

Ep. 5.12

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA
АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР

GEOLOGIA INSTITUUDI
UURIMUSED

ТРУДЫ
ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ

V



TALLINN 1960

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ РАЗВИТИЯ ОРДОВИКСКИХ ТЕТРАКОРАЛЛОВ

Д. Л. КАЛЬО

По девонским и каменноугольным четырехлучевым кораллам имеется обширная литература, среди которой особенно выделяются работы советских авторов (Е. Д. Сошкиной, Т. А. Добролюбовой и др.). Наоборот, ордовикские ругозы, несмотря на их важность с точки зрения выяснения вопросов развития и систематики тетракораллов, изучены сравнительно хуже, и в настоящее время ясное представление об их филогенезе еще отсутствует. Это сказывается, естественно, и на их систематике.

Изучение богатого и своеобразного комплекса прибалтийских ордовикских тетракораллов показало существование еще многих пробелов в наших знаниях по их филогении и систематике, и поэтому автор счел нужным поделиться некоторыми имеющимися у него материалами и соображениями, касающимися этих вопросов. Необходимо, однако, прежде отметить, что недостаточно еще изучены процессы и закономерности филогенетического изменения отдельных элементов скелета ругоз, как и скелета в целом. Одновременно остается еще невыясненным значение изменения различных «признаков» на последовательных этапах исторического развития тетракораллов. По этим причинам филогенетические построения являются очень часто малоубедительными.

Из многочисленных вопросов по указанным выше проблемам рассмотрим здесь только три: во-первых, филогенетические соотношения древнейших тетракораллов, во-вторых, место расположения главной септы и связанной с ней перистости септального аппарата и, наконец, в-третьих, скажем несколько слов о различном таксономическом значении изменения скелета у ругоз.

I

О филогенетических соотношениях древнейших ругоз в литературе имеется еще очень мало сведений, последние к тому же приведены главным образом в работах, касающихся более широких вопросов, и поэтому конкретный материал в них не приводится. Интересующего нас вопроса касаются в той или иной мере В. Окулич, Р. Ведекинд, Е. Д. Сошкина, Д. Хилл и некоторые другие авторы. Наиболее интересные мысли были высказаны в последнее время Б. С. Соколовым (1955) в связи с исследованием табулят.

Б. С. Соколов говорит о двух филогенетических линиях среди древних ругоз, В начале первой линии, которую он связывает с аулопороид-

ными табулятами, стоит так наз. *Protostreptelasma*, а вторая линия, стоящая ближе к лихенариидам, начинается с *Favistella*.

Далее он отмечает, исходя скорее уже из соображений общего порядка, что оба эти рода имеют общего предка, обладавшего признаками *Aulopora* и *Lichenaria*.

С этими выводами Б. С. Соколова можно вполне согласиться, тем более, что Е. Д. Сошкина уже в 1947 году на основе различных типов почкования указывала на существование в ордовике двух обособленных стволов *Rugosa* — одиночных *Streptelasmacea* и колониальных *Columpiaceae*. Первые из них почкуются чашечным путем, вторые — боковым.

Кроме того, Б. С. Соколов отмечает, что у триплазмид, аналогично некоторым табулятам, наблюдается процесс распада первичной септы стрептелазмидного типа на отдельные свободные трабекулы, приводящий к созданию совершенно нового типа септального аппарата, состоящего из рядов септальных шипов.

Основываясь на этом обстоятельстве, Б. С. Соколов пишет, что триплазмиды, видимо, занимают промежуточное положение между *Streptelasmacea* и *Columpiaceae* и, может быть, действительно располагаются в основании третьего ствола ругоз — *Cystiphyllacea* (Соколов, 1955, стр. 306). Также и автор настоящей статьи, опираясь на различные типы почкования, разное строение септального аппарата и на появление триплазмидных тетракораллов уже в среднем ордовике Прибалтики, считает правильным выделить среди древних ругоз три основные группы.

Одновременно укажем на ряд трудностей, связанных с таким решением вопроса. Например, в филогенетических связях тетракораллов с табулятами, особенно в вопросе об общем предке ругоз, еще многое является неясным. Тем не менее, на наш взгляд, можно вполне успешно пользоваться схемой Б. С. Соколова.

Тип почкования как систематический признак высокого ранга не нашел всеобщего признания, наоборот, некоторые авторы считают его изменчивым даже в пределах рода или семейства.

Поскольку нам неизвестны подобные мнения относительно ордовикских ругоз, кроме как в отношении *Palaeophyllum*, включаемого в качестве подрода в род *Streptelasma* (Wang, 1948, 1950), то мы думаем, что на первых стадиях исторического развития ругоз (по крайней мере в ордовике) два основных типа почкования у тетракораллов выдерживаются хорошо и, следовательно, на основе этого признака можно одиночных и колониальных ругоз выделить в самостоятельные группировки. Относительно *Palaeophyllum* следует сказать, что отнесение его к роду *Streptelasma* не подтверждается строением септального аппарата, и более правильным является его отнесение к семейству *Favistellidae* (Bassler, 1950). В отношении более молодых ругоз необходимо учесть и другие возможности, и, видимо, следует тщательно изучить систематическое значение, а также изменчивость типа почкования в разных филогенетических ветвях.

