходит по определенному характерному для каждого таксона пути (Minato, 1961; Neuman, 1969; Латыпов, 1982). Таксоны далеких в родственном отношении линий развития принципиально различаются ходом онтогенеза. Проанализируем для примера имеющие "общие черты морфологического сходства" (Спасский, Кравцов, 1971) *Pseudophaulactis lykophylloides* и *Caninia inostrancewi* (рис. 14). У псевдофаулактисов на ранних фазах неанчиской стадии при поперечнике 4—8 мм скелетные элементы представлены большими и малыми септами, при этом они сливаются друг с другом латерально целиком по всей чашке или в главных секторах, а также полными и неполными выпуклыми днищами, единичные из них могут быть интерсептальными.

Канинии на этих же стадиях тоже имеют большие и малые перегородки, но большие септы в единичных случаях сливаются полностью, почти всегда они разграничены хотя бы узкими интерсептальными промежутками. Горизонтальные скелетные элементы каниний представлены полными

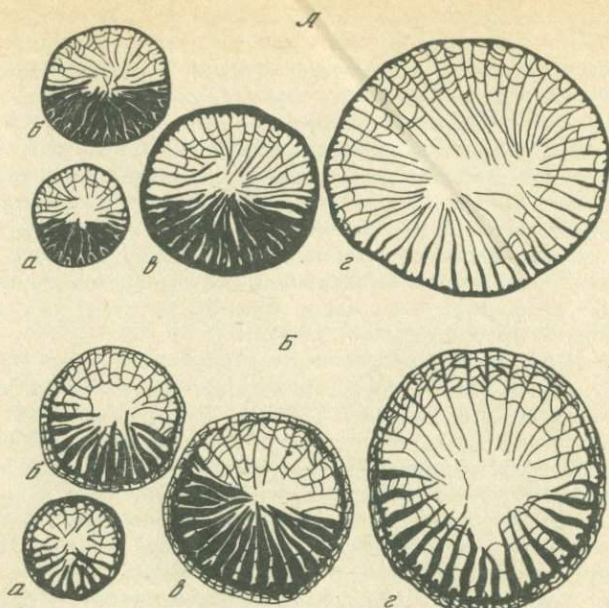


Рис. 14. Онтогенез кораллов далеких в родственном отношении таксонов
 А — *Pseudophaulactis lykophylloides*, поздний лландовери; Б — *Caninia inostrancewi*, ранний карбон, а-з — последовательные стадии роста

и неполными выпукло-вогнутыми днищами и одним-двумя рядами диссепиментов.

В ходе дальнейшего онтогенеза у псевдофаулактисов идет интенсивное утончение вертикальных скелетных элементов, вплоть до тонких септ и преобразование пластинок днищ в мелкие выпуклые, часто интерсептальные, особенно в противоположных секторах. Малые перегородки практически не изменяются, зона диссепиментов не развивается и отсутствует совсем. У каниний большие септы не теряют утолщений до самых зрелых стадий, в ходе онтогенеза их ширина различна в главных и противоположных секторах. Они могут быть тонкими в противоположном секторе на средних фазах неанической стадии, а затем утолщаться на некоторое время и опять становиться тонкими (Добролюбова, 1948, табл. 1, фиг. 18-23, 26). По мере роста коралла увеличивается зона диссепиментов, достигая трети поперечника кораллита, неровные выпукло-вздутые редкие пластинки днищ преобразовываются в частые субгоризонтальные, малые перегородки незначительно увеличиваются в длину. Как видно, индивидуальные развития кораллов этих популяций различаются в корне. Одни из них — диафрагматофорные, имели утолщения вертикальных скелетных элементов на ранних стадиях роста и интенсивно совсем избавлялись от них в онтогенезе, увеличивая в основном за счет этого интерсептальные камеры, и незначительно изменяли строение горизонтальных скелетных элементов. Другие — плеонофорные — такой тенденции не обнаруживают, у них в процессе роста коралла происходило увеличение зоны диссепиментов, развитых с самых ранних фаз неанической стадии, расширение интерсептальных камер в основном за счет роста коралла, незначительное утончение септ и преобразование выпуклых днищ в субгоризонтальные. Зрелые стадии этих кораллов не имеют ничего общего с ранними стадия-

ми, тем более "морфологически сходных черт". *P. lycophylloides* имели нитевидно тонкие большие и едва выступающие из тонкого периферического ободка малые септы, выпукло-вздутые неполные днища, интерсептальные в противоположных секторах, никогда не имели зоны диссепиментов. У *S. inostrancewi* — большие септы всегда в той или иной мере клиновидно расширены в главных секторах, тонкие короткие малые перегородки, немного заходящие в широкую зону диссепиментов, субгоризонтальные днища. О качественной однозначности таксономических признаков здесь не может быть речи. Конвергентное сходство между таксономически далекими формами возникает независимо друг от друга, оно имеет частный характер и проявляется только по отдельным признакам (Шмальгаузен, 1939). Каждый из этих видов как целое всегда сохраняли свою таксономическую обособленность и специфичность.

Приведенные примеры конвергентного сходства кораллов некорректны (Спасский, Кравцов, 1971). Лишь строго маркированные выборки фенонов с дальнейшим популяционным анализом позволяют снять многие вопросы и недоразумения при исследовании ископаемых кораллов.

В онтогенезе *Pseudophaulactis* и *Phaulactis* аналогичный способ утончения септальных элементов (Ивановский, 1963), но на этом их сходство кончается, поскольку у первых лишь исчезала склеренхима, а у вторых наряду с этим интенсивно увеличивалась зона диссепиментов, происходило вставление малых перегородок и их значительный рост в длину. Приведенные примеры показывают большую роль изучения онтогенезов (Кальо, 1960; Minato, 1961; Ивановский, 1963, 1965, 1975; Neuman, 1969; Weyer, 1973b, 1974; Латыпов, 1982 и др.). Особенность онтогенезов служит надежным критерием как для низших (Ивановский, 1975), так и остальных категорий таксонов.

Не имея правильного представления о ценности различных признаков, границах их варибельности, таксономист вынужден рассматривать большое число признаков или искать малое число "выигрышных" признаков. Оба пути чреваты нежелательными эффектами. Первый — чрезвычайной затратой времени на исследование избыточных признаков, зачастую приводящих к одному и тому же результату, второй — к утере завуалированных последствий частных адаптаций, параллелизма и конвергенции.

Признаков, однозначно указывающих на ранг данной категории, практически нет ни в одной группе кораллов. Ни один род, кроме *Goniophyllum*, не удастся диагностировать по одному признаку, даже в тех родах, которые одинаково и однозначно понимаются всеми исследователями; признак, диагностичный для большинства видов, изменяется или отсутствует совсем, по крайней мере у одного вида. Так, радиальная ориентировка септального аппарата, характеризующая *Kymocystis*, отсутствует у одного из видов этого рода, а морфологические различия внутри семейства между цистициллами *Dentilasma* и *Goniophyllum* гораздо больше, чем в других не родственных таксонах. Первые имели цилиндрикоконическую и коническую с округлой чашкой форму кораллитов и слабо развитый септальный аппарат из низких ламеллярных ребер, вторые — пирамидальную форму кораллитов с субквадратной чашкой и хорошо развитый септальный аппарат из рабакантинных шипов. Морфы внутри одной популяции *Holmophyllum dentatum* различаются по хорошо заметным признакам несравненно больше, чем два вида *Neocystiphyllum* из этого же палеобиоценоза (см. гл. 4).

В классификационной практике ругоз ни одно морфологическое свойство не может быть чрезвычайно важным или более значимым, чем какое-либо другое. Только комплекс признаков, особенности онтогенеза и пределы изменчивости признаков вместе с палеоэкологическими и геохроно-

логическими данными позволят обособливать один таксон от другого и верно его диагностировать.

Следовательно, за таксономический признак может быть принята любая особенность, отличающая данный член популяции от членов других популяций, и эта особенность может характеризовать любое свойство коралла, выраженное в его скелете (морфологическое, экологическое, ход онтогенеза и т.д.), и которое мы можем сравнить с другими свойствами. Эмпирическая ценность тех или иных признаков обычно определяется той конкретной группой кораллов, которой занимается специалист (Minato, Kato, 1965; Ивановский, 1969, 1978; Neuman, 1969; Тесаков, 1978; Латыпов, 1977, 1982). Суммируя вышесказанное и выводы Майра (1971) по этому же поводу, подчеркнем следующее.

1. Линейные измерения и меристические признаки у кораллов могут быть признаны только в статистическом сравнении, коррелятивной связи или в отношениях одних величин признаков к другим.

2. Устойчивые качественные признаки особенно полезны при распознавании таксонов.

3. Таксономические признаки, подверженные параллелизму, конвергенции, итерации, связанные с утратой или редукцией, следует использовать с особой осторожностью.

4. Таксономические признаки выражают особенности биологии их носителей. Учет и понимание этих особенностей служит предпосылкой для правильной оценки этих признаков.

5. Особенность онтогенеза служит надежным критерием таксонов всех категорий.

6. Таксономические признаки — это не присущие самим членам популяции признаки, а их относительные свойства по отношению к другим популяциям, их особенности, позволяющие не столь различать их, сколько обособливать.

7. Один и тот же фенотипический признак может иметь разную ценность и разную степень постоянства в разных таксонах и даже внутри одной филетической группы. Вес, придаваемый данному признаку, зависит главным образом от степени его постоянства в данной группе.

8. По одному-двум признакам несколько таксонов могут быть неотличимы, но комплекс определенных признаков и ход онтогенеза характерны и уникальны лишь для каждого конкретного таксона.

Глава 4

КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

В своей работе мы не имеем дела с видами как таковыми, мы исследуем особи, выборки и серии выборок. Первое, что мы делаем, — объединяем их в группы фенотически сходных экземпляров — феноны. Феноны, собранные в одной местности (геологическом горизонте), могут представлять разные виды или внутривидовые дифференциаты. Чтобы иметь возможность выбора альтернатив, необходимо досконально изучить индивидуальную изменчивость, проведя в полной мере ее качественный и количественный анализы. Только при наличии достаточно большого количества тщательно маркированных экземпляров возможен всесторонний анализ изменчивости.

У кораллов изменчивость особенно высока и разнообразна, "если мы узнаем ее пределы, мы должны будем узнать границы непохожих видов" (Vaughan, 1907). Величины отдельных признаков у кораллов могут меняться в 10—15 раз даже в одной популяции (Тесаков, 1978; Latypov, 1980; Латыпов, 1982). Чрезвычайная изменчивость ругоз была показана многими исследователями (Hill, 1938; Добролюбова, 1948; Сошкина, 1948, 1960; Войновский-Кригер, 1971, и др.). Д. Хилл, изучив изменчивость каменноугольных ругоз Шотландии, объединила под одним видовым названием 77 видов и 7 родов, установленных предыдущими исследователями. Из более чем полутысячи экземпляров кораллов, оказавшихся представителями одного вида *Dibunophyllum bipartum* (Добролюбова, 1948), нельзя было найти двух, по существенным признакам абсолютно между собой одинаковых. У одних особей другого каменноугольного вида ругоз септы могли быть нормального типа, а у других в виде тонких коротких шпиков на выпуклости диссепиментов (Оноприенко, 1976). В различных срезах одного коралла микроструктура септ могла быть и голакантной, и рабдакантной, пластинки днищ могли быть и цистифорные, и полные субгоризонтальные в непосредственной близости друг с другом (Латыпов, 1976, 1977, 1982). Внутри одной ископаемой выборки (популяции) мы можем с успехом проследить все типы изменчивости, включая полиморфизм. Ниже на конкретных выборках кораллов рассмотрим пределы вариации различных признаков в различных фенонах, разделение или объединение последних в определенные таксоны.

Ю.И. Тесаков (1978) на табулятах убедительно показал зависимость изменчивости от численности популяции. Позже автором на ругозах также было показано (Латыпов, 1982), что пределы и границы вариаций признаков вида определяются величиной серии выборок локальных популяций и, чем больше серия, тем полнее представлена его изменчивость и точнее определяются границы морфологических характеристик вида. На конкретных примерах анализировались качественные и количественные признаки (исчезновение склеренхимы, вариации поперечников кораллитов и количества септ, количество днищ на 1 см роста животного и др.). Сначала определялась изменчивость в ходе онтогенеза одного экземпляра, затем на выборке из одного населения, заведомо не перетолженного, и, наконец, оценивалась изменчивость всей выборки 24 последовательных популяций. Один и тот же экземпляр показал в ходе онтогенеза вариации ширины кардинальной септы от 0,25 до 0,6 мм, ее длины от 3,4 до 6,0 мм, поперечника от 10,5 до 16 мм и 15 днищ на 1 см длины кораллита. Степень изменчивости первых двух признаков соответственно 2,4 и 1,7. Выборка населения из четырех экземпляров показала почти двухкратное увеличение степени изменчивости этих же признаков. Серия из всех популяций позволила выявить многократное увеличение степени изменчивости всех признаков, за исключением одного — количества пластинок днищ на 1 см роста кораллита. Этот признак был довольно устойчив, количество пластинок днищ колебалось от 14 до 17, очень редко до 19. В то же время размеры пластинок варьировали даже в одном экземпляре от 1,5 до 22,5 мм, выявляя 15-кратную степень изменчивости этого признака. Также высока степень вариации ширины главной перегородки — 12 и ее длины — 6. Как хорошо видно, степень изменчивости признаков прямо возрастает с ростом количества экземпляров в популяции. При большом увеличении числа экземпляров и популяций границы вариаций признаков выравниваются, выявляя ту степень изменчивости, которая характеризовала конкретные признаки каждого вида. Устойчивые признаки при этом держались в пределах 1—1,5, переменные же показывали 12—15-кратную изменчивость.

Теперь же на нескольких сериях выборок ругоз рассмотрим примеры распознавания различных фенонов и влияние результата всестороннего анализа изменчивости на обособление таксонов, предварительно сделав две методологические оговорки. Во-первых, во всех своих таксономических построениях мы будем руководствоваться гиподигмом. Гиподигм данного таксономиста на данное время и для данного таксона вмещает все экземпляры, лично ему известные на это время, рассматриваемые им в качестве недвусмысленных членов одного таксона и используемые им совокупно как модель, о которой он делает вывод как о популяции (Simpson, 1961). Во-вторых, кораллы, как известно, растут в продолжение всего жизненного цикла, и, например, у одиночных (ископаемых и современных склерактиний в равной мере) может быть более тысячи септ. В ходе эволюции одиночных ругоз также отмечалось увеличение количества перегородок от 6 до 150. В связи с этим принимаем, что количественные признаки у ругоз (такие, как количество септ, размеры поперечного сечения, пластинок днищ, их количества на единицу высоты кораллита и т. д. и т. п.) сами по себе ничего не значат, а имеют весьма различное значение только в сравнении и коррелятивной связи или отношениях друг с другом и выявляются, как правило, лишь при значительном количестве статистически обработанного материала.

ФЕНОНЫ МОРФОЛОГИЧЕСКИ РАЗЛИЧИМЫЕ

В нашем распоряжении выборка ругоз (около 200 экземпляров) из одного биострома мощностью немногим более метра и протяженностью 30 м, причем среди этой выборки есть отдельные подборки из очевидных захороненных на месте гнездовых поселений. По внешней форме все экземпляры одиночных кораллов, за исключением двух, совершенно неотличимы. Это цилиндроконические и конические кораллиты в различной степени рогообразно изогнутые, хорошо развитыми прикрепительными выростами и частыми, резкими явлениями "омолаживания". По строению скелетных элементов, хорошо различимых морфологически с первого наблюдения, вся выборка кораллов распадается на 10—13 фенонов, многие из которых хорошо узнаются, имеют хороший разрыв и легко определяются. Но некоторые из фенонов по своим признакам не позволяют сделать однозначных выводов о их принадлежности к каким-либо определенным известным таксонам, как и отнесении их к новым таксонам. Остановимся на этих примерах подробно.

По хорошим различимым комплексам морфологических признаков выявлены три довольно отчетливых фенона цистиформных ругоз. Первый — цистириллы с просто устроенным септальным аппаратом из редких, радиально не ориентированных коротких шипов на поверхности диссепиментов, слабой продольной гофрировкой на стенках чашки и немногочисленными отложениями склеренхимы на горизонтальных скелетных элементах. Второй — цистиформы с радиально расположенными четко видными септальными элементами, с обильными, иногда в виде широких колец базальными отложениями склеренхимы. И, наконец, цистириллы с ясно-радиально расположенными рядами рабдакантинных септальных элементов, напоминающими нормальные пластинчатые септы, склеренхимальные базальные отложения умеренные (рис. 15—22).

В строении септального аппарата кораллы фенонов имеют существенные различия, но не имеют таковых в строении днищ и диссепиментов. Зная, что горизонтальные скелетные элементы у ругоз очень изменчивый признак (Ивановский, 1963, 1975; Войновский-Кригер, 1971; Латыпов, 1977,

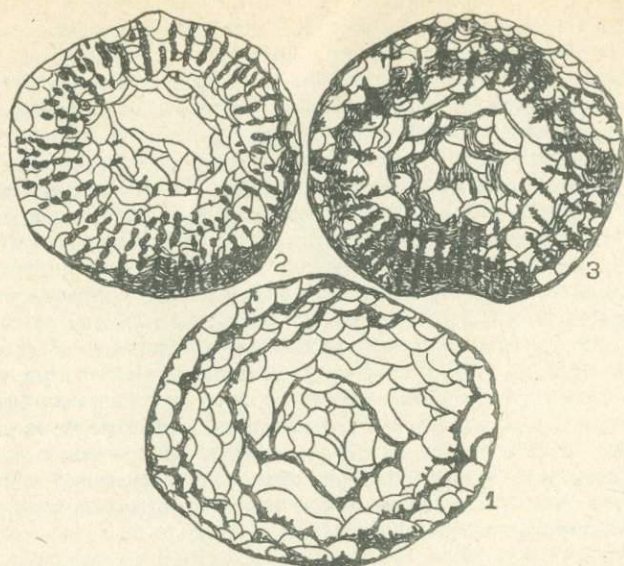


Рис. 15. Поперечные срезы кораллов трех морфологически отличающихся фенонов 1—3 — цистифиллиды соответственно только с отдельными шипами, радиальными рядами шипов и рядами шипов, сливающимися в почти нормальные пластинчатые септы

1982) и, как правило, отражает внутривидовую изменчивость, мы пока не придаем этому признаку большого значения. Сравнение каждого из фенонов по ряду признаков отличает их от всех известных нам видовых характеристик цистиформных кораллов. С другой стороны, такой явный разрыв признаков, как слабое развитие септальных образований в виде единичных радиально не ориентированных шипов и продольной гофрировки стенок чашки из ламеллярных борозд у одной группы кораллов и ясно радиально ориентированные ряды рабдакантинных многочисленных септ у другой, позволяет исследователю "без сомнения" выделить крайние феноны в самостоятельные таксоны с той надеждой, что он не засорит биологическую литературу еще парой синонимов.