Кроме того, встает вопрос о взаимоотношениях выделенных трех стволов, в первую очередь о соотношении стрептелазмид и триплазмид. В этом вопросе мы расходимся с Б. С. Соколовым в отношении толкования филогенетического характера шиповидности септ. По схеме Б. С. Соколова, предками одиночных ругоз являются аулопориды. Как *Aulopora*, так и другие аулопориды имеют шиповидные септы, и было бы вполне логичным предположить о существовании некоторой преемственной связи между шиповидным строением септальных аппаратов аулопорид и триплазмид. Поэтому нам кажется, что отмеченный Б. С. Соколовым у триплазмид распад клиновидной септы, поскольку он встречается,

является вторичным процессом. На основе этого было бы более правильным выделить третий филогенетический ствол ругоз (триплазмиды) независимо от стрептелазмид, не отрицая при этом их общего предка.

Для охарактеризования упомянутых выше трех стволов ругоз рассмотрим некоторые материалы.

Ругозы появляются впервые в среднем ордовике. Уже давно известны они в Северной Америке, где из слоев чези описаны *Protostreptelasma* Brown, т. е. *Streptelasma? parasiticum* Ulg., который Окуличем (Okulitch, 1939) был переведен в этот гипотетический род Брауна, и *Favistella* Dana; из слоев блэк ривер известны *Lambeophyllum* Okulitch и *Streptelasma* Hall. На Сибирской платформе, по данным Б. С. Соколова (1955), из среднего ордовика известна *Favistella simplex* Sok., один из наиболее ранних и примитивных представителей рода. В Китае (Синкианг) тетракораллы появляются в верхней половине среднего ордовика. Пока описан Юн Чан-мингом (Yü Chang-ming, 1957) только один *Protogaphrentis*. Найдены там и некоторые неописанные фавистеллиды. В Прибалтике в среднем ордовике встречаются роды *Primitophyllum* Kaljo, *Leolasma* Kaljo (идавереский, йыхвиский горизонты, последний и выше), в кейласком и вазалеммаском горизонтах появляются еще *Brachyelasma*, *Tryplasma*, *Rhabdocyclus*, *Streptelasma*.

Все эти роды составляют корни трех основных группировок тетракораллов: *Streptelasmatina* (*Protostreptelasma*, *Lambeophyllum*, *Leolasma*, *Streptelasma*), *Columnariina* (*Favistella*, *Palaeophyllum*), *Cystiphyllina* (*Primitophyllum*, *Rhabdocyclus*, *Tryplasma*). Для ругоз первой группы характерны клиновидные септы так наз. стрептелазмидного типа, для второй группы — пластинчатые септы и боковое почкование, т. е. колонинальная форма жизни. Ругозы третьей группы характеризуются шиповидными септами. В первой и третьей группах кораллы в основном одиночные или образуют штокообразные псевдоколонии.

Выделение стрептелазмидных и колумнаридных кораллов в самостоятельные отряды подкласса *Rugosa* уже в достаточной степени обосновано (Сошкина, 1947, и др.). Триплазмиды были известны до последних лет только из силурийских отложений и выше, их филогенетические связи были очень неясными — вплоть до того, что Р. Ведекинд (Wedekind, 1937) связывал их с фавозитидами.

Недавно В. М. Рейман (1958) описал первых триплазмид (*Rhabdocyclus aequispinatus* Reim. и *Tryplasma antiqua* Reim., *T. hemicymatelasma* Reim.) из верхнего ордовика Эстонии. Нам удалось еще понизить границу появления названных родов до верхов среднего ордовика (вазалеммаский горизонт) и, кроме того, найти еще более древний триплазмид *Primitophyllum primum* Kaljo из середины среднего ордовика.

Эти находки подняли вопрос о корнях триплазмид, а также всей группы цистифиллид — ругоз с шиповидными септами. Нам кажется, что древность первых находок триплазмид вместе с другими данными (строение септального аппарата) дает нам право говорить о трех равноправных группировках среди ругоз, как это и было отмечено выше.

Сравнение строения древних представителей этих трех отрядов показывает, что триплазмиды стоят ближе к стрептелазмидам. Оба они являются одиночными кораллами, филогенез которых начинается с форм, лишенных днищ. В строении их септального аппарата имеется сходство в том смысле, что у них обоих периферические края септ расширяются, соединяясь в так наз. ободок, который суживается в оральном направлении. Этого у фавистеллид не наблюдалось. Здесь следует отметить, что Р. Ведекинд (Wedekind, 1937) неправильно связывает появ-

ление ободка только со второй стадией исторического развития тетракораллов.

Несмотря на эти сходные черты в строении, стрептелазмиды и триплазмиды хорошо отличаются друг от друга благодаря коренному различию — разным типам септ.

Китайский палеонтолог Ван Хун-чжен (Wang, 1950) выделил в качестве четвертого основного подразделения ругоз подотряд *Zaphrentoidea* (у него ругозы составляют отряд). По Юй Чан-мину (1957), род *Protozaphrentis* является предком *Zaphrentoidea* и якобы подтверждает своей древностью также и древний возраст всей этой группы. Нам кажется, что нет необходимости выделять этот четвертый подотряд, поскольку *Zaphrentoidea sensu Wang* принципиально мало отличается или совсем не отличается от *Streptelasmatina*. В этом можно убедиться, если рассмотреть онтогенез *Protozaphrentis*, описанный и изображенный Юй Чан-мином (1957). Как стрептелазмиды, так и зафрентоиды имеют клиновидные септы, их онтогенез в общем типично стрептелазмидный. Некоторые различия в строении септального аппарата и в онтогенезе достаточны для выделения зафрентоид в самостоятельное семейство, но слишком незначительны для выделения новой группы высокого ранга (отряда), так как основной признак — тип строения септального аппарата — у обеих групп одинаковый.

Отвергая древность и самостоятельность группы зафрентоид, мы тем самым ставим под сомнение и правильность отнесения Юй Чан-мином рода *Protozaphrentis* в подсемейство *Zaphrentoidinae*, представители которого, кроме силурийского рода *Onychophyllum* Smith, относимого Д. Хилл (Hill, 1956) к семейству *Halliidae*, распространены в среднем девоне и карбоне.

II

Изучением морфогенеза четырехлучевых кораллов много занимался старейший советский палеонтолог Н. Н. Яковлев (см. литературу — Яковлев, 1956). Результаты его работ вошли во многие учебники и руководства по палеонтологии, и поэтому знакомство с некоторыми ордовикскими ругозами Северной Америки, Прибалтики и Китая, у которых главная септа расположена на вогнутой стороне коралла, что ненормально с точки зрения Н. Н. Яковлева, явилось для автора неожиданностью.

По Н. Н. Яковлеву (1956 и др.), ругозы прирастали к субстрату чаще всего выпуклой стороной проксимальной части коралла, т. е. рубец прирастания находится у них обычно на боковых поверхностях в главных квадрантах, реже на частях боковых поверхностей, близких к вогнутой стороне (в противоположных квадрантах), и очень редко на вогнутой стороне. Боковое прикрепление было причиной рогоподобной согнутости конического коралла, который при росте отгибался устьем от морского дна. Н. Н. Яковлев пишет (1956, стр. 69): «Возникновение характерного расположения перегородок *Tetracoralla* было обусловлено конической формой полипняка и его согнутостью; соотношение первичных и вторичных перегородок явилось результатом топографической корреляции».

Главную септу Н. Н. Яковлев определяет по месту ее расположения, а именно — из пары первичных септ, расположенных в плоскости симметрии, септа, «лежащая на выпуклой стороне, называется главной» (там же, стр. 64). Легко можно видеть, что это безоговорочное опреде-

ление вытекает из приведенных выше соображений относительно определяющего значения согнутости коралла.

В свете некоторых материалов, которые будут изложены ниже, нам кажется более правильным положить в основу определения главной септы (как у Д. Хилл, 1956) положение по обеим сторонам новых септ первого и второго порядков. При таком определении можно и для установления месторасположения главной септы использовать так наз. «лещенку» септ второго порядка (Войновский-Кригер, 1954), которая имеет особенное значение при изучении более или менее прямых цилиндрических кораллов с плохо проявляющейся или совсем не проявляющейся обычной билатеральной симметрией.

Из статьи американского палеонтолога Хелен Дункан (Duncan, 1957) нам стало известно о новом роде *Bighornia*, в описании которого Дункан подчеркивала, что этот род, в отличие от всех других стрептелазмидных рогов, имеет укороченную главную септу, расположенную на вогнутой стороне коралла. Впоследствии мы нашли в самых верхних слоях ордовика (в пиргусском горизонте) второй вид (см. описание в приложении) этого рода с таким же расположением септ. Кроме того, повторные наблюдения выяснили, что обратное расположение септ имеется и у видов верхнеордовикского рода *Kenophyllum* Dybowski. Такое же расположение септ имеют описанный Юй Чан-мном (1957) из среднего ордовика Китая *Protozaphrentis minus* Yü и некоторые представители семейства *Hapsiphyllidae* (карбон-пермь) по систематике Д. Хилл (1956).

У всех упомянутых тетракораллов главная септа, по крайней мере во взрослых стадиях индивидуального развития, сильно укороченная и при ней имеется фосула. Но типичное для рогов перистое расположение септ у всех этих тетракораллов развито хорошо.

Здесь следует еще отметить, что перистое, или билатеральное, расположение септ хорошо наблюдается у согнутых рогов и, если согнутый коралл в процессе роста становится цилиндрическим, то в расположении септ исчезает и перистость, и они располагаются в радиальном направлении.

Это как будто показывает, как и утверждает Н. Н. Яковлев, что именно согнутость является причиной перистости. Но строение родов *Bighornia* и других показывает, что главная септа может находиться как на выпуклой, так и на вогнутой стороне, и соответственно этому билатеральная симметрия проявляется в одном случае в одном направлении и в другом случае в противоположном направлении, независимо от согнутости коралла.

Если допустить определяющее значение согнутости, то, принимая во внимание приведенные выше материалы, встает вопрос — почему в одних случаях согнутость коралла обусловила перистое расположение септ в одном, а в других случаях — в другом направлении.

Нам кажется, что этот вопрос во многом поможет выяснить изучение способов прикрепления рогов к субстрату. К сожалению, мы не имеем таких сведений, кроме относящихся к *Bighornia*.

Оба вида *Bighornia* — американский и прибалтийский — прикреплены вогнутой стороной, т. е. рубец прикрепления находится на главной септе, как и у изученных Н. Н. Яковлевым рогов, у которых главная септа находилась на выпуклой стороне.

Напрашивается вывод, что рогозы первоначально почти всегда прирастали к субстрату тем боком, на котором находится главная септа, и после этого сгибались, обращая выпуклой стороной соответственно направлению движения воды, как это выяснил Н. Н. Яковлев. Характер прикрепления зависит, в первую очередь, от условий среды (характер

тера морского дна и интенсивности движения воды), но кроме того, некоторые тетракораллы явно выработали свой, свойственный только им способ прикрепления. Например, прибалтийские верхнеордовикские виды рода *Brachyelasma* (особенно *B. hiimica* Reim.) прирастали к весьма различным предметам, и рубец прирастания у них находится в разных местах проксимальной части коралла, притом рубец может иметь весьма разнообразные формы. Наоборот, *Bighornia orvikui* sp. nov. (см. приложение) имеет треугольный рубец только на главной септе, на вогнутой стороне коралла.