Но не будем торопиться. Попробуем изучить возрастную и индивидуальную изменчивость кораллов хотя бы одного фенона. Первый десяток экземпляров показывает, что в ходе онтогенеза происходят значительные изменения в строении этих ругоз. Все обладатели четких радиальных перегородок не имеют их на начальных фазах роста, порой до его середины, а имеют беспорядочно разбросанные короткие септальные шипы, иногда группирующиеся на одной стороне чашки, и слабую гофрировку ее стенок. Впоследствии из этих группировок шипов и начинают формироваться радиально расположенные ряды септальных элементов. Таким образом, казавшийся четким морфологический разрыв между отдельными фенонами при анализе возрастной изменчивости устранился сам по себе. Изучение всех экземпляров выборки, а затем всей серии выборок из семи местонахождений (рис. 16) показало чрезвычайную изменчивость всех признаков, за исключением одного как в ходе онтогенеза одной особи, так и в пределах всей массы кораллов их ареала существования на территории Сибирской платформы в течение всего венлока.

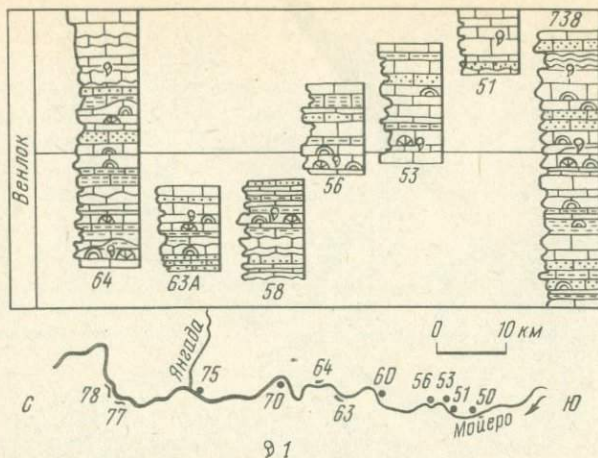


Рис. 16. Схема стратиграфического и географического распространения популяций вида *Holmophyllum dentatum* (Ivanovsky)

1 — слои, в которых обнаружены эти цистифиллиды; 50—78 — номера обнажений по р. Мойеро, Сибирская платформа; 738 — разрез по р. Курейка, 650 км к западу от р. Мойеро

Анализ возрастной изменчивости показал (рис. 17), что септальный аппарат в ходе онтогенеза может меняться от единичных 0,15 мм шипов без какой-либо ориентировки до 27 рядов четко радиально расположенных шипов 3,5 мм длиной. Также изменчива структура самих шипов, она варьирует от голаканта до рабдаканта. Но при всей своей изменчивой природе септальный аппарат, формируясь в ходе онтогенеза, обладает удивительным единством — первоначальные группы шипов начинают формироваться сначала на одной стороне чашки, затем в ходе роста на той же стороне закладываются первые радиальные шипы, причем радиальное расположение септального аппарата не выявлено при поперечниках кораллитов менее 12 мм. Горизонтальные скелетные элементы изменяются в онтогенезе одного коралла от мелких вздутых везикулярных пластин до плоских различно наклоненных, вплоть до субгоризонтальных, что особенно хорошо видно на травмированных при жизни экземплярах (при засыпании осадком, например, рис. 18). Также изменчиво количество и частота склеренхимальных отложений на горизонтальных скелетных элементах.

Выявление индивидуальной изменчивости всей серии выборок показывает, что эти признаки чрезвычайно вариабельны, не имеют разрывов, и побуждает их рассматривать только как внутритаксонные. Так, оказалась высокой степень вариабельности количества септальных шипов, их морфологии и размеров. При поперечниках кораллитов от 13 до 22 мм радиальная ориентировка может быть четко выдержанной или отсутствовать совсем, а количество рядов шипов колеблется от 6 до 61, практически не очень зависит от поперечника кораллита. Сами шипы при этом могут быть длинные и короткие, толстые и тонкие, в виде ряда точек или пунктиров (рис. 15—22). Все признаки показали очень высокую степень изменчивости. Превышения максимальных величин над минимальными были таковы: по длине септальных шипов в 23,3; их ширина — в 20; количество шипов — в 10,1; размеры пластин горизонтальных скелетных элементов — в 23,3, а при повреждениях — в 36,6; толщина базальных стереоплазменных отложений — 24 раза. Более стабильно количество слоев сте-

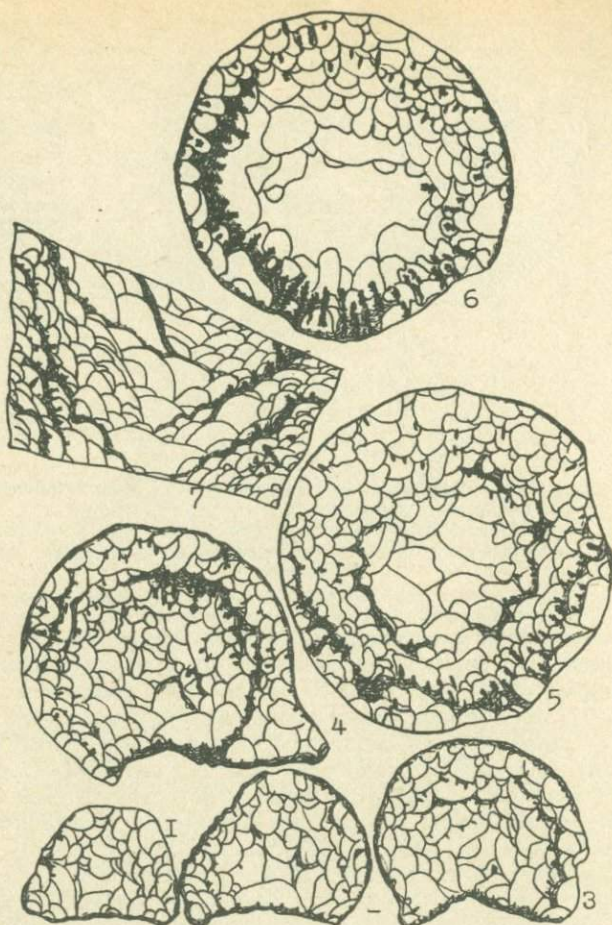


Рис. 17. Онтогенез коралла *Holmophyllum dentatum*
 1—6 — поперечные сечения от ранних до зрелых стадий роста; 7 — продольное сечение в конце неанической стадии

реоплазменных отложений на единицу длины, оно редко превышало трехкратные изменения, стабилен поперечник чашки кораллитов, степень его изменчивости — 1,7. Совершенно постоянна лишь окраска скелетных элементов.

Этот широкий диапазон фенотипических различий между фенонами выступает продуктом одного и того же генофонда, так как не обнаруживает разрывов ни по одному признаку, тем самым выявляет таксономическую целостность этих фенонов и отражает внутривидовую изменчивость многих и многих членов одной популяции. Действительно, 1 — абсолютно одинаковый ход онтогенеза с постоянно сохраняющимся отношением двух полиморфных форм: единичные септальные шипы на диссепиментах и у стенки коралла на самых ранних стадиях, затем формирование на одной стороне чашки коралла групп шипов, их радиальная ориентировка и, наконец, появление четко радиально ориентированных шипов; 2 — принципиально одинаковое строение горизонтальных скелетных элементов из вздутых

везикулярных пластин, дифференцированных на осевую и периферическую зоны, 3 — развитие однотипных склеренхимальных образований в течение всей жизни коралла, 4 — окраска скелетных элементов. (У всех экземпляров скелетные элементы окрашены в желтовато-коричневый цвет. Ни у одного другого вида ругоз из исследуемого региона не обнаружено такой окраски скелетных элементов. Она обычно не отличается от цвета вмещающей породы). Кстати, когда была выявлена эта особенность данного вида,



Рис. 18. Травматическая изменчивость днщ цистифил-
лид. Жирная линия в верхней части сечения соответст-
вует единой днищевой пластинке

было предположено, что экземпляры вида *Cysticonophyllum dentatum* (Ивановский, 1963), похожего на наш вид, но не имеющего радиально ориентированных перегородок, должны быть окрашены в коричневый цвет. На вопрос, посланный в Центральный сибирский геологический музей о цвете оригиналов, имеют ли оригиналы *C. dentatum* желтовато-коричневую окраску, — был прислан утвердительный ответ. Сравнение межпопуляционной изменчивости между тем определило пределы изменчивости морфологических характеристик вида в целом, показало пластичность и устойчивость его фенотипических признаков как показателя стабильности популяционной системы и целостности единого таксона, существовавшего на большом пространстве в течение длительного времени.

Таким образом, получение полного представления об изменчивости фенонев всех выборок позволяет определить эти различия как внутривидовые, считать все выборки, относящимися к одному виду, и более того — подвид *Holmophyllum holmi antis*, описанный Ю.Я. Латыповым (1977), считать синонимом вида *H. dentatum* (Ivanovsky). Здесь, скорее всего, пример того, как члены одной популяции (полиморфные варианты) разными исследователями были описаны как представители различных родов. А.Б. Ивановский (1963) располагал 12 экземплярами различной сохранности этих ругоз, и они имели септальные шипы без радиальной ориентировки, во всяком случае, не заметной явно. Автор (Латыпов, 1977) имел более 70 экземпляров из той же популяции, у подавляющего большинства которых была хорошо выражена радиальная ориентировка септального аппарата на поздней стадии роста.

После изучения всех выборок из семи локальных популяций (стратиграфически последовательных популяций или системы популяций) были обнаружены кораллы с септальным аппаратом, изменяющимся от единичных шипов до очень четко радиально ориентированных рядов рабдакантинных шипов (прослежено также в ходе онтогенеза одного экземпляра), и кораллы с многочисленными септальными шипами, не ориентированными радиально. В каждой популяции существовали две хорошо обозначенные формы цистифор, частота встречаемости одной из которых (более редкой) была достаточно высокая (1:15), чтобы считать ее частотой повторной мутации. Причем примерно такое отношение встречаемости разных фенотипов сохранялось во всех популяциях в течение всего венлока. Таким образом, выявилась не только высокая степень непрерывной изменчивости признаков, но и прерывистая изменчивость, а отсюда и два класса упорядоченных групп кораллов по очень заметным классификационным признакам, представляющие на самом деле полиморфные модификации — члены одного таксона, т. е. одного вида (рис. 20).

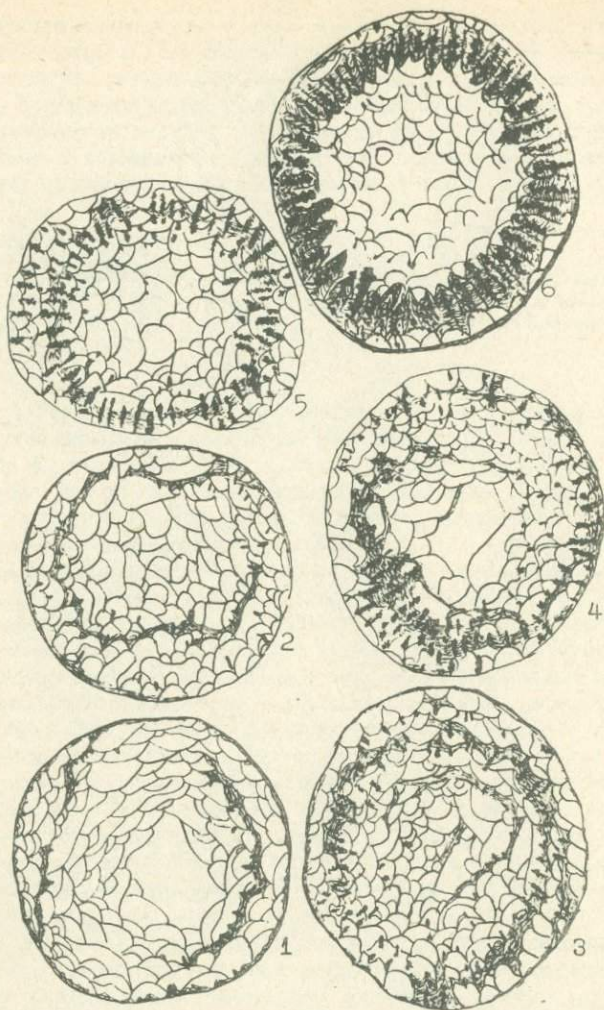


Рис. 19. Индивидуальная изменчивость в популяции *H. dentatum* из основания разреза 64-го обнажения р. Мойеро

1-6 — поперечные сечения различных кораллитов вблизи дна чашки. Хорошо прослеживается переход между крайними формами, особями со слабо развитым септальным аппаратом и экземплярами с многочисленными радиальными рядами шипов

Здесь налицо пример того, что вид как биологическое явление существовал во все времена, что это не выдумка таксономиста и не особый палеонтологический вид. Все выявленные факты — одинаковый ход онтогенеза, развитие однотипных склеренхимальных образований, окраска элементов скелета, стабильность частот полиморфизма у всех членов этой популяционной системы, косвенно указывают на наличие в данной ситуации системы гомеостаза. Именно при помощи последней поддерживалось устойчивое физиологическое состояние у многочисленных членов всех семи популяций, существовавших в течение венлока в явно переменчивой внешней

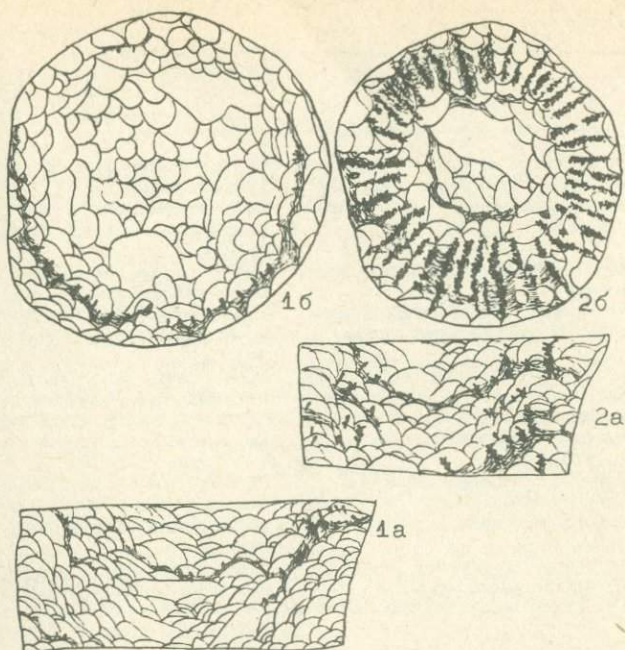


Рис. 20. Полиморфные модификации кораллов *H. dentatum*

1 — особи, в онтогенезе которых не развивались радиальные ряды шипов; 2 — особи, у которых септальный аппарат развивался от единичных голакантинных шипов до радиальных рядов рабдакантинных септ

среде. Эта, как известно, довольно сложная регулирующая система, направленная на поддержку постоянства внутренней среды, в принципиальных чертах одинакова не только для членов одной локальной популяции, но и для всех членов вида. В чем мы имели случай еще раз убедиться.

ФЕНОНЫ МОРФОЛОГИЧЕСКИ СХОДНЫЕ

Из того же самого биострома имеются два других фенона, которые слабо морфологически отличаются между собой. Имея принципиально одинаковое строение скелетных элементов, кораллы этих выборок на первый взгляд не имеют признаков для их разъединения по различным таксонам. В то же время почти по каждому признаку они имеют хоть незначительные, но отклонения, не позволяющие их однозначно объединить в один таксон (табл. 2).

Как видно из таблицы, заметное различие кораллов этих фенонов сводится в основном к симметричному расположению септального аппарата в одном случае и отсутствию, во всяком случае, не всегда заметному — в другом (см. рис. 3).

Анализ возрастной изменчивости показывает, что изменения в онтогенезе кораллов обоих фенонов идут примерно одинаково: сначала развиты лишь большие септы, затем появляются спорадические, прерывающиеся диссепиментами, малые перегородки; с увеличением диаметра кораллита происходит дальнейшее увеличение количества септ обоих циклов, в процессе роста осевые концы септ имеют тенденцию спирально завиваться в

Таблица 2

Сравнение признаков морфологически сходных фенонов I и II

I	II
Септы пластинчатые, доходят или немного не доходят до оси, их осевые концы слабо веретеновидно утолщены, иногда завиты в слабый вортекс	Септы пластинчатые, доходят или немного не доходят до оси, их осевые концы умеренно, редко сильно, веретеновидно утолщены, часто завиты в умеренный вортекс
Расположение септального аппарата четко симметричное Главная протосепта укороченная, противоположная длинная, доходит до оси	Расположение септального аппарата перисто-субрадиальное Главная протосепта выделяется длиной, но не закономерно, может доходить до оси
Малые септы могут достигать в длину половины радиуса кораллита, иногда прерываются диссепиментами Количество септ при поперечниках 9—20 мм — (29—39) × 2 Горизонтальные скелетные элементы близки к цистифорным, четко разграничены на осевую зону днщ и диссепиментариум Диссепиментариум широкий из многочисленных мелких диссепиментов	Малые септы могут достигать в длину немного больше половины радиуса кораллита, иногда прерываются диссепиментами Количество септ при поперечниках 6—22 мм — (31—39) × 2 Горизонтальные скелетные элементы близки к цистифорным, четко разграничены на осевую зону днщ и диссепиментариум Диссепиментариум широкий из многочисленных мелких диссепиментов

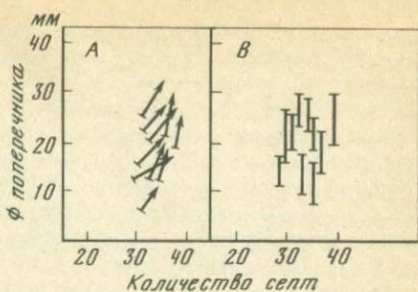
большой или меньшей степени, в одном феноне эта тенденция несколько больше, но не настолько, чтобы это было хорошим отличием, тем более что можно проследить переход от явного завивания до отсутствия такового. Правда, при изучении индивидуальной изменчивости выяснилось, что у кораллов с большей степенью завивания осевые концы, как правило, более интенсивно веретеновидно утолщены. Но, с другой стороны, выяснилось, что толщина осевых окончаний септ — признак с высокой степенью изменчивости. Самая тонкая септа в пять раз тоньше самой толстой и примеры тому можно найти в одном поперечном срезе. Количество перегородок у кораллов обоих фенонов колеблется примерно в одних пределах от 29 × 2 до 39 × 2 при поперечниках от 9 до 20 мм в первом феноне и от 31 × 2 до 39 × 2 соответственно при поперечниках кораллитов от 6 до 22 мм во втором феноне. Длина малых септ также относится к изменчивым признакам в обоих фенонах, они могут быть очень короткими и достигать в длину более радиуса коралла, а их пластинки могут быть целыми и прерываться диссепиментами, у первого фенона септы реже прерываются диссепиментами. Примерно также ведут себя все остальные признаки в обоих фенонах, как уже отмечалось, кроме ориентировки септального аппарата и топографии кардинальной и противоположной перегородок.