Перистое расположение септ, билатеральную симметрию тетракораллов, мы склонны объяснять не согнутостью по вышеуказанным причинам, а свойственным ругозам увеличением окружности коралла в четырех, так сказать, точках роста, из которых самые главные находятся по обеим сторонам главной септы и другие две — по одной при боковых септах. Из-за увеличения окружности новые септы могут возникать только в этих местах. Септы эти вследствие постепенного увеличения окружности коралла, вследствие его конической формы, а также топографической корреляции располагаются перисто в отношении главной и боковых септ.

Уже Н. Н. Яковлев отметил (1956, стр. 67), что если коралл становится цилиндрическим, т. е. его окружность больше не увеличивается, то одновременно не увеличивается и число септ и расположение септ становится радиальным. Наши наблюдения подтверждают этот вывод, добавим только для ясности, что это происходит без какого-либо участия согнутости коралла.

Таким образом, можем резюмировать, что билатеральная симметрия в расположении септ у тетракораллов зависит от увеличения окружности коралла в четырех точках роста с одновременным появлением новых септ только в этих точках. Отметим для сравнения, что у гексакораллов вследствие равномерного роста всей окружности новые септы возникают циклично, все септы одного цикла появляются одновременно, а не постепенно, как у тетракораллов.

III

В заключение рассмотрим кратко третий вопрос. При изучении онтогенеза и родственных связей ордовикских стрептелазмид автору неоднократно бросалась в глаза коррелятивная зависимость развития одних скелетных элементов от состояния других. Это явление широко известно в зоологии и палеонтологии, и сознательное использование этой закономерности дает возможность лучше познать процесс морфогенеза в эволюции. Тем не менее с явлением корреляции в развитии связаны и некоторые трудности, которые могут быть причиной ошибок.

Главная функция скелета тетракораллов состоит в укреплении и защите мягкого тела полипа, а также в прикреплении к субстрату. В развитии скелета ругоз наиболее важным, по мнению большинства исследователей, является изменение септального аппарата. От последнего зависят и все изменения других скелетных элементов. Как указывает В. М. Рейман (1954), в процессе естественного отбора накапливались те изменения скелета ругоз, которые сделали скелет более прочным и экономичным.

Можно, например, сказать, что первоначально скелет *Leolasma* с длинными толстыми тесно друг к другу прилегающими септами был достаточно прочным и не нуждался в дополнительных укрепляющих об-

разованиях. Кроме того, эти кораллы были небольшими и днища, как приспособления к вертикальному росту, для них были лишними.

Такой примитивный тип строения встречается с некоторыми изменениями и у других родов ругоз (*Lambeophyllum*, *Pycnactis*, *Kenophyllum*, *Holophragma* и др.). На кратковременность их существования и малое количество видов указывает и несовершенство их скелета.

В филогенетическом древе стреплетазмид, по нашим материалам, за родом *Leolasma* следует род *Brachyelasma*, у которого в связи с утончением первоначально толстых септ в промежутках между септами появляются днища. В связи с этим *Brachyelasma* мог энергично расти в высоту, и после конического среднеордовикского вида *B. oanduensis* в вышележащих слоях появляются цилиндрические формы *B. fervida* Kaljo, *B. duncani* (Dyb.) и др.

На этом примере мы могли наблюдать следующий последовательный коррелятивно обусловленный процесс изменения скелета: 1) утончение септ, 2) появление днищ и 3) рост в высоту. В результате этого процесса скелет коралла коренным образом преобразовался и таким образом возник новый род. Мы имеем полное право назвать этот процесс изменения ароморфозом, который повысил уровень организации коралла и дал ему возможность лучше приспособливаться к условиям среды. Об этом свидетельствовал тот факт, что, как известно, *Brachyelasma* просуществовал в виде многочисленных видов от верхов среднего ордовика до середины лландовери.

Рассмотрим второй пример. У *Bighornia parva* Duncan из Bighorn-доломитов верхнего ордовика штата Вайоминг США септы тесно прилегают друг к другу, и она не имеет днищ. Прибалтийский вид из пиргуского горизонта *Bighornia orvikui* sp. nov. несколько крупнее *B. parva*, и у него в верхней цилиндрической части коралла развиты днища.

В этом случае мы рассматриваем появление днищ не как ароморфоз, а как идиоадаптацию, как приспособление к вертикальному росту, которое не вызвало коренной перестройки скелета.

Таким образом, последний пример показывает, что к оценке изменений в строении скелета необходимо подходить весьма осторожно, следует выявлять и разграничивать изменения разного типа, поскольку в систематике изменения приспособительного характера не могут быть оценены выше видового ранга.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Описание нового вида *Bighornia orvikui* sp. nov.

Род *Bighornia* Duncan, 1957

Bighornia orvikui sp. nov.

Табл. I фиг. 1—11, рис. 1

Голотип: Со 1210.

Типовой горизонт и типовое местонахождение: пиргуский горизонт (верхний ордовик), Хаапсалу, ЭССР.

Диагноз. Цератоидный или трохоидный коралл средних размеров. Выпуклая и вогнутая стороны проксимальной части коралла сплюснутые. Чашка мелкая, глубиной до $\frac{1}{4}$ высоты коралла. На вогнутой стороне

чашки имеется глубокая фосулярная ямка. Септы толстые, с булаво-видно утолщенными осевыми концами. Противоположная септа длинная, ее осевой конец сильно утолщен и образует в чашке небольшой выступ. По бокам выступа находится несколько зерновидных элементов осевого комплекса. Неполные днища выпуклые.