При построении графика зависимости количества септ от поперечника кораллита (рис. 21) выявилась интересная закономерность, вносящая дополнительный специфический и, на мой взгляд, существенный признак, позволяющий различать изучаемые феноны. У кораллов первого фенона новые перегородки прекращали вставляться в интервале размеров поперечника от 10 до 15 мм, а у ругоз второго фенона они продолжали вставляться при поперечниках кораллитов 18—20 мм. Оба эти признака имеют для каждого фенона уже не модификационную природу, а наследственную, предопределяющую различное развитие септального аппарата в онтогенезе. Морфологически оно выражалось в четко билатерально ориентированном расположении септального аппарата в одном случае и перисто-субрадиаль-

Рис. 21. Зависимость количества септ от поперечника кораллита

Хорошо видно, что при одинаковом классе величин диаметров количество септ кораллов фенона А продолжает расти и остается постоянным в феноне В

ном в другом, неодинаковой топографией главной и противоположной протосепт в обоих случаях. В связи с этим становятся понятными многочисленные фенотипические различия почти по каждому признаку, так как живые кораллы имели отличающиеся по строению и индивидуальному развитию гастроваскулярные полости. Число, ориентировка септ, время прекращения их вставления в ходе жизненного цикла определяется числом, ориентировкой, прекращением образования радиальных камер, а равно и мезентериальных нитей в кишечной полости полипа. Другими словами, кораллы этих фенонов отличались устройством всей системы органов, представляющих у Anthozoa физиологически обособленный кишечник (Беклемишев, 1964). В данном случае налицо организованные пищеварительные системы, которые определялись несходством поступающей пищи (состав, размер и пр.). Такие различно устроенные группы кораллов, скорее всего, были детерминированы генетически и имели четко выраженную дистанцию.



ПРЕДЕЛЫ ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Качественный и количественный анализ морфологически на первый взгляд близких фенонов позволил выявить специфические четкие признаки различия и многие мелкие отличия, которые характеризуют реально существовавшие, по-видимому, генетически обособленные группировки кораллов, относящиеся к разным таксонам (на наш взгляд — видам). Каждый из этих видов представлял собой генетически, этологически и экологически самостоятельную группировку в общей системе строматопорато-коралловых биостромов. Еще раз приходится убеждаться в правоте линейевского утверждения, что не признаки и их величины определяют таксоны, а таксон обладает определенным набором присущих только этому таксону признаков и их величин. И только после первоначального изучения онтогенеза, возрастной индивидуальной и географической изменчивости возможно установить набор и границы вариаций признаков таксона, а значит, и определить его объем.

Доскональное изучение изменчивости не только облегчает задачу опознавания и определения видов, но и дает возможность ответить на извечно стоящий перед кораллистом вопрос: где граница между внутривидовыми и межвидовыми вариациями. Мы видели, что с увеличением количества экземпляров выявляется повышение степени изменчивости признаков, но оно не беспредельно. На определенном этапе все величины признаков ограничиваются в своих крайних положениях и дальнейшая статистическая обработка материала дает величины, укладываемые в эти границы. Даже если мы возьмем самый изменчивый у ругоз признак — размеры пластинок днищ, способных более чем 30кратно изменяться даже в ходе роста одного кораллита, то и этот признак теоретически и практически имеет свои определенные границы. Максимальной изменчивости он достигал у цистифиллид. Известно, что крупнейшие из них имели 70 мм в поперечнике чашки,

а ругозы вообще — 150 мм. Естественно, что даже самая крупная днищевая пластинка не может быть больше размеров поперечника кораллита и в этом заключается предел изменчивости данного признака. Это предел вообще для всех ругоз, а каждый вид имеет свои ограничения в размерах тела. По тем же причинам не беспредельно количество септ, их толщина, длина и т.д.

Качественные признаки имеют свои ограничения. Голакант может в ходе онтогенеза преобразоваться в рабдакант, но септы при этом из шиповатых не превратятся в пластинчатые. Как раз вот в таких ограничениях вариативности каждого отдельного признака и лежит ответ на поставленный выше вопрос.

Внутривидовая изменчивость, как бы велика она не была, имеет свои вполне определенные границы. Величины признаков в этом случае носят лишь модификационный характер. В отдельных популяциях они будут укладываться в последовательные ряды, которые будут тем ровней и последовательней, чем больше выборка кораллов. Межпопуляционные вариации свяжутся между собой полным рядом переходов величин признаков. В сравниваемых фенонах значение каждого признака, если они принадлежат к одному виду, будет размещаться между крайними величинами их изменчивости, без разрыва величин качественных и количественных признаков. Это было хорошо видно на примерах трех фенонов цистиформных ругоз, анализированных выше.

Признаки фенонов, принадлежащих к разным видам, обязательно будут иметь качественный и количественный разрывы по одному или нескольким признакам. Так как в этом случае вариации величин признаков и их разрывы в особенности будут носить не только модификационный характер, но и указывать на различия в биологии носителей таких вариаций, детерминируемых дискретными генофондами, которые вкупе с окружающей средой формируют различные фенотипы. Из табл. 2 настоящего раздела и ее анализа видно, что вариации многих признаков сравниваемых фенонов перекрываются в своих величинах, а если и имеют некоторые отклонения, то при увеличении статистически обработанного материала эти величины могут выравниваться, хотя с той же вероятностью они могут и увеличить эти отклонения. Но по трем признакам, взаимно коррелируемым, у кораллов обоих фенонов выявились отчетливые разрывы. Они имели различную топографию роста главной и противоположной септ, различную ориентировку септального аппарата и, как оказалось, принципиально различное его индивидуальное развитие, которое на первый взгляд казалось очень сходным. Различное вставление метасепт в ходе онтогенеза, неодинаковая топография вставления главных перегородок, различные размеры животных, когда у одних уже прекращалось, а у других все еще продолжалось увеличение количества радиальных камер, указывают на разрыв в биологических особенностях животных, носивших эти признаки.

Итак, полное представление об изменчивости различных фенонов является одним из важнейших способов восстановления ископаемых популяций и дает нам необходимые и достаточные основания для вполне однозначных решений об отнесении фенонов А и Б к одному или различным таксонам, позволяет установить тип изменчивости — межвидовую, внутривидовую или внутрипопуляционную и выявить видоспецифические аспекты этологии, экологии, жизненного цикла и вариации фенотипа кораллов одного вида. Чем больше и точнее информация, тем легче задача по определению и классификации фенонов. Общеизвестно, что добрая половина синонимных названий, существующих в биолого-палеонтологической литературе, особенно последней, возникли в результате невыявленной или недооцененной индивидуальной изменчивости.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ РЕШЕНИЯ НА ВИДОВОМ УРОВНЕ

Разборка и анализ фенонов приводит к необходимости принимать решения об их отнесении к определенным таксонам. В предыдущем разделе приводились примеры с симпатрическими выборками при очень сильном различии между фенонами, принадлежащими к одному виду, и при очень сильном сходстве между хорошими биологическими видами. В первом случае указания на то, что при таких крайних различиях мы имеем дело с одним видом, дали нам особенности физиологии (специфическая окраска). В другом случае такими указаниями послужили особенности онтогенеза (прекращение вставления метасепт при различных поперечных размерах животных). Причем в случае с различающимися фенонами были установлены переходы между самыми крайними формами и эти переходы проконтролированы в онтогенезе одного экземпляра. Поэтому отнесение всех фенонов к одному виду не вызывало сомнений. В случае сходных фенонов полных переходов найдено не было, напротив, был найден признак, отличающий один фенон от другого. Имея один признак, по которому различаются два фенона, бывает полезно для получения окончательных выводов установление корреляций по остальным менее заметным признакам.

Рассмотрим две группы особей, у одной из которых вставление метасепт прекращается при поперечнике 10–15 мм, а у другой — при поперечнике 18–20 мм они продолжают вставляться. Кроме того, что у кораллов первой группы (фенона) присутствует четкая билатеральная ориентировка септального аппарата, а у другой группы нет таковой, были обнаружены и другие отличающиеся признаки. Противоположная перегородка длиной метасепт в первом случае в 1,15–1,55 раза и осевые концы утолщены по всему периметру чашки, а во втором — в 1,83–2,08 раза, а осевые концы септ утолщены только на одной стороне кораллита; осевое завивание в виде хорошего вортекса у кораллов с более длинной противоположной септой встречается в единичных случаях, в то время как у других оно развито постоянно. Выявив различие двух фенонов по одному признаку, при детальном анализе мы обнаружили много менее заметных признаков, по которым различаются эти таксоны, что делает более вероятным отнесение этих таксонов к разным видам, известному *Neocystiphyllum lateseptatum* Ivanovsky и новому *N. symmetricum* (Латыпов, 1979). Построение диаграммы разброса отношения поперечника чашки к количеству септальных перегородок показало четкий разрыв между этими двумя видами также и по этим признакам (рис. 22).

Сравнивая выборки из различных популяций, пространственных или временных, таксономист ищет данные, которые помогли бы решить, куда отнести эти популяции — к одному или разным таксонам. Вопрос о полной идентичности популяций при этом никогда не встает. Ибо популяционные генетики давно нас убедили, что нет в мире двух совершенно идентичных особей даже среди однойцовых близнецов, не говоря уже об идентичных популяциях. Поэтому обнаружение статистически значимых различий для любого исследователя определенной группы организмов само собой разумеющийся вопрос хотя бы для познания пределов изменчивости изучаемого таксона, тем более у таких животных, как кораллы, которые в онтогенезе одного экземпляра даже при всей закономерности и предопределенности индивидуального развития могут показать такую изменчивость, какой не выявят на сотнях экземпляров других, менее вариабельных животных.

При работе с кораллами с чрезвычайной изменчивостью практически всех признаков и, как правило, политипическими видами часто встает

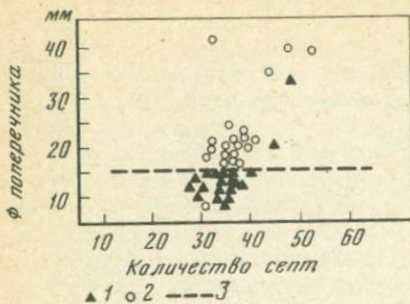


Рис. 22. Разделение двух видов *Neosyrtiphyllum* по отношению поперечника кораллита к количеству септ
1 — *N. symmetricum* фенон А; 2 — *N. lateseptatum* фенон Б; 3 — линия наилучшего разделения

вопрос, достаточно ли велики различия между выборками (популяциями), позволяющие считать их разными видами. В большинстве случаев мы имеем изолированные географические или стратиграфические

аллопатрические популяции. Критерий репродуктивной изоляции в чистом виде мы, к сожалению, не можем использовать. Да и к тому же, чтобы скрещивать экспериментально особи двух или одного подозреваемых видов, мы уже должны установить, что это особи одного или двух родственных видов (а это и есть наша основная трудность). Остается полагаться на вероятностные данные, что репродуктивная изоляция коррелирована с определенной степенью фенотипического, внешне видимого различия и довольно постоянна в пределах данной таксономической группы, т. е. действовать от обратного: если выявляются в пределах данного таксона группы с довольно четкими морфологическими различиями с хорошим разрывом признаков, то мы вправе предположить, что эти группы — хорошие виды.

Латыпов (1982) обнаружил две выборки стрептелазматид, которые по всем признакам отвечали роду *Dinophyllum*. Но ни к одному известному виду этого рода отнести эти кораллы не представилось возможным. На эфибической стадии роста они были очень похожи (рис. 23), имея одинаково устроенный септальный аппарат с перисто-параллельным расположением тонких септ, длинной главной и короткой противоположной протосептами; септы кардинальных секторов были в два раза длиннее перегородок противоположных; на периферии септы кораллов той и другой серии выборок в различной степени утолщены склеренхимой, вплоть до взаимного слияния; ход онтогенеза в своих чертах также сходен — в процессе роста шло перераспределение склеренхимы на одну сторону кораллита. Но форма роста кораллитов была совершенно различной, у одних — трохойдная, а у других — пателлоидная. Этот факт побудил автора исследовать многие признаки вторично. Было выявлено, что утолщение септ с возрастом хотя и происходило одинаково, но в разных частях кораллов. У пателлоидных оно шло в противоположных секторах, у трохойдных — в главных, септы на ранних стадиях роста у первых были в два раза тоньше, чем у вторых, и не имели хорошо выраженной тенденции к завиванию, днищевые пластинки у пателлоидных откладывались чаще и были в среднем меньших размеров. Другие признаки также имели различия, хотя и менее заметные.

Таким образом, была обнаружена довольно стабильная степень морфологических различий, которая, вероятно, детерминировалась репродуктивно изолированными генофондами этих двух групп кораллов и позволяло рассматривать их как два самостоятельных вида, существовавших в разное время в позднем лландовери на одной территории. В дальнейшем на экземплярах, полученных из другого местонахождения Сибирской платформы, наблюдались те же морфологические характеристики, различные у трохойдных и пателлоидных форм. Наряду с выяснением морфологических особенностей в таких случаях полезно провести статистические исследования. Причем абсолютные величины отдельных признаков из-за очень

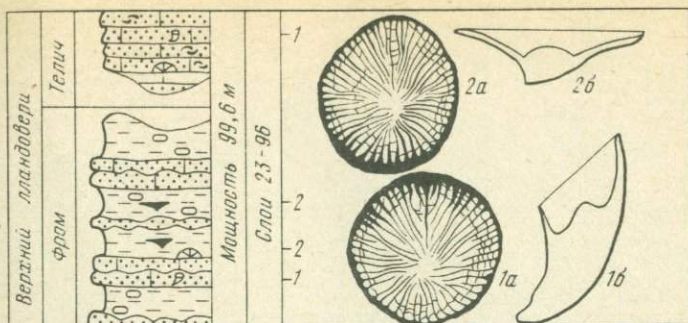


Рис. 23. Схема внутреннего строения, жизненных форм и местонахождения выборок кораллов *Dinophyllum*

1 (а-б) — положение в разрезе кораллов первого фенона, их поперечное сечение и форма кораллитов соответственно; 2 (а-б) — положение в разрезе кораллов второго фенона, их поперечное сечение и форма кораллита соответственно. Колонка схематично отражает разрез обнажения 7314 р. Горбиячин, Сибирская платформа, верхний нландвери. Слои 55–90 в целях экономии места не показаны

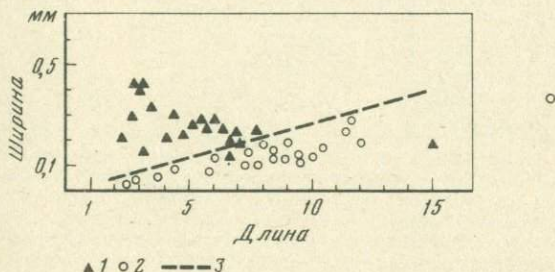


Рис. 24. Разделение двух видов *Dinophyllum* по отношению ширины главной прото-септы к ее длине

1 — *D. ambiguum* фенон 1, 2 — *D. bilateralicum* фенон 2, 3 — линия наилучшего разделения

больших разбросов, как правило, не дают однозначных результатов, а отношения двух промеров часто дают и больше информации, и более убедительные результаты. Так, у только что рассмотренных видов толщина главной септы у одного из них изменялась от 0,41 до 0,06 мм, ее длина — от 2,9 до 15,2 мм, а у другого толщина варьировала от 0,3 до 0,05 и длина — от 2,8 до 11,5 мм. Как видим, пределы изменчивости хотя и имеют разрывы, но вполне согласуемые и при большем количестве сравниваемого материала границы этой изменчивости наверняка будут еще более выравнены. Отношение же ширины главной прото-септы к ее длине, представленное в форме диаграммы разброса, позволило четко подтвердить разделение двух видов по этому признаку (рис. 24).

Выше были рассмотрены примеры распознавания фенонов, по существу принадлежащих к одному биотопу, биострому небольшой мощности и протяженности. При этом мы располагали большим количеством материала для сравнения и легко могли установить пределы изменчивости признаков почти в каждой популяции. Гораздо труднее обстоит дело при анализе единичных экземпляров кораллов из различных слоев многометровой мощности и десятков метров протяженности, когда каждое население

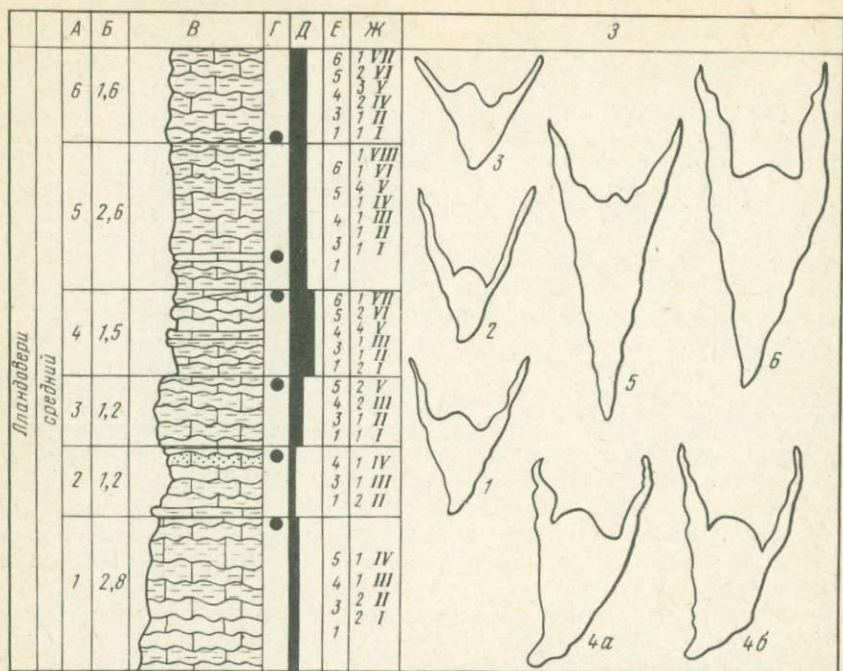


Рис. 25. Схема лландоверийского разреза с фиксацией палеозоологических данных. А — номера слоев, Б — мощность в метрах, В — литологический состав, Г — черными кружками отмечены уровни нахождения ругоз на плоскостях напластования, Д — количество ругоз в слое, Е — различные жизненные формы, выявленные при сборе материала, Ж — количество особей различных фенонов, З — различные формы кораллитов и очертаний их чашек, 1—3, 4а, б, 5, 6 — формы, выявленные при полевых исследованиях

(популяция) кораллов разграничено и расстоянием, и длительным промежутком времени. В таких случаях не обойтись без послойного анализа изучаемых сообществ с обязательной констанцией палеозоологических данных с учетом всех возможных признаков в составе, структуре, численности сообществ, всех качественных и количественных особенностей фенонов типов кораллов.

Проанализируем выборки ругоз из нескольких таких палеобиотопов в разрезе комковатых глинистых известняков основания среднего лландоверийского р. Мойеро (рис. 25). В каждом слое наряду с табулятами, брахиоподами, остракодами и с другими группами бентосных животных были обнаружены редкие мелкие и средних размеров ругозы со слабыми отличиями по форме кораллитов. По различиям в размерах, проксимальному углу и степени рогообразной искривленности при полевых сборах удалось наметить пять форм кораллитов. В процессе изготовления продольных и поперечных срезов, при зарисовке контуров кораллитов и очертаний стенок и дна чашек количество форм увеличилось до семи. Это были, таким образом, первые разбиения множества ругоз на несколько однородных классов по одному—трем морфологическим признакам.

При дальнейшей обработке и попытке идентификации выборок ругоз все кораллы распределялись на несколько фенонов, каждый из которых был представлен от нескольких до полутора десятков сходных особей

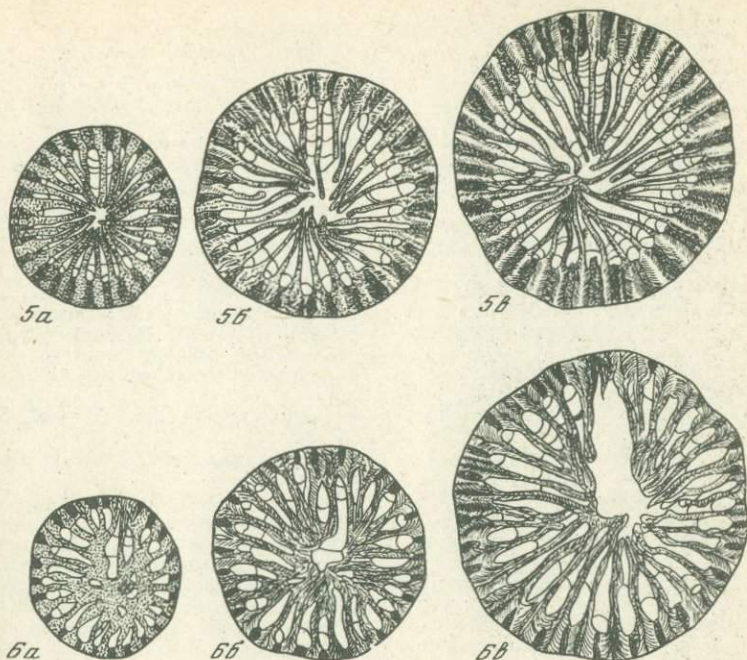


Рис. 26. Поперечные сечения кораллов совместно встречающихся, трудно различимых фенонов

5 (а-в) — последовательные сечения различных стадий роста кораллов 5-го фенона; 6 (а-в) — сечения на тех же уровнях кораллов 6-го фенона. В одном слое при наличии единичных экземпляров они почти неразличимы

из разных слоев. Кораллы первого фенона отсутствовали лишь во втором слое, второго были во всех слоях, четвертого — отсутствовали в третьем слое, пятого — появились лишь с третьего слоя и т. д. Всего в первых десяти слоях отчетливо выделились семь фенонов, причем пять из них удалось без сомнения отнести к известным видам родов *Crassilasma*, *Rukhinia*, *Syat-hactis* и др. Два из этих фенонов были практически обособлены и определены еще при полевых исследованиях благодаря форме кораллитов (см. рис. 25, фиг. 5, 6) и принципиально отличающимся скелетным элементам, особенности которых хорошо видны в чашках кораллитов даже невооруженным глазом (*R. cuneata* и *S. typus*). Вызвали затруднения кораллы двух фенонов, которые появились в разрезе с третьего и четвертого слоев (рис. 26). Они практически не отличались ни формой кораллов, ни их размерами, встречались совместно из слоя в слой, имели на первый взгляд сходные строение скелетных элементов и уровень его организации. Лишь микроструктура септального аппарата и размеры кардинальной прото-септы, особенно в ходе онтогенеза, заметно отличались. Обратясь к записям полевых наблюдений, автор обратил внимание, что в графе "количество ругоз" с третьего слоя отмечен всплеск и помечено: "Выявить доминанта и кто дал всплеск количества кораллов!?" Вторичные подсчеты показали, что увеличение количества ругоз в разрезе дали как раз эти сомнительные феноны — 5-й и 6-й. Если все кораллы, представлены в выборках по одному, максимум по два экземпляра в слое, то представители 5-го фенона — по 3—4 экземпляра. Обладая примерно теми же размерами, что и остальные

Таблица 3

Сопоставление признаков кораллов 5-го и 6-го фенонов

Фенон 5	Фенон 6
Мелкие и средние цератоидные, трохоидные слабо рогообразноизогнутые кораллиты до 40 мм в высоту и 20 мм в поперечнике чашки	Мелкие и средние цератоидные, трохоидные слабо рогообразноизогнутые кораллиты до 40 мм в высоту и 20 мм в поперечнике чашки
Септы толстые клиновидные трабекулярные, у оси не сливаются, могут завиваться в отчетливый вортекс	Септы толстые, часто булавовидные, ламеллярные, у оси сливаются, могут завиваться в слабый вортекс
Количество септ 24—35 × 2 при поперечниках кораллитов от 6 до 18 мм	Количество септ 30—42 × 2 при поперечниках кораллитов от 6 до 13 мм
Главная протосепта длинная в отчетливой узкой фоссуле	Главная протосепта короткая в отчетливой крупной фоссуле
Малые перегородки немного выходят за ободок	Малые перегородки не выходят за ободок
Периферический ободок септотека — 0,8—2,5 мм	Периферический ободок септотека — 2,2—0,7 мм
Интерсептальные камеры четкие на всех стадиях роста	Интерсептальные камеры четкие лишь на зрелых стадиях
Днища неполные выпуклые, часто интерсептальные	Днища неполные выпуклые, в единичных случаях интерсептальные
В онтогенезе увеличивается ширина ободка, заметно растет длина главной протосепты, сокращается ее ширина, септы слабо утоняются	В онтогенезе уменьшается ширина ободка, сначала слабо увеличиваются, а затем заметно сокращаются размеры главной протосепты, сливающиеся латерально на ранних стадиях септы с возрастом заметно утоняются.

ругозы, эта новая группа кораллов по численности превосходила всех остальных ругоз в 2—3 раза. Это позволило предположить, что ругозы этого фенона представляли некую целостную биологически обособленную группу с повышенной популяционной плотностью, отличную от 6-го фенона (с остальными фенонами они имели явный разрыв и по специфическим признакам, и по их комплексу), и заставило тщательно проанализировать все признаки обоих фенонов (табл. 3).

Почти по каждому признаку феноны различаются, вплоть до разрыва в величинах или особенностях некоторых их признаков. Отличается количество септ, их микроструктура, принципиально отличаются онтогенезы. У одних кораллов склеренхима сокращается со скелетных элементов, происходит увеличение, а затем уменьшение размеров кардинальной протосепты; у других происходит просто увеличение скелетных элементов и "утончение" их в связи с более быстрым ростом поперечника чашки. Построение диаграммы разброса отношений поперечника кораллитов к длине главной протосепты также показало на разрыв по этим признакам между двумя фенонами (рис. 27).

Анализ состава, структуры последовательных сообществ, изменчивости популяций их численности дали первые указания на обособленность, скорее всего биологическую, двух фенонов кораллов. Исследование изменчивости, по существу, даже на единичных экземплярах в каждой популяции, определение ее картины и пределов, детальное изучение морфологических признаков и хода онтогенеза подтвердили обособленность и разрыв между двумя группами, населявших одни и те же последовательные биотопы в течение длительного времени. Всякий раз, когда какой-либо частный аспект биологии или экологии кораллов привлекает к себе внимание, необходимо

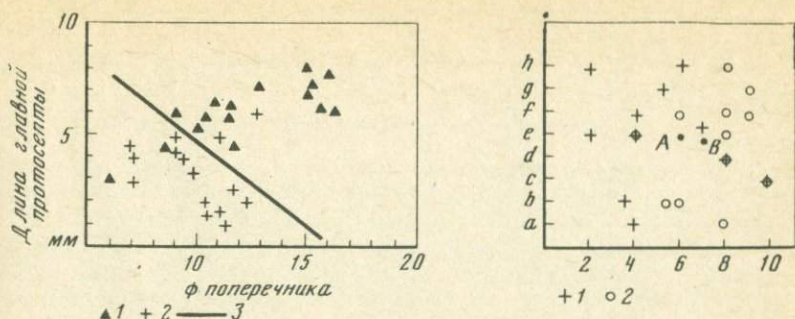


Рис. 27. Разделение двух видов по отношению длины главной протосепты к поперечнику кораллита

1 — кораллы 5-го фенона; 2 — кораллы 6-го фенона; 3 — линия наилучшего разделения

Рис. 28. Графическая характеристика комплексов признаков различных видов *Dinorphyllum*. 1 — *D. ambiguum*; 2 — *D. bilateralicum*. По оси абсцисс — признаки, по оси ординат — их величины

тщательно проанализировать все факты, имеющиеся в распоряжении исследователя. По мере такого анализа обнаруживается масса ранее не замеченных отличий или сходств, позволяющих более однозначно делать таксономические выводы. И мы лишней раз убеждаемся в уникальности вида как биологической системы с присущим только ему, также уникальным комплексом признаков.

Исследование комплекса признаков, их оценка в каждом конкретном таксоне и сведение всех данных на графике в едином цифровом выражении позволяют выявлять степень различия как критерий разграничения таксонов. Качественные и количественные признаки приводятся к цифровому выражению. Размеры кораллитов или количество септ, например, исчисляются от 1 до 100 мм или от 1 до 100 штук соответственно. Их ширина или глубина чашки могут быть отображены в линейном выражении (мм) или градацией качественной (очень толстые, тонкие, умеренные и т. д.), переведенной в цифровое выражение от 1 до 10. Качественные признаки типа "степень ориентации септального аппарата" также выражаются цифрами от 1 до 10 соответственно такой, например, градации: 1 — выражена (отличается от остальных) только главная протосепта, 2 — выражены главная и противоположная протосепты; 3 — выражены все протосепты и т. д., ..., 10 — ярко выражена билатеральная ориентировка септального аппарата (подчеркнуто перистое расположение септ с выраженной главной и нередко противоположной перегородками и пр.). Сравним комплексы признаков рассмотренных выше видов *Dinorphyllum*: форму кораллитов, размеры их поперечников, глубину чашек, ориентацию септального аппарата, количество и размеры больших септ, степень развития и размеры малых перегородок, типы днищ, их относительное количество. Как видно из графика (рис. 28), комплексы признаков и их величин хорошо различаются. Классы величин признаков одного таксона располагаются преимущественно ближе к оси абсцисс, ограничиваясь в основном пределами величин 5—6 единиц. У другого таксона классы величин признаков расположены преимущественно за пределами 7—8 единиц. Каждый таксон имеет свои характеристики распределения признаков среднего значения, удаления наименьшего и наибольшего значений признаков от оси абсцисс и пр. Это особенно видно на "параллельных" графиках, когда данные различных

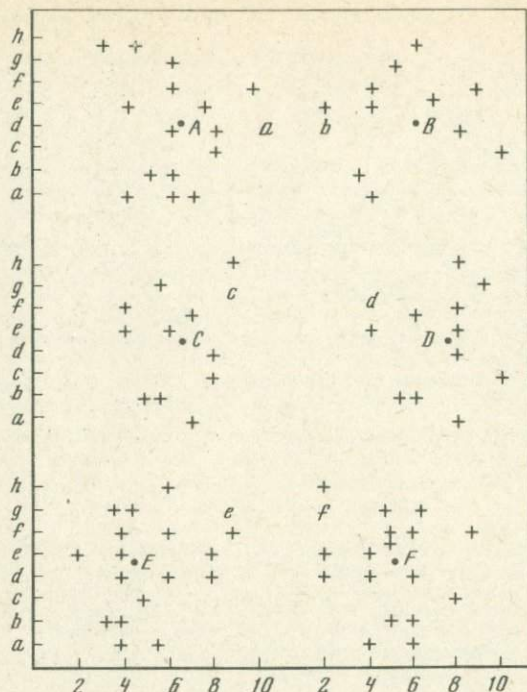


Рис. 29. Степень различия 6 видов *Dinophyllum*

A — *D. apertum*; *B* — *D. ambiguum*; *C* — *D. solidovolutus*; *D* — *D. bilateralicum*, *E* — *D. involutum*; *F* — *D. brevisseptatum*; *A*—*B*—разбросанные величины признаков, *C*—*D*—компактные. В первом случае расстояние между средними значениями *A*—*B* больше, а разрыв между ними (*a*—*b*) меньше. Во втором, несмотря на то что среднее значение *C*—*D* меньше, разрыв между комплексами величин (*c*—*d*) больше. *a*—*h* — признаки, 1—10 — их величины

таксонов наносятся не на один график, а на расположенные рядом (рис. 29). Отчетливо видны относительные разброс или компактность признаков, средние величины таксонов, величины разрывов между ними, которые в конечном счете и показывают степень различия между двумя таксонами. Чем более компактны величины признаков в сравниваемых таксонах, тем больше разрыв между ними и тем больше оснований для их формального выделения.

Применяя все известные принципы и методы таксономических построений, известных в зоологии и палеонтологии, можно разрешить таксономическую задачу любой трудности, если отказаться от так называемой специфики палеонтологических объектов или особого положения палеонтологии. Если она и имеет какую-то особенность, так это только выигрышная особенность — время существования и развития таксона, которое возможно исследовать на ископаемых организмах. А вот недооценка роли популяционного анализа и внутривидовой изменчивости — самое уязвимое место не только в палеонтологических исследованиях.

МЕТОДОЛОГИЯ СИСТЕМАТИКИ

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СИСТЕМА — НАУЧНОЕ ОБЪЯСНЕНИЕ

Многие исследователи — биологи, палеонтологи и даже те из них, кто вплотную занимается классификацией, видят в биологической системе часто лишь утилитарный каталог, составленный для каких-то практических целей. Поэтому, когда мы берем какую-либо систему ругоз (всего отряда, отдельных семейств или родов), то видим каталог, набор "ящичков с различными диагнозами", причем каталог этот, как правило, суть лишь перечисление различных таксонов, а не целостная совокупность взаимосвязанных и расположенных в определенном порядке таксонов. Диагнозы во всех этих случаях лишь перечисление сочетаний таксономических признаков, вырванных из непрерывной последовательности, которую всегда можно проследить в системе, особенно в палеонтологии, от древних более примитивных к сложно организованным таксонам. В результате получается, в лучшем случае, хорошая определительская схема, но не биологическая теория, какой должна быть хорошая система кораллов. В диагнозах часто сравниваются несравнимые признаки. Чтобы не быть голословным, рассмотрим для примера две системы различных семейств ругоз, выполненных различными исследователями: ордовикских стрептелазматид (Neuman, 1969) и каменноугольных аулофиллид (Саутин, 1973).

Стрептелазматиды

Streptelasma. Одиночные стрептелазматоидные кораллы с цилиндрическими цератоидными или трохоидными кораллитами с выпуклой кардинальной стороной. Большие септы на брегической и неанической стадиях длинные, тонкие или умеренно утолщены, обычно сливаются в слабую осевую структуру. Большие септы на эфебической стадии тонкие, сравнительно короткие, обычно не формируют осевой структуры. Стереозона и интерсептальные камеры развиты в ходе всего онтогенеза. Днища полные, выпуклые, многие имеют дополнительные пластинки.

Helicelasma. Одиночные стрептелазмоидные кораллы с трохоидными, цератоидными или цилиндрическими кораллитами, обладающими выпуклой кардинальной стороной. Септы на брегической и неанической стадиях сильно утолщены обычно с общим латеральным контактом, большие септы достигают центра кораллита без формирования осевой структуры. Большие септы на эфебической стадии сравнительно длинные и тонкие, их осевые концы обычно соединены внутри свободно от осевой структуры. Стереозона развита. Днища полные и выпуклые. Дополнительные пластинки обычны.

Grewingkia. Одиночные стрептелазмоидные кораллы с цилиндрическими, цератоидными или трохоидными кораллитами, обладающими выпуклой кардинальной стороной. Септы на брегической и ранних фазах неанической стадий умеренно или сильно утолщены, большие септы длинные и слабо сливаются в центральную осевую структуру. Поздние фазы онтогенеза характеризуются сравнительно короткими и тонкими большими септами, осевая структура широкая, состоящая из многочисленных, в основном неправильно сплетающихся долей и ламелл различной формы. Чашечное поднятие отсутствует или развито. Днища редкие или многочисленные, неполные или полные, выпуклые с дополнительными пластинками или без них.

Аулофиллиды

Aulophyllum. Одиночные кораллы с открытой фоссулой. Большие септы соединяются с радиальными пластинками или оканчиваются у края осевой колонны. Малые септы различной длины. Зона диссепиментов неширокая. Днища выпуклые неполные. Осевая колонна составляет половину или треть диаметра коралла. Срединная пластинка короткая, чаще толстая, радиальные — прямые или спирально закрученные, нерасщепленные у края колонны. Число их равно или больше числа больших септ. Осевые днища резко отделены от периферических.