В коллекции имеется 11 экземпляров хорошей сохранности.

Описание. Высота коралла 35—47 мм, некоторые небольшие особи достигают лишь высоты 18 мм. Наибольший диаметр чашки более устойчивый и колеблется как у мелких, так и у крупных экземпляров в пределах 16—22 мм. Трохоидный в проксимальной части коралл в оральной части становится цилиндрическим. Проксимальная часть коралла изогнутая, при этом на протяжении примерно 10 мм выпуклая и вогнутая стороны сплюснуты, и коралл в этой части имеет в некоторой степени кальцеолоидный облик. На вогнутой стороне рядом с проксимальным концом имеется сравнительно большой (6 × 7 мм) округло-треугольный рубец прирастания (см. табл. 1, фиг. 8, 9). Продольный орнамент тонкий.

Чашка неглубокая, обыкновенно глубина ее не превышает $\frac{1}{4}$ высоты коралла. Септы в чашке сравнительно длинные; уже у верхнего края чашки длина их достигает 1,5 мм. В чашке, ближе к вогнутой стороне, имеется фосулярная ямка, глубина которой может быть примерно такой же, как у чашки. Выше дна чашки выступает в виде короткого столбика осевая сильно утолщенная часть противоположной септы.

Септы первого порядка длинные и утолщенные. Септы второго порядка короткие и не выступают из ободка. Измененное число септ изображено на рис. 1. На ранних стадиях развития септы сильно утолщены и плотно прилегают друг к другу. Противоположная септа длиннее других и в центре коралла еще более утолщена. При диаметре 9,5 мм у голотипа в противоположных квадрантах, т. е. на выпуклой стороне, появляются первые периферийные просветы между септами. Ширина ободка 2,5 мм. В главных квадрантах септы расположены компактно, и главная септа доходит до утолщенной центральной части противоположной септы. Отшнурование осевых концов септ проявляется еще слабо. При диа-

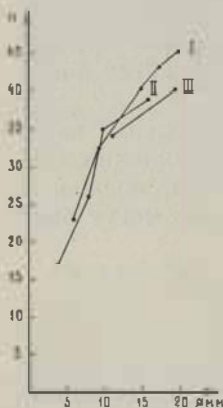


Рис. 1. Изменение числа септ (n) в зависимости от увеличения диаметра (d мм) коралла. I — Голотип Co 1210, II — Co 1303, III — Co 1304. Точками обозначены пункты измерений.

метре 15 мм септы еще остаются утолщенными, и только главная септа несколько укорочена и при ней начинает развиваться фосула. При диаметре 17,5 мм ширина ободка 3—4 мм. Выступающая из ободка часть у септ первого порядка в противоположных квадрантах, кроме их булавовидно утолщенных осевых концов, становится тонкой. В главных квадрантах некоторые септы остаются еще утолщенными. Осевой комплекс состоит из центрального крупного и нескольких зерновидных элементов. Последние расположены по бокам первого. Главная септа, тонкая и укороченная, находится в фосуле. При диаметре 20 мм ширина ободка 2,5—3 мм. Главная септа еще более укорочена и только на 1 мм выступает из ободка. Фосула узкая, продолговатой формы, ширина ее не превышает ширины двух обыкновенных интерсептальных полостей и

только в осевой части у некоторых экземпляров можно наблюдать расширение фоссулы.

Днища выпуклые, неполные и развиты главным образом только на поздних стадиях.

Сравнивая его. Типовой вид *Bighornia parva* Duncan из *Bighorn*-доломитов верхнего ордовика Северной Америки отличается от *B. orvikui* sp. nov. меньшими размерами, большей сплюснутостью и выдержанной трохондностью коралла. У *B. orvikui* коралл в оральной части становится цилиндрическим, и здесь развиваются днища. Последних у *B. parva* не было замечено.

Эти два вида в общем весьма близки друг другу, и *B. orvikui* можно рассматривать как потомка *B. parva*. Первоначально небольшой кальцеолоидный коралл у *B. parva* в процессе развития удлиняется и становится у *B. orvikui* постепенно цилиндрическим. Утончение септ в оральной части коралла способствовало образованию у *B. orvikui* днищ. Между прочим, у некоторых экземпляров *B. orvikui* первоначальный трохондный коралл отделяется весьма ясно от оральной цилиндрической части коралла.

Местонахождение и возраст. До сих пор *B. orvikui* sp. nov. найден только в Хаапсалу из самых верхних слоев (пийрсалуский подгоризонт) пиргуского горизонта.

Общие замечания. Х. Дункан, описывая *Bighornia*, сравнивает ее с *Streptelasma*, *Lindstroemia*, *Holophragma* и *Coelostylis*, но не упоминает о *Dalmanophyllum* Lang et Smith (типовой вид *Cyathaxonia dalmanni* M. Edw. et Haime). Как это можно было выяснить на основании литературных данных (Lang and Smith, 1939; Nicholson and Etheridge, 1878), *Dalmanophyllum* отличается от *Bighornia* главным образом несколько иным строением осевого комплекса, отсутствием фоссулы [хотя в работе Д. Хилл (1956) на заимствованном из работы М. Эдвардса и Гейма рисунке (182, ба) видна укороченная главная (!) септа в интерсептальной полости, напоминающей фоссулу *Bighornia*], а также типично трохондной внешней формой. Септы второго порядка у *Dalmanophyllum* очень короткие, но все же выступают из ободка, чего не отмечается у *Bighornia*. *Dalmanophyllum* распространен в нижнем силуре Европы.

В общем, эти два рода, как это можно судить по скудным литературным данным, весьма близки друг к другу, и *Dalmanophyllum* следовало бы изучить заново.

Институт геологии
Академии наук Эстонской ССР

ЛИТЕРАТУРА

- Войновский-Кригер К. Г. 1954. О динамике развития септального аппарата в онтогенезе четырехлучевых кораллов. Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., отд. геол., т. XXIX, № 5.
- Рейман В. М. 1954. Ругозы верхнего ордовика и лlandoвери Прибалтики и их стратиграфическое значение. Автореферат диссертации. ЛГУ.
- Рейман В. М. 1958. Новые ругозы из верхнеордовикских и лlandoверских отложений Прибалтики. Тр. Ин-та геол. АН ЭССР, II.
- Соколов Б. С. 1955. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 85.
- Сошкина Е. А. 1947. Типы почкования у силурийских и девонских кораллов ругоза. Докл. АН СССР, т. LV, № 6.
- Сошкина Е. Д. 1947а. О систематике силурийских и девонских кораллов ругоза. Докл. АН СССР, т. LV, № 8.

- Яковлев Н. Н. 1956. О факторах морфогенеза. В кн.: «Организм и среда». Статьи по палеоэкологии беспозвоночных. 1913—1956 гг. Изд.-во АН СССР.
- Bassler, R. S. 1950. Faunal lists and descriptions of Paleozoic Corals. Geol. Soc. America. Mem. 44.
- Duncan, H. 1957. Bighornia, a new Ordovician Coral genus. J. Paleont., vol. 31, no. 3.
- Hill, D. 1956. «Rugosa» in «Treatise on invertebrate Paleontology» edit. by R. C. Moore. Part. F. Coelenterata. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press.
- Kaljo, D. 1960. Eesti NSV ordoviitsiumi ja landoveri rugooside stratigraafilisest tähtsusest. Geoloogiline kogumik I. Loodusuurijate Seltsi väljaanne.
- Lang, W. D. and Sdith, S. Some new generic names for Palaeozoic Corals. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 11, vol. 111.
- Nicholson, H. and Etheridge, R. 1878. A monograph of the Silurian Fossils of the Girvan District in Ayrshire Fasc. I. Edinb. London.
- Okulitch, V. J. 1939. Evolutionary trends of some Ordovician Corals. Trans. Roy. Soc. Canada, sect. IV, vol. 33.
- Wang, H. C. 1948. Notes on some Rugose Corals in the Gray collection, from Girvan. Scotland. Geol. Mag., vol. LXXXV, no. 2.
- Wang, H. C. 1950. A revision of the Zoantharia Rugosa in the light of their minute skeletal structures. Philosoph. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, vol. 234, no. 611.
- Wedekind, R. 1937. Einführung in die Grundlagen der historischen Geologie II. Ferd. Enke Verlag, Stuttgart.
- Yü Chang-ming. 1957. On the occurrence of a new Rugose Coral from the Middle Ordovician of Sinkiang Province, N. W. China. Acta palaeontologica sinica, vol. V, no. 2.

MÕNEST ORDOVIITSIUMI TETRAKORALLIDE ARENEMISE KÜSIMUSEST

D. KALJO

Resümees

I

B. S. Sokolov (Соколов, 1955) tõstis esile kaks ordoviitsiumi tetra-korallide fülogeneetilist liini: neist üks, mille alguses seisab *Protostrep-tielasma*, on lähedane auloporiididele, kuna teine, eesotsas *Favistella*'ga, on enam seotud lihhenariididega, kusjuures mõlemal liinil oli ühine, seni tundmata eellane.

Nende B. S. Sokolovi järeldestega võib nõustuda, seda enam, et juba E. D. Soškina (Сошкина, 1947) eraldas erinevate pungumise viiside alusel kaks iseseisvat fülogeneetilist haru — üksikkorallidena esinevad Streptelasmacea ja koloniaalsed Columnariacea.

Viidates trüplasmiidide septaalaparaadi omapärasele ehitusele, esitas B. S. Sokolov (1955) arvamus, et nad võib-olla moodustavad omaette streptelasmiididest lähtuva kolmanda rugooside fülogeneetilise haru. Arvestades auloporiidide septaalaparaadi ehitust, arvame erinevalt B. S. Sokolovist, et trüplasmiidid ei ole kujunenud streptelasmiididest kiilseptide lagunemise teel üksteisest eraldunud trabeekuliteks, vaid et trüplasmiidid on tekkinud iseseisvalt rugooside ühisest eellasest, moodus-tades rühma, mis kõige enam säilitas eellastel esinenud septide trabe-kulaarse ehituse. Sealjuures on trüplasmiidid siiski streptelasmiididele suhteliselt lähedasemad.

Erineva pungumisviisi, septaalaparaadi ehituse ja trüplasmiidide varase ilmumise alusel (Kaljo, 1960) peab autor õigeks jagada alamklass Rugosa kolmeks seltsiks Streptelasmatina, Columnariina ja Cystiphyllina. Kuna Zaphrentoidea'l (Wang, 1950) on streptelasmiidne s. lato septaal-aparaat, siis ei ole põhjust seda rühma ülalnimetatutega võrdsena välja eraldiada.