Syathoclisia. Одиночные кораллы с закрытой фоссулой. Большие септы доходят до столбика или соединяются с радиальными пластинками. Осевые концы их более или менее изогнуты. Малые септы длинные и составляют одну треть длины больших. Зона диссепиментов узкая. Днища выпуклые, полные и неполные. Осевая зона изменчивого строения: занята толстым столбиком или рыхлой осевой колонной, состоящей из срединной пластинки, осевых днщ и тонких радиальных пластинок, число которых равно числу больших септ.

Достаточно привести по несколько диагнозов из обеих систем, чтобы увидеть в них лишь сочетания признаков, которые не всегда специфичны только для одного конкретного таксона, иногда излишни и не несут никакой диагностической или другой информации, а порой вообще не сравнимы.

"Одиночные стрептелазмоидные кораллы" — эти признаки приведены во всех диагнозах Ноймана, их было бы необходимо и достаточно один раз привести в диагнозе семейства, а не повторять из рода в род. Развитие периферической стереозоны — важный диагностический признак стрептелазматид, но, как мы видим, в одних диагнозах от присутствует, а в других отсутствует. Полные и выпуклые днища сравниваются с редкими и многочисленными. Одни признаки исключаются из диагнозов, другие вводятся совершенно независимо друг от друга. Так, в двух первых диагнозах говорится о развитии стереозоны, об интерсептальных камерах лишь в первом, а о чашечном поднятии только в третьем диагнозе. Хотя перечисленные признаки были развиты у всех стрептелазматид, причем характер их развития достаточно типичен для каждого таксона, чтобы его можно было ввести в родовой диагноз как отличительный признак или как признак, показывающий развитие кораллов этого семейства. То же самое мы находим и в характеристике аулофиллид. "Малые септы длинные и составляют одну треть длины больших". Вполне достаточно было сказать, что они составляют треть больших перегородок. Добавочное свойство "длинные" в данном случае ничего не прибавляет и не несет никакой информации. А попробуйте сравнить "зону диссепиментов неширокую" в одном роде с "зоной диссепиментов узкой" в другом родовом диагнозе или обе эти зоны диссепиментов с "диссепиментами маленькими концентрически расположенными" в третьем диагнозе, а равно отличить один род от другого по этим признакам? Не лучше дело обстоит и с признаками, характеризующими вертикальные скелетные элементы. Большие септы, доходящие или не доходящие до осевой зоны, сравниваются с септами многочисленными и прямыми, осевые колонны хорошо ограниченные или изменчивого строения — с осевыми колоннами, составляющими половину или треть диаметра кораллита.

Такие или аналогичные ошибки имеют все опубликованные на сегодняшний день системы ругоз, включающие диагнозы всех таксонов высших и низких категорий (в том числе и системы пишушего эти строки).

Не являются исключением и системы кораллов во всех "Основах палеонтологии" на русском, английском и французском языках. В то время как приведенные здесь цитаты из диагнозов двух семейств ругоз, показывающие их недостатки, взяты из систем, на мой взгляд, наиболее удачных и выдержанных в методологическом, логическом и номенклатурном отношениях. Эти издержки даже наиболее удачных систем вполне понятны. Мы в первую очередь стремимся четко ограничить, отличить каждый конкретный таксон, чтобы он легко и однозначно угадывался по наименьшему сочетанию характерных признаков. К этому призывает и диагностирование — практика и теория различия объектов. Диагноз подразумевает краткое перечисление наиболее существенных сочетаний признаков, специфичных для данного таксона (явления, объекта) и позволяющих его отличить от сходных близкородственных таксонов (явлений, объектов). О том, что система — это совокупность взаимосвязанных и расположенных в соответствующем определенном порядке элементов какого-то целостного образования, в процессе составления системы забывается и подавляется составлением каталога диагностируемых таксонов. Биологическая система любого ранга (система животных, беспозвоночных, кишечнополостных и т.д.) — это прежде всего этап в научном познании мира, теория, объясняющая таксоны (упорядоченные элементы), их положение и взаимосвязь в единой целостной макросистеме — живой природе. "Установив таксономическое положение вида в системе с помощью последовательности латинских названий (таксонов различного ранга), систематик как бы объясняет вид в пределах возможностей, методов систематики. Множество таксономических объяснений составляет содержание системы как естественнонаучной теории" (Заренков, 1976, с. 19).

Сочетание латинских слов *Cystiphyllum siluriense*, стоящее в системе, объясняет, что это видовое название и относится оно к виду цистифорного силурийского коралла. Согласно этому мы расширяем наше объяснение за счет тех сведений, которые мы знаем о кораллах и кишечнополостных вообще и в силурийских цистифиллидах в частности. Эти сведения были получены в ходе изучения различных кораллов. Если бы из всех кораллов нам был известен только этот силурийский коралл, то такое объяснение было бы невозможным. Вид *C. siluriense* получает в системе объяснение через отнесение его к более широкому классу фактов. Чем богаче наши знания о кораллах вообще, тем полнее объясняется факт в системе. Определяя цистифорный коралл как представителя ругоз, мы имеем широкое, но более определенное объяснение; относя его к коралловым полипам, получаем более общее объяснение. Наконец, причисляя его к кишечнополостным вообще, мы даем лишь очень общее объяснение. Ход мысли этого абзаца построен на основе рассуждений вышецитируемого автора, несколько сокращенных и с замененным примером виноградной улитки на пример с кораллом.

Система организмов как целостная структура объясняет общие основы и формы систематизации таксонов, а в историко-познавательном плане — это определенная ступень развития методологической мысли, модель видения мира, колоссального разнообразия его объектов и их упорядочения. И лишь при практическом использовании системы таксоны-объяснения превращаются в таксоны-типы, составляющие утилитарный каталог. Когда во главу угла ставится практическая цель системы, а порядок в этой системе устанавливается, в то время как он должен быть понят и открыт, тогда получается всего-навсего каталог, даже если и очень хороший. В том случае, когда система открывает природный порядок таксонов, она становится научной теорией и подтверждается практикой.

Есть и другой путь. Учитывая все вышесказанное и многовековой опыт биологической систематики, необходимо руководствоваться при построении систем кораллов следующими основными представлениями.

1. Система — это совокупность взаимосвязанных и расположенных в соответствующем определенном порядке родственных таксонов, представляющих целостное образование.

2. Система имеет иерархическую форму: каждый последующий таксон (вид в логическом смысле) определяется принадлежностью к ближайшему высшему таксону (род в логическом смысле) и специфическим различием.

3. Специфические различия и комплекс признаков в целом не повторяются и каждый таксон занимает единственное место в системе.

4. Комплексы признаков, различающие обособливаемые таксоны в системе, не просто комбинативное перечисление, они историчны, находились и находятся в развитии.

СИСТЕМА ДРЕВНЕЙШИХ ОДИНОЧНЫХ КОРАЛЛОВ

Любая система кораллов — отрядов ругоз, табулят или склерактиний, отдельных семейств (древних стрептелазматид или современных акропор) — это прежде всего упорядочение, как правило, уменьшение, обобщение колоссального эмпирического материала, собственного и своих предшественников. Система стрептелазматид, которая предлагается ниже, построена с учетом всех замечаний и положений, рассматриваемых в этой книге, и является обобщением большого количества эмпирического материала с учетом ошибок в системе этих ругоз, предложенной автором ранее (Латыпов, 1982).

Почему выбраны именно стрептелазматиды? Во-первых, это древнейшее семейство ругоз, ключевая группа коралловых полипов, у которых происходило становление всех признаков, присущих впоследствии остальным ругозам и кораллам с хорошо развитым трабекулярным септальным аппаратом. Во-вторых, для более молодых кораллов нельзя строить систему без учета развития более древних.

Столетнее изучение диафрагматофорных кораллов (Römer, 1883; Wedekind, 1927; Lecompte, 1952; Кальо, 1956—1961; Neuman, 1969—1977; MacLean, 1973—1977; Латыпов, 1982, и др.) привело к выводу, что многие сотни миллионов лет назад (поздний ордовик—ранний силур) существовала группа кораллов, объединенных одним принципом и уровнем организации, — стрептелазматиды. Они отличались довольно простым, но своеобразным строением, вели одиночную форму существования и имели общий для всех жизненный цикл развития. Остановимся кратко на морфологических характеристиках этих ругоз, их особенностях и таксономическом весе.

В ходе развития стрептелазматиды имели широкий диапазон разнообразия форм кораллитов — от правильной конической до пателлоидной со всеми возможными промежуточными вариациями (рис. 30), а их чашки могли быть очень глубокие, до $3/4$ высоты коралла, и очень мелкими. Дно чашек было большей частью выпуклое с хорошо заметными фоссульными углублениями и часто различными осевыми поднятиями. Внешняя форма стрептелазматид, как и всех ругоз, как правило, определялась экологическими факторами и редко может служить для таксономических целей. Только в некоторых случаях, когда внешняя форма формировалась в длительно действующих определенных стабильных условиях

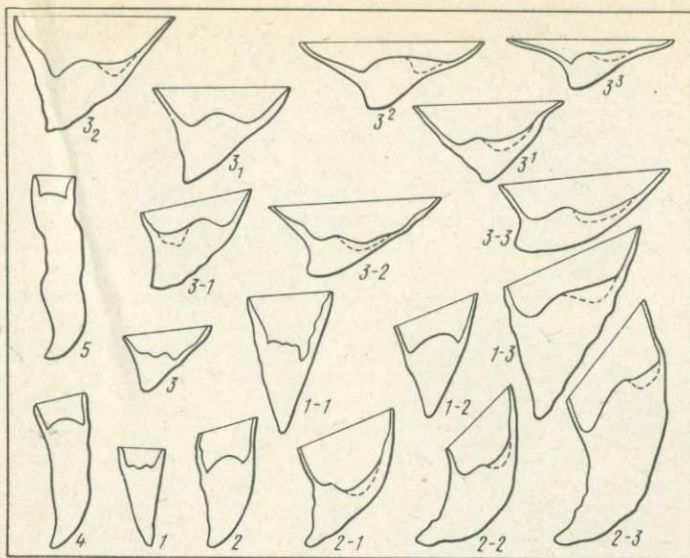


Рис. 30. Контуры продольных сечений жизненных форм стрептелазматид, ордовикские формы (1-5)

Пунктиром обозначены фоссулы, наблюдаемые в чашках. Первая цифра в парах 1-1, 2-1, 3-1, 3¹ и т.п. указывает на линию родственной связи с производными формами; увеличение второй цифры в парах 1-2, 1-3, 2-3, 3-2 и т.д. показывает на рост изогнутости кораллитов, степень скошенности чашки, разницу длин кардинальной и противоположной сторон, площадь поверхности кораллитов, соприкасающейся с осадком

и являлась результатом приспособления к этой среде, так было с пирамидальными крышечными цистициллидами, внешняя форма может быть четким видовым и даже родовым признаком. У стрептелазматид Северной Азии, например, были две такие формы: одному из видов *Pseudophalactis* была присуща преимущественно сильно изогнутая трохойдная форма кораллитов и для одного вида из *Dinophyllum* была характерна лишь крупная пателлоидная форма.

Септальный аппарат одиночных диафрагматофорных ругоз представлен фиброламеллярными клиновидными пластинчатыми септами, большей частью длинными большими и короткими малыми. Периферические концы септ часто были расширены и образовывали ободок различной ширины в маргинальной части кораллита. Септальные пластинки могли быть тонкими (до 0,15 мм), средними (от 0,16 до 0,3 мм), толстыми (от 0,4 до 1 мм) и очень толстыми, более 1 мм. Осевые концы септ при достижении осевого пространства коралла и дальнейшем росте в длину завивались в одну сторону, иногда с образованием вортекса, различно изгибались, распадались на отдельные доли, сильно утолщались и т.д., образуя, таким образом, различного рода осевые структуры (рис. 31), но не образовывали настоящей осевой колонны, характерной для более поздних ругоз. Осевые образования нередко создавали в чашке выпуклое поднятие.

Длина септ, их ширина с наличием или отсутствием осевых образований структуры последних (сплошная склеренхимальная, зернистая, вортекс и пр.), наличие или отсутствие малых перегородок служат родовы-

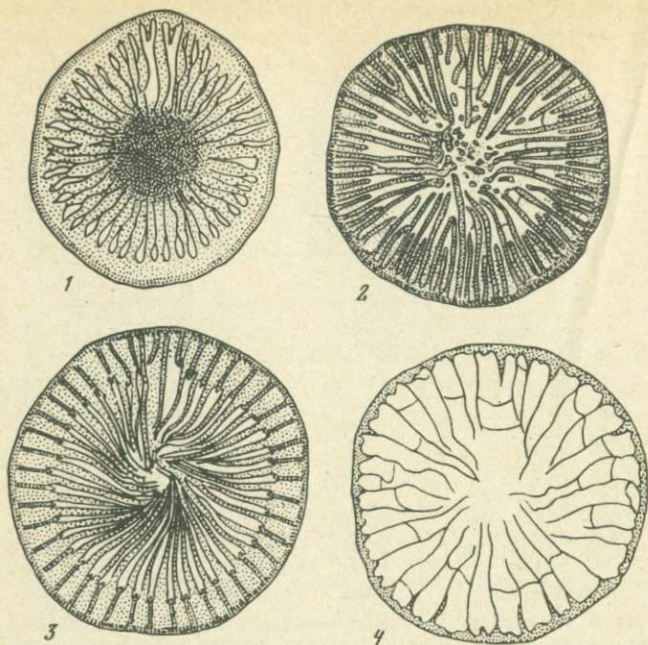


Рис. 31. Эволюция осевых структур

1 — *Kenophyllum*, сплошное заполнение склеренхимой за счет утолщения осевых концов септ; 2 — *Helicelasma*, зернистая за счет слияния и перфорации утолщенных концов септ; 3 — *Crassilasma*, осевое завивание типа вортекс за счет продолжающегося роста в длину; 4 — *Porfirieviella*, отсутствие осевых образований

ми и видовыми признаками отличий. Так, осевое завивание септ характерно для подавляющего большинства стрептелазматид, поэтому этот признак может быть применим главным образом при видовых различиях, так же как и длина больших перегородок, в большинстве случаев доходящих близко или непосредственно до оси коралла. Осевые склеренхимальные структуры из слившихся утолщенных концов септ или из изгибающихся концов септ совместно со вздутыми днищами, или сильно закрученный вортекс — все это взаимно исключают друг друга структуры. Они показывают на существенное различие в особенностях формирования скелета полипом, связанного с различной организацией гастроваскулярной полости полипов, имевших различные способы существования. Строение этих скелетных элементов тесно связано с размерами и количеством мезентериальных нитей и интерсептальных полостей полипа, его различными активностью, возможностью растяжения площади гастральной поверхности, способной переваривать пищу. Такие признаки служат родовыми отличиями, так же как ширина больших септ, наличие или отсутствие малых перегородок.

Здесь следует подробнее остановиться на значении такого признака, как длина главной протосепты. Этот признак в качестве диагностического используется многими исследователями и в родовых, и в видовых диагнозах. М. Минато (Minato, 1961) убедительно показал значительную вариацию длины кардинальной протосепты в ходе онтогенеза. Следует рассмотреть еще один важный момент в отношении длины кардинальной протосепты. У кораллов с глубокой кардинальной фоссолой главная пере-

городка, низко располагающаяся в ней, имеет, как правило, сложную конфигурацию. Поперечные срезы или реплики, сделанные вблизи дна чашки, через дно и особенно по касательной к нему дают искаженную картину длины кардинальной протосепты. Длинная, фактически доходящая до оси в чашке коралла, в сечениях и репликах она выглядит короткой, так как в них попадает лишь периферическая часть протосепты, круто поднимающаяся у стенки чашки (Латыпов, 1982). Поэтому необходимо с большой осторожностью вводить в видовые и особенно родовые диагнозы признак "малая длина кардинальной перегородки".

Значительно важнее расположение соседних с главной протосептой метасепт, служащее хорошим видовым признаком различия. Различная топография вставления новых метасепт отражает различие в строении мягкого тела коралла, в его поведении при постройке новых очередных метасепт. Они могли вставляться тремя различными способами, резко изгибаясь в сторону главной перегородки, примыкать к ней осевыми концами; быть субпараллельными или, изгибаясь, отходить в сторону от кардинальной протосепты. Для стрептелазматид была характерна отчетливо выраженная ориентировка септального аппарата, планом расположения которого она хорошо подчеркивается: отличающимися по размеру протосептами, часто ясно выраженным перисто параллельным расположением септ; наличием кардинальной фоссулы, билатерально симметричным утолщением септ в главных секстантах.

Склеренхимальные утолщения элементов скелета, существовавшие большую часть жизненного цикла у этих кораллов, особенно характер сокращения склеренхимы в ходе онтогенеза, служат еще одним отличительным признаком, объединяющим и позволяющим классифицировать одиночные диафрагматофорные кораллы. Склеренхимальные отложения у стрептелазматид могли быть сплошными на ранних стадиях роста и почти незаметными во взрослом состоянии, могли продолжаться через весь жизненный цикл на всех частях скелета или только до средних стадий роста в секторах, прилегающих к главной перегородке, или лишь на периферических концах септ, но они известны у всех стрептелазматид в той или иной мере. Дифференциация склеренхимальных отложений на различных частях скелета по разным стадиям и в неодинаковых количествах служит хорошим таксономическим критерием при родовых и видовых отличиях, особенно в совокупности с определенной жизненной формой коралла, когда они, скорее всего, каким-то образом были функционально связаны друг с другом.

Внутренняя стенка у стрептелазматид не известна.

Из горизонтальных элементов скелета стрептелазматиды имели только днища, большей частью выпуклые, полные и неполные с многочисленными дополнительными пластинками, иногда до везикулярно-интрасептальных. Лишь в позднем лландовери у единичных представителей некоторых таксонов появляются единичные крупные диссепименты на кардинальной стороне. Днища стрептелазматид обладали большой степенью изменчивости даже в одном экземпляре: полные и неполные, выпуклые и субгоризонтальные, особенно изменчивы размер и частота пластинок днищ, поэтому необходимо с осторожностью использовать морфологические различия днищ, которые, как правило, характеризуют внутривидовую и возрастную изменчивость. Степень наклона и изогнутости периферических пластинок днищ, пузыристая вспученность в осевой зоне могут выступать признаками видовых, реже родовых различий (рис. 32).