N. Jakovlevi (Яковлев, 1956) käsitluses kinnitused rugoosid substraadile kõige sagedamini koralli proksimaalse osa kumera küljega. Külgmise kinnitumine põhjustas koralli kõverdumise, sest kasvamisel pöördusid nad suudmega mere põhjast üles. Koralli kõverdumine ja kooniline kuju olid omakorda rugoosidele iseloomuliku sulgja septide paigutuse põhjuseks. Vastavalt sellele määratleb N. Jakovlev peasepti kui ühte septi koralli sümmeetria tasandis paiknevast primaarsete septide paarist, mis asub koralli kumeral küljel.

Mis puutub peasepti määrangusse, siis on meie arvates õigem, nagu seda teeb ka D. Hill (1956), lugeda peasepti kindlakstegemisel otsustavaks asjaolu, et tema mõlemal küljel ilmuvad järk-järgult uued esimese ja teise järgu septid.

Tutvumine perekondade *Bighornia*, *Kenophyllum*, *Protozaphrentis* jt. ehitusega, millel peasept asub koralli nõgusal küljel, kuid rugoosidele tüüpiline septide sulgjas asetus peasepti suhtes on siiski hästi välja kujunenud, viis autori veendumusele, et septide paigutus rugoosidel ei sõltu koralli kõverdumisest. Vastasel korral oleks pidanud septide asetus peasepti suhtes olema topograafilise korrelatsiooni tõttu erisuguse kõverusega vormidel erinev.

Arvestades teada olevaid materjale, on rugooside septide tetrameerne, sulgjas paigutus meie arvates tingitud rugoosidele omasest koralli übermõõdu suurenemisest ainult neljas nn. kasvupunktis. Viimastest kaks asuvad peasepti mõlemal küljel ja kaks ülejäänud kummagi külgsepti vastasseptipoolsel küljel. Koralli übermõõdu kasvamine ainult nendes punktides annab võimaluse just nendes, järjest laienevates septide vahekohtades uute septide tekkimiseks, mis topograafilise korrelatsiooni tõttu paigutuvad pea- või külgseptide suhtes sulgjalt. Kui koralli übermõõdu suurenemine lõpeb, katkeb ka septide juurdekasv ja septid asetuvad silindrilisel korrallil radiaalselt. Viimast seaduspärasust on juba varem täheldatud, samuti kui seda, et heksakorallidel ilmuvad septid tsükliliselt ja on paigutatud radiaalselt, kuna korall kasvab ühtlaselt kogu übermõõdu osas.

III

Tetrakorallide arenemises ilmnevad üksikute skeletielementide muutmises sageli korrelatiivsed seosed. Fülogeneetilises reas *Leotasma* → *Brachyelasma* võis jälgida järgmisi iiksteisest korrelatiivselt sõltuvaid muutusi: 1) septide õhenemine, 2) taabulate ilmumine ja 3) vertikaalne kasv. Selle tagajärjel muutus koralli skelett kardinaalselt ja tekkis uus perekond. Seda muutumisprotsessi võib täie õigusega nimetada aromorfoosiks, mille tõttu tõusis koralli organisatsiooni tase ja sai võimalikuks parem kohastumine keskkonnatingimustele.

Teisel juhul (*Bighornia parva* Duncan — *B. orvikui* sp. n.) ei kutsunud taabulate ilmumine esile organisatsiooni olulist muutumist, jäädes idioadaptatsiooni tasemele.

Niisugused näited viitavad vajadusele eri tüüpi muutusi teravalt lahus hoida ja olla ettevaatlik tunnuste muutumise taksonoomilisel hindamisel, kuna idioadaptatsioonitüüpi muutusi ei saa hinnata kõrgemaks kui nn. liigiliseks tunnuseks.

ON SOME PROBLEMS OF THE DEVELOPMENT OF ORDOVICIAN TETRACORALS

D. KALJO

Summary

B. Sokolov (Соколов, 1955) pointed out two phylogenetic groups of Ordovician Tetracorals: the first with *Protostreptelasma* as its main representative, being close to auloporoids, and the other with *Favistella* at its head, being more connected to lichenarids. Both these groups have a common, hereto unknown ancestor.

We may agree to B. Sokolov's conclusions, and the more so, as already E. Soshkina (Сошкина, 1947), by different modes of gemmation, has stated two independent phylogenetic branches — the one represented by solitary corals of Streptelasmacea and the other with colonial corals, represented by Columnariacea.

Referring to the peculiar construction of the septa of the tryplasmids, B. Sokolov (1955) expressed the opinion that they might form a third independent phylogenetic branch of Rugosa evolved from streptelasmids. Considering the construction of the septa of auloporids we think, contrary to B. Sokolov, that the tryplasmids have not evolved from the streptelasmids by the development of the continuous septa into separate trabeculae, but we suppose that the tryplasmids have originated independently from a group that has retained, more than the others, the trabecular construction of the septa which the ancestor possessed. In other respects, however, the tryplasmids are still relatively close to the streptelasmids.

On account of the differing mode of gemmation, the construction of the septa and the early appearance of the tryplasmids (Kaljo, 1960) the author thinks it more appropriate to divide the Rugosa into three orders — the Streptelasmatina, Columnariina and Cystiphyllina. As the Zaphrentoidea (Wang, 1950) possess a septal apparatus peculiar to streptelasmids s. lato, there is no reason for considering this group as being equal with the above.

ТАБЛИЦА I

Bighornia orvikui sp. nov.

Хаапсалу, пиргуский горизонт, верхний ордовик

Фиг. 1—5. Голотип, Со 1210. Поперечные шлифы: 1 — $\times 2$, 6; 2 — $\times 2,9$; 3 — $\times 2,3$;
4 — $\times 3,3$; 5 — $\times 4$.

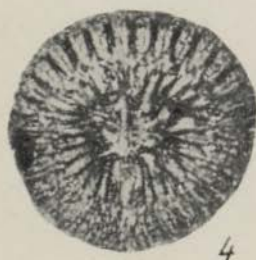
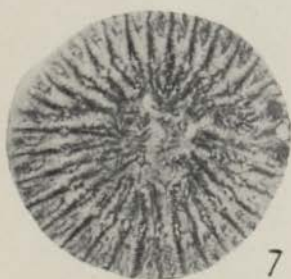
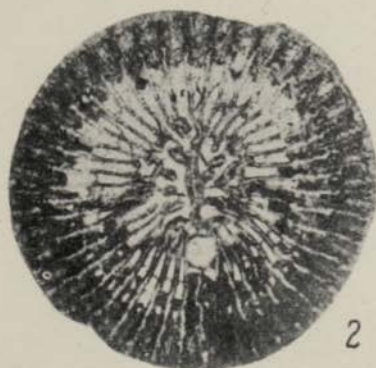
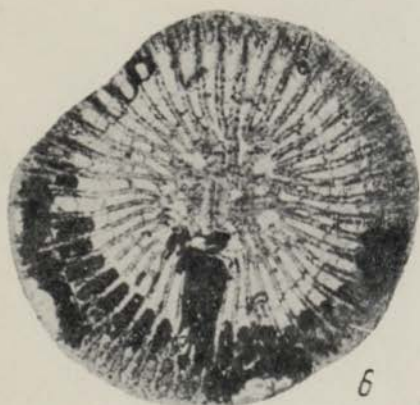
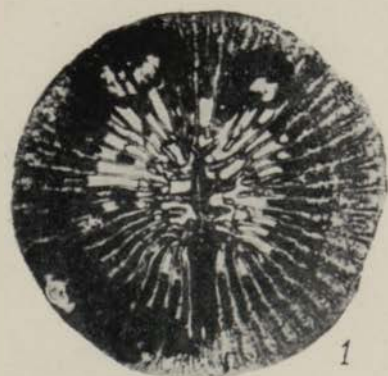
Фиг. 6—7 Со 1304. Поперечные шлифы: 6 — $\times 3$; 7 — $\times 3,3$.

Фиг. 8. Со 1305, $\times 2$.

Фиг. 9. Со 1306, $\times 2$.

Фиг. 10. Со 1307, эксцентричный продольный шлиф, $\times 2$.

Фиг. 11. Со 1308, центральный продольный шлиф, проходящий через фоссулярную ямку, $\times 2$.



II

According to N. Yakovlev (Яковлев, 1956) the Rugose corals most frequently attached themselves to the substrata with the convex side of the proximal part of the corallum. This sideways attaching caused a curve of the corallum, as in growing they turned with the opening upwards from the bottom of the sea. The curve and the conic shape of the corallum, in their turn, were the cause of the pennate dislocation of the septa, with is so typical to the Rugose corals. Accordingly, N. Yakovlev determines the cardinal septum as one septum of the couple of primary septa lying on the plane of bilateral symmetry of the coral and located at the convex side of the corallum.

As to the determination of the cardinal septum, we think it more correct, the same as D. Hill (1956) does, to consider the fact that at both sides of the cardinal septum gradually appear new primary and secondary septa.

Studying the construction of the genera *Bighornia*, *Kenophyllum*, *Protozaphrentis* and others, which have the cardinal septum at the concave side, but with which the closed position of the septa in relation to the cardinal septum typical to the Rugose corals is well defined, the author arrived at the conclusion that the position of the septa of the Rugose corals does not depend on the curve of the corallum. In the opposite case the position of the septa in relation to the cardinal septum ought to have been, owing to the topographical correlation, a different one with forms having differing curves.

Considering the available materials, in the author's opinion, the tetramerous pennate position of the septa is due to the increase of the circumference of the corallum, which is typical to the Rugose corals, only in four so-called points of growth. Two of the latter are situated at either sides of the cardinal septum, and the two remaining are at the counterseptal side of both alar septa. The increase of the circumference of the corallum in those points only gives the possibility for the formation of new septa just in the gradually broadening interseptal loculi which, owing to topographical correlations, are situated pennately in relation to the cardinal or alar septa. When the increase of the circumference of the corallum comes to an end, the growth of the septa is also interrupted and the septa on the cylindric part of corallum are situated radially. The latter circumstance has already been observed, as well as the fact that the septa of a hexacoral appear in cycles and have a radial position, insofar as the coral is growing uniformly in its whole circumference.

III

In the development of the tetracorals there often appear correlative connections in the changes of separate elements of the skeleton. In the phylogenetic line *Leolasma* → *Brachyelasma* the following changes depending correlatively on one another could be observed: 1) the thinning of the septa, 2) the appearance of the tabulae and 3) the vertical growth. On account of those mutations the skeleton of the coral became cardinally changed, and a new genus was formed. That process can justly be considered an aromorphosis, which contributed to the rapid improvement of the organizational level of the coral and to its better adaption to the environmental conditions.

In the second case (*Bighornia parva* Duncan → *B. orvikui* sp. n.), the appearance of the tabulae has not called forth any considerable changes in the organization, preserving the stage of idioadaptation.

Such examples point to the necessity of drawing a sharp line between the changes of different types, and they oblige us to be careful at the taxonomic evaluation, as the idioadaptational changes cannot be considered to be more important than the characteristic features of a species.

*Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,
Institute of Geology*