Диафрагматофорный тип строения скелета, сокращение или дифференциация склеренхимы в ходе онтогенеза наряду с одиночной формой су-

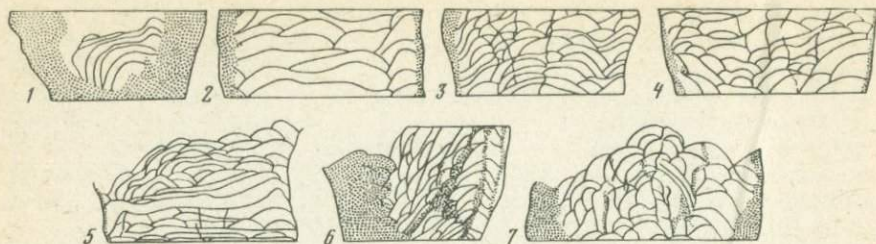


Рис. 32. Усовершенствование, изменчивость и специализация пластинок дниц
 1 — *Kenophyllum*, полные, поздний ордовик; 2 — *Streptelasma*, полные и неполные с дополнительными пластинками, поздний ордовик; 3 — *Dinophyllum*, неполные, лландовери; 4 — *Porfirieviella*, неполные с протосепиментами, поздний лландовери; 5 — *Pseudophaulactis* изменчивость пластинок дниц от полных до везикулярно-интерсептальных, поздний лландовери; 6—7 — узко специализированные дница, лландовери, поздний ордовик, *Streptelasma* и *Grewingkia* соответственно

щества — вот те специфические признаки, которые обособляют стрептелазматид от всех остальных кораллов, вместе с комплексом других признаков образуя диагноз, объясняющий положение стрептелазматид в системе кораллов.

Streptelasmataidae. Одиночные диафрагматофорные кораллы разнообразных размеров, большей частью с глубокими чашками, нередко со срединным поднятием или углублением. На эпитеке четкая продольная ребристость, соответствующая билатерально симметричному фибронормальному септальному аппарату, состоящему из длинных больших и коротких малых перегородок. Главная и, как правило, боковые протосепты обособлены на всех стадиях роста, кардинальная перегородка располагается очень часто в отчетливой фоссуле. Могут быть развиты различного рода осевые образования из склеренхимы или осевых окончаний септ и их переплетений с дницами, но осевой колонны и столбика нет. Дница, как правило, выпуклые полные и неполные, с дополнительными пластинками, иногда до везикулярно-интерсептальных. В процессе роста септы освобождались от развитой на ранней стадии склеренхимы или она дифференцировалась на них по различным секторам кораллита, как правило образуя периферический ободок из утолщенных септ.

В разное время к стрептелазматидам относилось от 8 до 25 родов и в их систематике далеко до единодушия, но большинство исследователей отмечали, что в ходе истории скелет у этих кораллов постепенно освобождался от обильной склеренхимы, ослабели осевые образования и увеличивалась поверхность дниц за счет преобразования полных пластинок в многочисленные неполные (Кальо, 1956, 1958; Ивановский, 1975; Латыпов, 1982, и др.). Наиболее часто встречаются 6—15 родовых названий. Оценивая разное качественное и количественное состояния признаков для 14 таксонов стрептелазматид, перед сведением всех данных в матрицу было произведено их взвешивание, и в дальнейших операциях признаки с малым весом (очень изменчивые, функционально коррелятивно связанные и др.) не учитывались. Так, колебания размеров кораллитов всех стрептелазматид укладываются в пределах одного класса величин, не позволяя их различать друг от друга в таксономических целях. По этой же причине невозможно использовать в качестве таксономических признаков очень изменчивые размеры дополнительных пластинок дниц и довольно стабильные размеры противоположных протосепт. Размеры интерсептальных камер оказались избыточным признаком,

так как он функционально коррелятивно связан с изменением размеров септальных перегородок.

Признаки, аналогичные приведенным выше, служат плохой основой для объединения или разъединения таксонов, не давая необходимых результатов, они отнимают много времени при анализе, в лучшем случае дублируя другие признаки. Для анализа системы стрептелазматид использовались такие признаки: глубина чашки; наличие или отсутствие в ней осевого поднятия; развитие больших и малых септ, их размеры, степень развития в онтогенезе, слияние или не слияние у оси, морфология этого слияния и структура; наличие или отсутствие осевого спирального завивания септ; морфология пластинок днищ, время появления их в онтогенезе; размера периферического ободка; степень билатеральной ориентировки септального аппарата; длина главной протосепты; характер и особенности сокращения склеренхимы со скелетных элементов в ходе жизненного цикла. Количественно и качественно признаки выражались цифрами от 1 до 5 и знаками "+" или "-". Например, признак — осевое завивание септ. Его наличие выражалось знаком "+", отсутствие — знаком "-"; степень завивания: слабое, умеренное, четко выраженное, структура вортекс, обозначалась цифрами от 1 до 5 (табл. 4). Сравнение таксонов по комплексу признаков наглядно показывает в цифровом выражении развитие стрептелазматид в ходе истории. Если наиболее древние таксоны характеризуются в основном значениями и характеристиками признаков в порядке величин 1—2 единицы (таксон А), то позднее, сложнее организованные таксоны характеризуются порядком величин 3—5 единиц (таксоны Н, О). Также хорошо видны синонимичные таксоны Г-В, И-З. При этом синонимичные таксоны имеют комплекс признаков, укладываемых в пределах одних и тех же величин и почти не имеют разрывов в отдельных признаках. Обособленные таксоны характеризуются и отличиями величин признаков в комплексе и явными разрывами в пределах величин двух-трех отдельных признаков.

По строению скелетных элементов, ходу онтогенеза и временному распространению все множество стрептелазматид распределилось на X достаточно отчетливо очерченных групп (таксонов) родового уровня, имеющих различные комплексы признаков и их разрывы. Остальные "роды" или полностью синонимичны одному из этих десяти таксонов, или вообще не являются стрептелазматидами по своему строению и индивидуальному развитию (Латыпов, 1982). Мне представляется, что это были такие группы кораллов:

I. Мелкие и средние, редко крупные, цератоидные и трохоидные кораллиты с глубокой чашкой, большей частью имеющие округлое срединное поднятие. Большие толстые и очень толстые до взаимного слияния септы доходят до оси, где сливаются в сплошную однородную склеренхимальную структуру. Осевое завивание септ не наблюдается. Малые перегородки развиты непостоянно, большей частью короткие. Общее количество септ в пределах от 16 до 75. Днища редкие полные и неполные, различаются преимущественно к поздней стадии роста, дополнительные пластинки спорадические, редкие. Интерсептальные камеры рудиментарные, образуются преимущественно на поздней стадии роста. Склеренхимальные отложения обильны на всех стадиях роста, незначительно убывая с возрастом. Род *Kenophyllum*.

II. Мелкие и средние цератоидные, субкальцеоидные и трохоидные кораллиты с срединным поднятием эллиптической формы в глубокой чашке. Большие толстые, но не сливающиеся взаимно септы доходят до оси, где некоторые из них сливаются с булавовидной утолщенной очень

Таблица 4

Матричное сравнение признаков родов стрептелазматид

Признаки		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
I	A	2	+	1-2	+1	-	3	1	1	1	4	1	1
	Б	2-3	+	1-2	+1; 2	-	2-3	1-2	1	1	4	1	2
II	В	2	+	2-3	+3	-	4	2	1-2	1-2	2	3	2
	Г	2	+	2-3	+3	-	4	2-3	1-2	1-2	2-3	2-3	2; 4
	Д	3	+	2-3	+3	-	2	1-2	2	2	2	3	2
III	Е	3	+	2-3	+2; 5	-	3	3	1-2	1	1-2	1	2-3
IV	Ж	3-5	+	3-4	+4	-	2	3	2-3	2	1	2	3-4
V	З	3-4	-+	3-4	+4	+3; 4	2	3	2-3	1	3-4	1	2-1
	И	3-4	-+	3-4	+4	?+1	2-3	?3	1-2	1	2-3	1	2-1
VI	К	3	+ -	3-2	+4	+3	4	3	3-2	3	3	1	2-3
VII	Л	3	+ -	5-4	-	+3	2-3	3	1-3	3	2-1	1-2	4-5
VIII	М	2-3	-	5	+5	+3; 4	3	3	4	3	2-3	1-3	3-5
IX	Н	3-4	-+	4-5	+5	+5	2-4	3	4	3-5	4-5	1	4-5
X	О	3	-	5	-	-	3	3	3-4	3	2	3-2	5

длинной противоположной протосептой и образуют склеренхимальную структуру с различимыми границами отдельных септ. Осевое завивание септ характерно. Малые перегородки развиты постоянно, очень короткие. Общее количество септ в пределах от 40 до 100. Днища редкие полные и неполные, развиты со средних стадий роста, дополнительные пластинки постоянны, редкие. Интерсептальные камеры четкие с ранней стадии онтогенеза. Склеренхимальные отложения обильны на ранней стадии роста, умеренны на средней, остаются у оси и на периферии до поздней стадии роста. Род *Dalmanophyllum*.

III. Мелкие цератоидные и цилиндрические кораллиты с срединным поднятием эллиптической формы в чашке средней глубины. Большие толстые, не сливающиеся латерально септы доходят до осевой зоны, где их утолщенные осевые концы, изгибаясь, пересекаются с пластинками днищ, образуя структуру, несущую склеренхиму. Осевое завивание септ не выражено. Малые перегородки развиты постоянно, очень короткие. Общее количество септ в пределах от 60 до 100. Днища редкие полные и неполные, вздутые в осевой зоне, дополнительные пластинки обычные. Интерсептальные камеры четкие со средней стадии роста. Склеренхимальные отложения обильны, интенсивно сокращаются со средней стадии онтогенеза, оставаясь обильными на периферии до поздней стадии. Род *Densigwingkia*.

IV. Разнообразные по форме средние, реже крупные кораллиты с срединным округлым или эллиптическим поднятием в чашке средней глубины. Большие толстые и средней ширины, редко тонкие септы доходят до осевой зоны, где их концы, разнообразно изгибаясь, переплетаются с вздутыми пластинками днищ, образуют хорошо очерченную структуру. Осевое завивание септ не наблюдается. Малые перегородки развиты постоянно, могут достигать в длину половину радиуса кораллита. Общее количество септ в пределах от 80 до 150. Днища большей частью частые, неполные, вздутые в осевой зоне, с частыми дополнительными пластинками. Интерсептальные камеры всегда четкие, в единичных случаях могут быть неразличимы на самой ранней стадии онтогенеза. Склеренхимальные отложения умеренные, редко обильные на ранней стадии, интенсивно

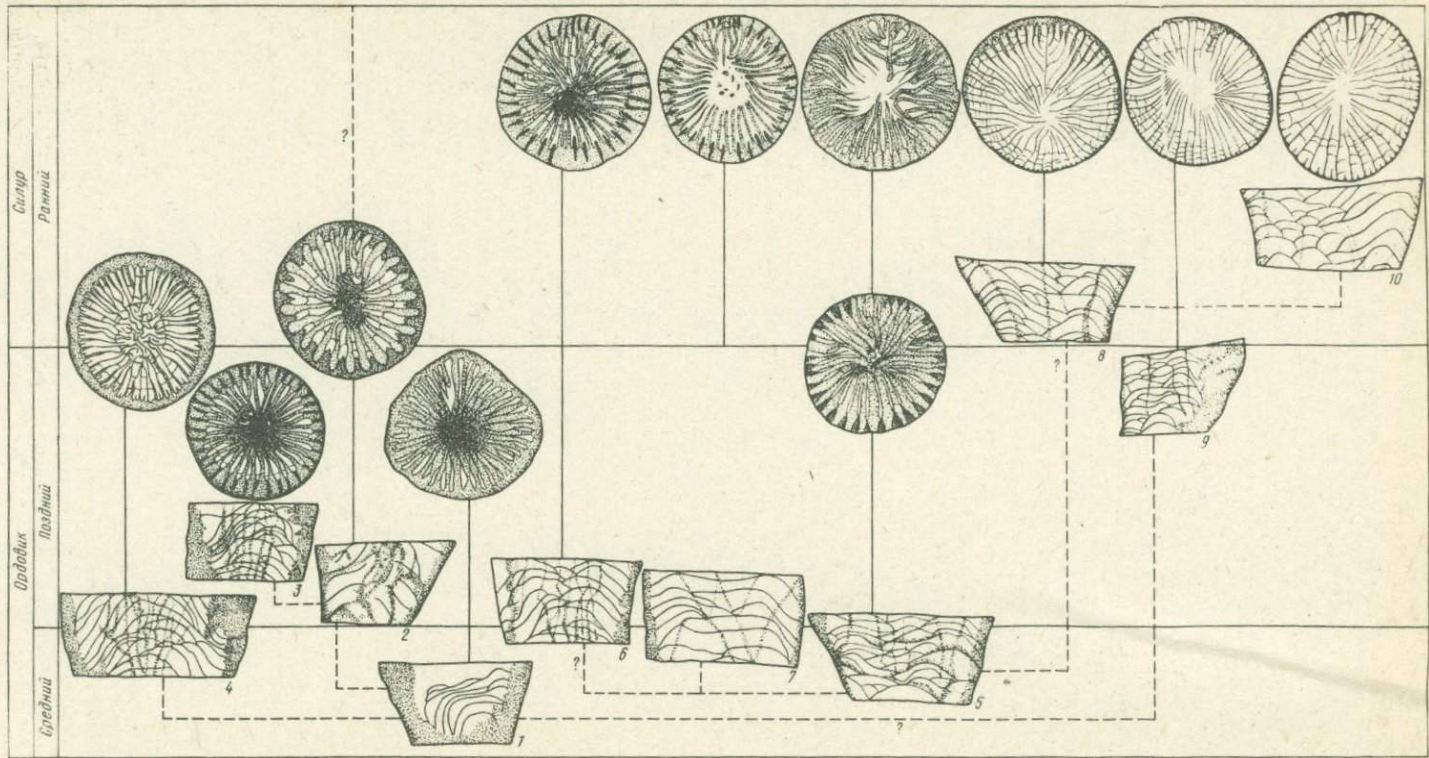
сокращаются в онтогенезе, незначительно оставаясь на периферии. Род *Grewingkia*.

V. Цератоидные, трохоидные, турбинатные средние и крупные кораллиты. Чашки средней глубины и мелкие, могут иметь слабое округлое поднятие. Большие септы, часто широко клиновидные, толстые или средней ширины почти всегда достигают оси, где различно изгибаются или завиваются в вортекс, не образуя структуру из своих переплетений. Осевое завивание септ довольно обычно. Малые перегородки не всегда четкие, могут достигать в длину половины радиуса кораллита. Общее количество септ в пределах от 60 до 150. Днища редкие, иногда частые, неполные с дополнительными пластинками, иногда интерсептальные. Интерсептальные камеры развиты со средней стадии роста, но могут быть плохо различимы на поздней. Склеренхимальные отложения обильны до средней стадии роста, постепенно сокращаясь, не исчезают и на поздней стадии онтогенеза, особенно на периферии коралла. Род *Crassilasma*.

VI. Цератоидные, трохоидные, реже цилиндро-конические кораллиты средних размеров с незначительным поднятием в чашке средней глубины. Большие септы тонкие и средней ширины достигают оси, где, разнообразно изгибаясь, переплетаясь или спирально завиваясь, образуют неплотную структуру. Тенденция к осевому завиванию септ выражена четко. Малые перегородки четкие, иногда достигают в длину половины длины больших септ. Общее количество септ в пределах от 80 до 150. Днища редкие, полные и неполные с дополнительными пластинками, редко интерсептальные. Интерсептальные камеры различаются со средней, иногда с конца ранней стадий онтогенеза. Склеренхимальные отложения обильны до средней стадии роста, но затем интенсивно сокращаются, незначительно оставаясь на периферии. Род *Helicelasma*.

VII. Цератоидные, трохоидные и цилиндроконические кораллиты средних, редко крупных размеров. Чашки умеренной глубины могут иметь слабое срединное округлое поднятие. Большие септы тонкие или средней ширины, редко достигают оси, иногда достаточно сильно спирально закручиваясь без образования какой-либо структуры. Тенденция к слабому спиральному завиванию септ выражена постоянно. Малые перегородки развиты непостоянно, но могут четко чередоваться с большими и достигать трети их длины. Общее количество септ в пределах от 60 до 120. Днища редкие и частые, полные и неполные с дополнительными пластинками, иногда интерсептальные. Интерсептальные камеры четкие почти всегда с ранних стадий роста. Склеренхимальные отложения умеренны, редко обильны на ранней стадии онтогенеза, интенсивно сокращаются с возрастом коралла, незначительно оставаясь на периферии. Род *Streptelasma*.

VIII. Трохоидные, как правило, сильно рогообразно изогнутые кораллиты средних и крупных размеров с умеренно глубокими чашками, уплощенное дно которых может иметь небольшое углубление. Большие тонкие и очень тонкие септы доходят или немного не доходят до оси, где могут слабо изгибаться или спирально завиваться без образования каких-либо структур. Тенденция к спиральному завиванию септ обычна. Малые перегородки развиты постоянно, как правило, короткие и очень короткие. Общее количество септ в пределах от 80 до 120. Днища частые, неполные, в единичных случаях полные, с многочисленными дополнительными пластинками, в противоположных секторах часто везикулярно-интерсептальные. Интерсептальные камеры четкие с ранней стадии лишь на одной вогнутой стороне коралла. Склеренхимальные отложения обильны в начале онтогенеза только на выпуклой стороне кораллита, с возрастом постепенно сокращаются и исчезают совсем. Род *Pseudophaulactis*.



IX. Трохоидные, турбинатные и пателлоидные кораллиты средних и крупных размеров с чашками средней и малой глубины, в которых может быть слабое осевое поднятие, переходящее к кардинальной стороне в углубление. Большие септы тонкие, редко толстые, доходят до оси, где они слабо разнообразно изгибаются без образования структуры, иногда завиваясь в плотный вортекс. Тенденция к спиральному завиванию септ выражена постоянно очень четко. Малые перегородки четкие, могут достигать в длину две трети длины больших септ. Общее количество септ в пределах от 70 до 150. Днища большей частью частые, неполные до везикулярно-интерсептальных, дополнительные пластинки многочисленные. Интерсептальные камеры четкие с самой ранней стадии роста. Склеренхимальные отложения умеренные на ранней стадии, с ростом коралла интенсивно сокращаются или перераспределяются в различные секторы кораллита. Род *Dinophyllum*.

X. Цератоидные, трохидные рогообразно изогнутые кораллиты средних и крупных размеров с чашками умеренной глубины, уплощенно выпуклым или вогнутым дном. Большие тонкие септы доходят до осевой зоны, реже до оси, где не образуют никакой структуры. Тенденция к слабому спиральному завиванию септ. Малые перегородки развиты постоянно, очень короткие. Общее количество септ в пределах от 50 до 100. Днища частые, неполные, часто интерсептальные, возможны протодиссепименты. Интерсептальные камеры четкие с самой ранней стадии онтогенеза. Склеренхимальные отложения незначительны, исчезают уже на ранней стадии роста. Род *Porfirievella*.

Вполне естественно, что эта система не претендует на абсолютную непогрешимость. Так, диагноз *Densigrewingkia* наполовину содержит признаки, с одной стороны, *Dalmanophyllum*, с другой — *Grewingkia*. Известен всего один вид *Densigrewingkia pyrgoidea* (Neuman, 1969). По особенностям строения и онтогенеза он может быть наиболее сложно устроенным *Dalmanophyllum* или самым примитивным *Grewingkia*. Но не исключено, что нахождение других кораллов, близких к *D. pyrgoidea*, пополнит комплекс признаков таких ругоз, подчеркнет специфичные признаки и позволит обособить этот род более однозначно. Пока же круглая, хорошо очерченная сформированная переплетающимися септами совместно с днищами, но в значительной мере склеренхимальная структура *Densigrewingkia* не позволяет их отнести к *Dalmanophyllum*, имевшим более или менее четкую булавовидную осевую структуру, сформированную главным образом склеренхимой противоположной септы, а днища в ее строении не принимали никакого участия. У *Grewingkia* же, формирующих осевую структуру из переплетений осевых окончаний септ и вздутых пластинок днищ, уже к средней стадии в осевом пространстве не оставалось никакой склеренхимальной структуры.

Еще не все стрептелазматиды открыты и обнаружение новых видов будет вносить коррективы в систему этого семейства, однако кардинальных изменений, скорее всего, не произойдет. Эта система, может, формально более логическая, чем другие, есть всего лишь обобщение опыта предшествующих исследований на этот счет. Но такая система — в определенной мере уже целостная совокупность родственно связанных и расположенных в оп-

Рис. 33. Схема развития стрептелазматид

1 — *Kenophyllum*, 2 — *Dalmanophyllum*, 3 — *Densigrewingkia*, 4 — *Grewingkia*, 5 — *Crassilasma*, 6 — *Helicelasma*, 7 — *Streptelasma*, 8 — *Pseudophaulactis*, 9 — *Dinophyllum*, 10 — *Porfirievella*. Нижняя линия продольного сечения показывает время появления, а поперечное сечение ограничивает время существования родов

ределенном порядке таксонов (рис. 33). Видно развитие таксонов от древних, просто устроенных кораллов, с плотными осевыми образованиями и сохранившимися в ходе онтогенеза обильными склеренхимальными образованиями, до более молодых, сложнее организованных. Видны эволюция признаков, строения скелетных элементов и развитие всей группы. Прежде всего увеличиваются общие размеры кораллов и уменьшается глубина чашек. Толстые и немногочисленные септы (17—75 шт.), слабо чередующиеся на большие и малые перегородки, преобразуются в многочисленные (80—150 шт.), как правило, тонкие четко чередующиеся на малые и большие. Бесформенные однородные склеренхимальные осевые структуры, превращаясь сначала в структуру из септ, утолщенных склеренхимой, избавляются от последней, оставляя осевое пространство, занятое тонкими септами или свободное от каких-либо образований. Днища редкие и полные в начале истории стрептелазматид, появляющиеся лишь на поздней стадии роста, преобразуются со временем в многочисленные неполные, часто интерсептально-везикулярные. Склеренхимальные отложения, обильные на скелетных элементах у первых стрептелазматид в течение большей части жизненного цикла, становятся с течением времени незначительными и развиваются лишь на ранних стадиях.

В среднем и позднем ордовике три четверти стрептелазматид имели на ранней и средней стадиях роста сливающиеся латерально друг с другом септальные перегородки с почти не различающимися интерсептальными камерами, которые четко намечались лишь к поздней стадии онтогенеза и были узкие и малочисленные. К концу позднего ордовика уже у трети этих кораллов интерсептальные камеры, освобождаясь от склеренхимы, становятся хорошо различимыми с ранних стадий роста. А к концу позднего лlandoвери лишь у одного рода на ранних стадиях остаются обильные склеренхимальные отложения, и у всех на поздней стадии роста становятся хорошо различимыми длинные, четкие, достаточно широкие многочисленные интерсептальные камеры, почти свободные от склеренхимальных отложений. Видна обособленность стрептелазматид как единой группы ругоз, у которых, по существу, сформировались все характеристики и особенности морфологии, характерные впоследствии для всех кораллов с развитыми радиальными перегородками в гастральной полости и трабекулярным септальным аппаратом. Каждый отдельный таксон (род, вид) распознается по комплексу только ему присущих признаков и специфическим особенностям, но не наоборот, т.е. не набраны удобные или выгодные сочетания признаков, чтобы создать род.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суть сомнений палеонтологов, изучающих кораллы, заключается не в том, какую концепцию вида выбрать, располагая лишь фенотипом, как, якобы, единственным и главным средством классификации, и не в отсутствии возможности наблюдать или проверить репродуктивную изоляцию видов. Ее суть — в умении заставить себя отказаться от давления различных концепций, прежде всего от так называемых "особенностей" палеонтологии, и следовать биологической основе изучения ископаемого материала.

Необходимо абстрагироваться от понятия "вид" нацеливаться на исследование природной биологической совокупности особей, а не просто суммы некоторых образцов; все время руководствоваться тем, что целостность этих совокупностей определяется не различиями, а обособленностью, состоят они не из суммы независимых особей, а из популяций; определить такую совокупность легче и более адекватно можно исходя из ее отношения к другим совокупностям, а не по взаимоотношениям между особями в пределах одной совокупности. Выявление такой совокупности, ее достаточной обособленности позволяет описать ее и наименовать, сделав вид формальной таксономической категорией. В основе совокупности особей лежит наименьшая ее ячейка — население, из последних и формируется популяция.

Четкое и точное формулирование цели, выяснение методологических предпосылок, определение задач, методов как и их обязательное ограничение наряду с пониманием биологического смысла результатов исследования в значительной мере предопределяют успех работы. Необходимо четко представлять, хотим ли мы провести ревизию музейных коллекций или анализ древних популяций кораллов. Цель любой таксономической работы вытекает из цели исследования и понимания огромного многообразия живых организмов, истоков его происхождения и поддержания.

Вся система скелетных элементов ругоз до мельчайших деталей — прямое отражение строения мягкого тела, направленный ряд развития морфологических черт, проходящий через все время существования этих кораллов. Эволюция древнейших одиночных кораллов происходила по пути увеличения поверхности гастроваскулярной полости полипа за счет общего увеличения размеров, увеличения степени кривизны кораллитов, усложнения горизонтальных и вертикальных скелетных элементов, их микроструктуры. Усложнение строения ругоз — закономерный процесс на пути их развития как целостного филума в истории и таксона в системе кишечнополостных. Как система они обладали качественной специфичностью отдельных ее компонентов присущей лишь ругозам. Эта специфичность, наряду с возможностью активно приспосабливаться к окружающей среде, делали возможным процесс эволюции, определяя его направление. В то же время лишь на основе эволюции (возможность процесса регуляции системы) могло синтезироваться своеобразие и многообразие ругоз как компонентов органического целого.

Ориентировка септального аппарата, механизм вставления метасепт (каждая очередная метасепта вставлялась лишь по направлению на главную перегородку) четко зафиксированы в течение всего жизненного цикла каждой ругозы. Это позволяет констатировать лишь подчеркнуто выраженную билатеральную симметрию у этих животных.

Двухстороннюю симметрию, специфическую ориентацию септального аппарата и особенности вставления в онтогенезе септальных перегородок не следует связывать с прикрепленностью к субстрату и роугообразной изогнутостью ругоз. Билатеральная симметрия ругоз, а равно и склерактиний, может быть объяснена тем, что первое появление в царстве животных билатеральной симметрии могло быть у кишечнополостных. Этот новый уровень организации живой материи и определял ориентацию появляющихся первыми направляющих мезентериев, затем ротовой щели, первых шести протосепт и билатеральное вставление всех метасепт. Форма каждого конкретного кораллита, динамика и детали ориентации его септального аппарата в онтогенезе определялись взаимодействием генотипа и окружающей среды.

Исследование морфологических признаков ругоз, их эволюции с момента возникновения до исчезновения этой группы кораллов, выявление чрезвычайно широкой вариабельности признаков даже в пределах одной особи позволяют утверждать, что в классификационной практике одиночных ругоз ни одно морфологическое свойство не может быть чрезвычайно важным или более значимым, чем какое-либо другое. Только комплекс признаков, особенности онтогенеза, выявленные пределы изменчивости вместе с палеоэкологическими и геохронологическими данными позволяли однозначно обособливать один таксон от другого и верно его диагностировать. При этом следует подчеркнуть: линейные изменения и меристические признаки у кораллов могут быть признаны только в статистическом сравнении, коррелятивной связи или в отношениях одних величин признаков к другим; особенности онтогенеза служат надежным таксономическим критерием таксонов всех категорий; таксономические признаки — это не присущие самим членам популяции признаки, а их относительные свойства по отношению к другим популяциям; по одному или нескольким признакам таксоны могут быть неотличимы, но комплекс определенных признаков и ход онтогенеза характерны и уникальны для каждого конкретного таксона.

Применение биологической концепции вида и биологических методов при изучении ископаемых кораллов в принципе не отличается от такового у специалистов, изучающих современные кораллы. В любом случае исследование начинается с особи, с сортировки их по фенонам. Выявляя сходные или различные феноны, классифицируя их, мы основываемся на их отношении к генофонду популяций, к которым они принадлежали. При этом феноны, принадлежавшие к одному виду, обнаруживали сходные комплексы признаков и особенностей, одинаковый ход онтогенеза, вариации величин признаков укладывались в последовательный ряд переходов и ограничивались вполне определенными пределами. Система таких сходных фенонов, представляющих систему локальных популяций, отчетливо обособливалась от других отдельных фенонов и систем фенонов. Такие сходные феноны обладали тождественными характеристиками и в одном местонахождении, расположенные "бок о бок", и в далеко разрозненных географически и хронологически. Феноны же популяций разных видов, даже в одном слое и порой с очень сходными, а иногда неотличимыми отдельными признаками, отличались комплексом фенотипических признаков, имели разрывы в их величинах и явно неодинаковый ход индивидуального развития.

Полное представление о свойствах и изменчивости различных фенонов — важнейший способ восстановления ископаемых популяций и дает необхо-

димые и достаточные основания для вполне однозначного решения отнесения нескольких фенонов к одному или различным таксонам, позволяет установить тип изменчивости — межвидовую, внутривидовую, внутривидовую и в отдельных случаях — выявить стабильность частот генетического полиморфизма, выявить видоспецифичные аспекты экологии, физиологии, жизненного цикла и вариации фенотипа.

Таким образом, фенотип, закрепленный в виде признаков скелета коралла — это не скудный остаток окаменевшего животного, а сумма всех признаков и особенностей, которые получало животное в результате приспособления к окружающей среде и сохранившихся в процессе фоссилизации. Сумма этих признаков уникальна и неповторима для каждой конкретной обособленности биологической целостности — вида (формально таксона). Это источник достаточно полной информации о существовании особи популяции, вида, в истории развития кораллов гораздо более полный, чем одни генетические данные, и он позволяет практически выявить почти любой биологический признак вида.

Чрезвычайная изменчивость кораллов долгое время препятствовала их классификации. Разрозненные случайные коллекции, часто недооценка казавшейся необычной варибельности морфологических признаков этих животных, а порой, игнорирование изменчивости очень способствовали такому положению. К тому же только специально отобранная коллекция из популяции и ее анализ позволяют разрешить проблему изменчивости, установить ее природу и форму.

Исследования популяций ископаемых одиночных кораллов выявили и позволили показать, что далеко не всякое морфологическое (фенотипическое) различие, даже при наличии явного разрыва, свидетельствует о вероятности репродуктивной изолированности популяций. Так же как не любое морфологическое сходство дает право сделать вывод о вероятности родственных связей. Даже обнаружение таких "хороших" морфологических различий как наличие радиально ориентированных септальных шипов у кораллов одного фенона и их отсутствие в другом феноне, или же выявление морфологически сходных, одинаково ориентированных септальных аппаратов, строение главной и противоположных протосепт, строение метасепт в соответствующих им секторах не дает достаточных оснований для окончательных выводов. Лишь после детального популяционного анализа и получения полного представления об изменчивости популяций и понимания биологического смысла полученных результатов успешно решается задача отнесения такого типа сходства и различий к внутри- или межвидовым. При этом крайние различия могут оказаться внутривидовыми, а сходные морфологические черты — принадлежащие к разным видам.

Выявление пределов индивидуальной и популяционной изменчивости кораллов расширяет границы таксонов, делая их в то же время однозначными и четкими. Таксон в результате определений полной картины его варибельности "выдает" весь комплекс своих признаков и особенностей, характеризующих не только саму реально существовавшую популяцию, но и ее отношение к другим популяциям (таксонам).

Знание индивидуальной и популяционной варибельности, определение ее пределов при биологическом подходе в изучении ругоз позволили выявить и разграничить не только внутри- и межвидовую изменчивость (этот извечный камень преткновения при любой классификации кораллов), но и установить ее индивидуальную форму, контролируруемую генетическим полиморфизмом; выявить, разумеется косвенно, стабильность генных частот, отвечающих за морфологию септального аппарата во многих популяциях двух полиморфных модификаций ругоз, существовавших в течение мил-

лионов лет с постоянной частотой встречаемости. Ранее эти модификации описывались палеонтологами как виды двух родов.

Как бы не была велика изменчивость различных сообществ особей, обитавших в одной определенной местности (слое, разрезе, регионе) после ее всестороннего анализа выявляются две альтернативы. Комплексы величин признаков нескольких популяций укладывались в определенные рамки, связываясь полным рядом переходов, а особенности и вариации индивидуального развития были сходны во всех популяциях принципиально и в деталях; или комплексы величин признаков нескольких популяций имели явные разрывы, а особенности и вариации индивидуального развития различались принципиально. В первом случае сообщества особей представляли систему потенциально скрещивающихся популяций, относящихся к одному виду. В другом случае сообщества особей, имевших разрывы, мы вправе рассматривать как популяции репродуктивно изолированные. Ибо разрывы в их комплексах признаков, особенностях онтогенеза легко усматривались и в одном слое, и в различных местонахождениях.

В результате послышного популяционного анализа одиночных ругоз выявлены стабильные системы популяций по комплексу фенотипических признаков, указывающих на физиологию, экологию, особенности жизненного цикла, постоянство частот генетического полиморфизма и другие биологические признаки. Каждая такая система популяций представляла реальную отдельную единицу с определенной численностью, типом организации наследственной основы, своей качественной определенностью и обособленностью, многообразием форм. Их единство, стабильность и обособленность хорошо усматривались, контролировались и доказывались как в симпатричных популяциях так и в популяциях разобщенных тысячами километров и миллионами лет. Эти факты свидетельствуют о реальности биологических образований, представленных системами популяций — видов, существовавших в далеком и близком историческом времени и существующих ныне независимо от всевозможных концепций и от того, изучаются они на кораллах или рыбах, современных или ископаемых. Мы вольны выявлять их свойства, особенности, взаимосвязи, наличие или отсутствие и уровень родственных взаимоотношений, полученных ими в ходе эволюции.

Описывая такие биологические образования—виды и присваивая им названия мы делаем виды — биологические явления формальными таксономическими категориями, объясняя тем самым их иерархическое положение в системе природы. Вид — природная целостность объединяющая родственные популяции, населяющие определенный ареал и обнаруживающие определенные пространственно-временные взаимоотношения, так же реален, как и любой экземпляр ископаемого или современного организма.

Все существующие системы ругоз, включающие диагнозы высших и низших категорий, имеют методологические ошибки, заложенные изначально самой постановкой вопроса. Таксономисты стремились четко ограничить, отличить каждый конкретный таксон, диагностируя их по наименьшему сочетанию признаков, вырванных из непрерывной последовательности, которая присуща любой биологической иерархической системе. О том, что система — это совокупность взаимосвязанных и расположенных в соответствующем определенном порядке элементов какого-то цельного образования, забывалось в процессе систематизации и подавлялось процедурой установления, а не нахождения, порядка и разнообразия объектов — составлением каталога диагностируемых таксонов. А система любого ранга (животных, беспозвоночных, кишечнополостных и т.д.) — прежде всего этап в научном познании мира, теория, объясняющая таксоны (упорядоченные элементы), их положение и взаимосвязи в единой макросистеме — живой природе.

- Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 248 с.
- Ауэрбах Ш. Генетика. М.: Атомиздат, 1968. 280 с.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964. Т. 2. Органология. 446 с.
- Берман З.И., Завадский К.М., Зеликман А.Л. и др. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967. 490 с.
- Вилли К. Биология. М.: Мир, 1968. 808 с.
- Войновский-Кригер К.Г. Изменчивость кораллов *Syathoclisia coniseptum* (Keys.) из турнейских отложений западного склона Урала. — В кн.: Тр. 2-го симпоз. М.: Наука, 1971, т. 2, с. 42—55.
- Волкова К.Н., Латыпов Ю.Я., Хайзникова К.Б. Ордовик и силур Южного Верхоянья: Биостратиграфия и палеонтология. М.: Наука, 1976. 224 с.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 408 с.
- Добролюбова Т.А. Изменчивость кораллов филогенетического ряда *Dibunophyllum bipartitum* McCoy — *Caninia okenensis* Stuck. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, № 2, с. 149—186.
- Добролюбова Т.А. *Caninia inostranzewi* Stuck. из стешевского горизонта нижнего карбона Подмосквового бассейна. — Тр. ПИН СССР, 1952, т. 11, с. 71—84.
- Жирмунский А.В., Кузьмин В.И., Навлякин В.Д., Соколов Б.С. Моделирование критических рубежей в развитии систем и периодизации истории Земли. Владивосток, 1980. 68 с. Препр.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 396 с.
- Заренков Н.А. Лекции по теории систематики. М.: Изд-во МГУ, 1976. 140 с.
- Ивановский А.Б. Ругозы ордовика и силура Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 160 с.
- Ивановский А.Б. Древнейшие ругозы. М.: Наука, 1965. 152 с.
- Ивановский А.Б. Положение ругоз в системе коралловых полипов. — Докл. АН СССР, 1966, т. 166, № 2. с. 455—458.
- Ивановский А.Б. Морфогенез септального аппарата ордовикских и силурских ругоз. — В кн.: Новые данные по биостратиграфии нижнего палеозоя Сибирской платформы. М.: Наука, 1967, с. 117—143.
- Ивановский А.Б. Кораллы семейств *Tryplasmataceae* и *Syathophylloidea* (Rugosa). М.: Наука, 1969. 112 с.
- Ивановский А.Б. О морфологической терминологии ругоз. — Палеонтол. журн., 1971, № 1, с. 21—26.
- Ивановский А.Б. Ругозы. М.: Наука, 1975. 124 с.
- Ивановский А.Б. Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск: Наука, 1976. 78 с.
- Ивановский А.Б. Система кораллов ANTHOZOA. — Палеонтол. журн., 1978, № 1, с. 25—30.
- Кальо Д.П. О степелазматидных ругозах прибалтийского ордовика. — Тр. ИГАН ЭССР, 1956, вып. 1, с. 68—73.
- Кальо Д.П. К систематике рода *Streptelasma* Hall.: Описание некоторых новых тетракораллов. — Тр. ИГАН ЭССР, 1958, вып. 2, с. 19—26.
- Кальо Д.П. Некоторые вопросы развития ордовикских тетракораллов. — Тр. ИГАН ЭССР, 1960, вып. 5, с. 245—248.
- Кальо Д.П. Дополнения к улучшению стрепелазматид ордовика Эстонии. — Тр. ИГАН ЭССР, 1961, вып. 4, с. 51—67.
- Камшилов М.М. Фенотип и генотип в эволюции. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1972, т. II, с. 28—44.
- Кейн А. Вид и его эволюция. Л.; М., 1958. 243 с.
- Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки. Л.: Наука, 1971. 229 с.
- Красилов В.А. Популяция, вид, дем и демогагенез. — Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, № 4, с. 506—516.
- Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Латыпов Ю.Я. Ругозы или четырехлучевые кораллы? — Палеонтол. журн., 1975, № 3, с. 133—135.
- Латыпов Ю.Я. Одиночные цистифорные кораллы Северной Азии. М.: Наука, 1977. 80 с.
- Латыпов Ю.Я. Сообщества и некоторые виды ругоз венлокских биостромов

- Сибирской платформы. — В кн.: Палеоэкология сообществ морских беспозвоночных. Владивосток, 1979, с. 130—139.
- Латыпов Ю.Я.* Одиночные диафрагматофорные кораллы Северной Азии. М.: Наука, 1982. 116 с.
- Любичев А.А.* Проблемы систематики. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968, вып. 1, с. 7—29.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 456 с.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Монченко В.И., Таволжанова Т.И.* Концепция биологического вида применительно к систематике циклопод (Crustacea, Cyclopidae). — Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, № 4, с. 563—574.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Онопrienko Ю.И.* Некоторые вопросы морфологии, систематики и эволюции ураниид. Палеозоологический сборник. — Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1976, т. 38, № 141, с. 5—10.
- Ригер Р., Михаэлис А.* Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 608 с.
- Саятуина Т.А.* Нижнекаменноугольные кораллы Северного Урала. М.: Наука, 1973. 168 с. (Тр. ПИН СССР; Т. 140).
- Симпсон Дж.* Темпы и формы эволюции. Л.; М., 1948. 358 с.
- Соколов Б.С.* Табулаты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят с характеристикой морфологических близких групп. М., 1955. 527 с. (Тр. ВНИГРИ. Н.С.; Т. 85).
- Сошкина Е.Д.* Изменчивость внешних признаков девонских и силурийских кораллов (Rugosa). — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, № 2, с. 171—186.
- Сошкина Е.Д., Добролюбова Т.А., Кабакович Н.В.* Подкласс Tetracoralla (Rugosa). — В кн.: Основы палеонтологии: Губки, археоциаты, кишечнорастворимые, черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 286—356.
- Спасский Н.Я., Кравцов А.Г.* Закономерности появления морфологически сходных структур в эволюции четырехлучевых кораллов. — Зап. Ленингр. горн. ин-та, 1971, т. 59, № 2, с. 5—22.
- Тесаков Ю.И.* Внутривидовые подразделения табулят и их изменчивость с позиций биологической концепции вида. — В кн.: Древние Chlclaria. Новосибирск: Наука, 1974, с. 128—131.
- Тесаков Ю.И.* Популяционный, биоценотический и биостратиграфический анализ. М.: Наука, 1978. с. 260.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Эйнор О.Л.* Проблемы вида в палеонтологии. — В кн.: Проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1968, с. 57—72.
- Яковлев Н.Н.* О морфологии и морфогении кораллов группы Rugosa. — Изв. СПб. биол. лаб., 1904, т. 7, вып. 2, с. 87—101.
- Яковлев Н.Н.* О некоторых результатах новейших исследований коралловых рифов Индийского океана и Красного моря. — Изв. Геол. ком., 1913, т. 32, № 2, с. 254—274.
- Яковлев Н.Н.* Этюды о кораллах Rugosa. — Тр. Геол. ком. Н.С., 1914, вып. 96, с. 1—24.
- Яковлев Н.Н.* Организм и среда. Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 140 с.
- Barber H.S.* North American fireflies of the genus Photuris. — Smithsonian Misc. Coll., 1951, N 117, p. 7—58.
- Bassler R.S.* Faunal lists and description of Palaeozoic corals. — Mem. Geol. Soc. Amer., 1950, N 44, p. 315.
- Bedot M.* Madreporaires d'Amboine. — Rev. suisse zool., 1907, vol. 15, p. 143—292.
- Bernard H.M.* Catalogue of the madreporarian corals in the British Museum (Natural History). Vol. 4. Trust Brit. Mus. L., 1903.
- Bernard H.M.* Catalogue of the madreporarian corals in the British Museum (Natural History). Vol. 5. Trust Brit. Mus. L., 1904.
- Bernard H.M.* Catalogue of the madreporarian corals in the British Museum (Natural History). Vol. 6. Trust Brit. Mus. L., 1906.
- Bilton L.* The Chillingham herd of wild cattle, Trans. Nat. Hist. Soc. Northumberland, Durham and Newcastle upon Tyne, 1957, 12, p. 127—160.
- Birenheide R.* Die "Cystimorpha" (Rugosa) aus dem Eiferer Devon. — Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges., 1964, S. 120.
- Brook G.* The genus Madrepora. — Catalogue Madrep. Brit. Mus., 1893, vol. 1, p. 212.
- Camp W.H., Gilly C.L.* The structure and origin of species. — Britonia, 1943, vol. 4, p. 323—385.
- Crossland C.* Madreporaria. Hydrocorallinae, Heliopora and Tubipora. — Brit. Mus. Gov. Barrier Reef Exp., Sci. Rep., 1952, vol. 6(3), p. 257.
- Dobzhansky Ih.* Evolution, Genetics and Man. S. Wiley, New York, 1955.
- Dobzhansky Th.* Species of Drosophila. New excitement in an old field. — Science, 1972, vol. 177, p. 664—669.
- Fisher R.A.* The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon press, 1930.
- Fisher R.A.* The genetical theory of natural selection. N.Y.: Dover Publ., 1958.
- Fügel H.W.* Skelettentwicklung, Ontogeni und Funtinsmorphologie rugosa Ko-

rallen. — Paläontol. Ztschr., 1975, Bd. 49, N 4, S. 407–431.

Flügel H.W. "Rugae" und Wachstumszonen bei Korallen. — Paläontol. Ztschr., 1977, Bd. 51, N 1/2, S. 117–130.

Gardiner J.St. Madreporaria. Vol. I. Pt I, II. Fauna and geography of the Maldives and Laccadive Archipelagoes, 1904. Vol. II. Pt III, p. 765–790.

Goldschmit R.B. The material basis of evolution. Yale: Univ. press, 1940.

Goldschmit R.B. Evolution as viewed by one geneticist. — Amer. Sci., 1952, vol. 40, p. 84–98.

Gravier Ch. Les récifs de Coraux et les Madreporaires la baie de Tadjourah. — Ann. Inst. océanogr., 1911, vol. 2, fasc. 3, p. 99.

Gustafsson A. Mutation environment and evolution. — Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1951, vol. 16, p. 263–281.

Hill D. British terminology for Rugosa Corals. — Geol. Mag., 1935, vol. 72, p. 481–519.

Hill D. The British Silurian Rugose Corals with acanthine septa. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1936, vol. 226, p. 189–217.

Hill D. A monograph of the Carboniferous Rugose Corals of Scotland. — Monogr. Paleontol. Soc. London, 1938, vol. 91(I), p. 1–78; 1939, vol. 92 (II), p. 79–114; 1940, vol. 94 (III), p. 115–204.

Hill D. Possible intermediates between Alcyonaria and Tabulata and Rugosa, and Rugosa and Hexacorallia. — In: Rep. Intern. Geol. Congr., XXI Sess. Copenhagen, 1960, pt 22, p. 51–58.

Hoffmeister J.B. Some corals from America Samoa and Fiji Islands. — Pap. Dep. Mar. Biol. Carnegie Inst. Wash., 1925, vol. 2, p. 1–90.

Hoffmeister J.E. The species problem in corals. — Amer. J. Sci., 1926, vol. 12, p. 151–156.

Hubbard J.A.E.B. Sediment-scifing experiments: A guide to functional behavior in colonial corals. — In: Animal colonial Development and function through time. Stroudsburg, 1973, p. 31–42.

Hubbard J.A.E.B., Pocock Y.P. Sediment rejection by recent scleractinian corals: A key to palaeo-environmental reconstruction. — Geol. Rdsch., 1972, Bd. 61, S. 598–626.

Imbrie J. The species problem with fossil animals. — In: The species problem/ Ed. E. Mayr. Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ., 1957, vol. 50, p. 125–153.

Jell J.S. Septal microstructure and classification of the Philippsastraeidae. — In: Stratigraphy and Paleontology. Canberra, 1969, p. 50–72.

Janckers L.H.M. The concept of population in biology. — Acta biotheor., 1973, vol. 22, N 2, p. 78–108.

Kato M. Fine structures in Rugosa. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV, 1963, vol. 11, p. 571–630.

Koch G. Die morphologische Bedeutung des Korallenskelett. — Biol. Zentr.-Bl., 1882, Bd. 2, S. 583–593.

Latypov Yu. Ya. A variability of Acropora. — In: Second Intern. Symp. biol. and management of tropical water communities. Port Moresby, 1980.

Lecombre M. Dans: Traité de paléontologie/ Ed. J. Piveteau (ed.). I. Tetracorallia. P., 1952, p. 419–501.

McLean R.A. The Rugosa coral genera Streptelasma Hall. Grewingkia Dybowski and Calestylis Lindström from the Lower Silurian of New South Wales. — Proc. Linn. Soc. N.S.W., 1973, vol. 1, s. 36–53.

McLean R.A. Cystiphyllidae and Goniophyllidae (Rugosa) from the Lower Silurian of New South Wales. — Palaeontographica, 1974, Bd. 147, S. 1–38.

McLean R.A. Upper Ordovician Rugose corals of central New South Wales. — Proc. Linn. Soc. N.S.W., 1975, vol. 100, N 4, s. 231–244.

McLean R.A. Early Silurian (Late Llandovery) rugosa corals from western North Greenland. — Grønlands Geol. Undersøelse, 1977, N 121, s. 1–46.

Marin P., Plusquellec Y. Sur des Combyphyllum (Tetracoralliaires) du Dévonien de Montalhan (Province de Ternel, Espagne). — Ann. Soc. géol. Nord., 1973, vol. 93, N 1, p. 39–54.

Minato M. Ontogenetic study of some silurian corals of Gotland. — Acta univ. Stockholm, 1961, vol. 8, N 4, p. 37–100.

Minato M., Kato M. Waagenophyllidae. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV, 1965a, vol. 12, N 3/4, p. 241.

Minato M., Kato M. Durhaminidae (Tetracorallia). — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV, 1965b, vol. 13, N 1, p. 11–86.

Neuman B. Upper Ordovician streptelasmatid corals from Scandinavia. — Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. N.S., 1969, vol. 1, N 1, p. 1–79.

Neuman B. New Lower Palaeozoic streptelasmatid corals from Scandinavia. — Norsk geol. tidsskr., 1975, Bd 55, s. 335–359.

Neuman B. On the Taxonomy of lower Palaeozoic solitary Streptelasmatids. — Mem. Bur. rech. géol. et minières, 1977, vol. 89, p. 69–77.

Oliver W.A. Silurian Rugosa corals from the Lake Temiscouata Area, Quebec. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1962, vol. 430–B, p. 11–17.

Pace S. On the corallum of Turbinaria. — J. Linn. Soc. Zool., 1901, vol. 88, p. 358–365.

Pickett J. Untersuchungen zur Familie Phillippsastraeidae (Zoantharia rugosa). — Senckenberg lethaea, 1967, Bd. 43, N 1, S. 1–76.

Quelch J. Report on the reef corals. — Sci. Rep. Voy. H.M.S. "Challenger". Zool., 1886, vol. 16, p. 203.

- Römer C.F. *Lethaea palaeozoica*. Stuttgart, 1883. Bd. 1. 788 S.
- Rosen B.R. Review of the species problem in recent Scleractinia. (in press).
- Schindewolf O. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik, B., 1936. 180 S.
- Schindewolf O. Grundfragen der Paläontologie. Frankfurt a.M., 1950. 506 S.
- Schoupe A., Stacul P. Morphogenese und Bau des Skelettes der Pterocorallia. — *Palaeontographica*, 1966, Bd. 11, S. 3–186.
- Scrutton C.T. Early Fossil Cnidarians: Syst. Assoc. Spec. Vol. N 12. "The Origin of Major Invertebrate Groups". 1979, p. 161–207.
- Simpson G.G. Criteria for genera, species and subspecies in zoology and palaeozoology. — *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1943, vol. 44, p. 145–178.
- Simpson G.G. Principle of animal taxonomy. N.Y.: Columbia Univ. press, 1961. 247 p.
- Simpson G.G. The first three billion years of community ecology. — *Brookhaven Symp. Biol.*, 1969, vol. 22, p. 162–177.
- Struve A. Ein Beitrag zur Kenntnis des festen Gerüsts der Steinkorallen. — *Verh. Russ. Kays. Min. Ges.*, 1898 (II), Bd. 35, S. 43–116.
- Studer Th. Madreporarien von Samoa, den Sandwich-Inseln und Laysan: Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (Schauinsland 1896–1897). — *Zool. Jb. Jena*, 1901, Bd. 14, H. 5, S. 388–428.
- Sylvester-Bradley P.S. Description of fossil populations. — *J. Paleontol.*, 1958, vol. 32, p. 214–235.
- The species concept in palaeontology/ Ed. P.S. Sylvester-Bradley. L., Syst. Assoc. Publ., 1956, N 2, 145 p.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Mutations and geographical variation. — In: The new systematics/Ed. by J. Muxley. Oxford: Clarendon press, 1940.
- Umbgrove J.H.F. Madreporaria from the Bay of Batavia. — *Zool. Mededeelingen*, 1939, T. 22, p. 1–64.
- Umbgrove J.H.F. Madreporaria from the Trogian Reefs (North Celebes). — *Zool. meded.*, 1940, bd. 22, blz. 265–310.
- Vaughan T.W. Recent Madreporaria of the Hawaiian Island and Laysan. — *Bull. US Nat. Mus.*, 1907, vol. 59(9), p. 1–427.
- Veron J.E.N., Pichon M. Scleractinia of eastern Australia. Pt 1. — *Austral. Inst. Mar. Sci. Monogr.*, 1976, vol. 1, p. 86.
- Wang H.C. A revision of the Zoantharia *Rugosa* in the light of their minute skeletal structures. — *Trans. Roy. Philos. Soc. London B*, 1950, vol. 234, N 611, p. 175–246.
- Webby B.D. The new Ordovician genus *Hillophyllum* and the early history of rugosa corals with acanthine septa. — *Lethaia*, 1971, vol. 4, p. 153–168.
- Wedekind R. Die Zoantharia *Rugosa* von Gotland (bes. Nortgotland, Hebst Bemerkungen zur Biostratigraphie des Gotlandium. — *Sver. geol. unders. Ca*, 1927, bd. 19, s. 1–94.
- Weyer D. Zur Morfologie der *Rugosa* (Pterocorallia). — *Geologie*, 1972(21), Bd. 6, S. 710–737.
- Weyer D. Über der Ursprung der Calostylidae Zittel 1879 (*Anthozoa Rugosa*, Ordovic-Silur). — *Freiberg. Forschungsh. C*, 1973a, Bd. 282, S. 23–87.
- Weyer D. Einige *Rugosa* Korallen aus der Erbslochgrauwacke (Unterdevon) des Unterharzes. — *Ztschr. geol. Wiss. Berlin*, 1973b, Bd. 1, S. 45–65.
- Wood-Jones F. On the growth-forms and supposed species in corals. — *Proc. Zool. Soc. London*, 1907, vol. 2, p. 518–556.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
Часть I	
ВВЕДЕНИЕ	6
Глава 1	
Постановка вопроса	6
Часть II	
ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ КОРАЛЛОВ	17
Глава 2	
Категории вида	17
Часть III	
МЕТОДЫ КЛАССИФИКАЦИИ РУГОЗ	
Глава 3	
Морфологические и таксономические признаки	33
Глава 4	
Качественный и количественный анализ изменчивости	53
Глава 5	
Методология систематики	73
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	87
ЛИТЕРАТУРА	91

Юрий Яковлевич Л а т ы п о в

**ДРЕВНЕЙШИЕ ОДИНОЧНЫЕ КОРАЛЛЫ
И ПРИНЦИПЫ ИХ СИСТЕМАТИКИ**

*Утверждено к печати
Институтом биологии моря
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Е.Ю. Федорова*
Художник *В.В. Фирсова*
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *А.Л. Шелудченко*
Корректор *З.Д. Алексеева*

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 27759

Подписано к печати 20.09.84. Т — 13613
Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная № 2
Гарнитура Универс. Печать офсетная
Усл. печ. л. 6,0. Усл. кр.-отт. 6,2. Уч.-изд. 7,7
Тираж 600 экз. Тип. зак. 1829
Цена 1 р. 20 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

1 р. 20 к.

4318