

УДК 564.714 : 551.73

ГОРЮНОВА Р. В.

ОСОБЕННОСТИ КОЛОНИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МШАНОК ОТРЯДА RHABDOMESIDA

Установлено, что колониальная организация рабдомезид обусловлена спиральным способом почкования и полиморфизмом зооидов. Выделены три типа колоний: диморфные, триморфные и тетраморфные. В эволюции отряда намечены три этапа колониальной интеграции. Впервые выявлена роль процессов олигомеризации и полимеризации в развитии этой группы мшанок.

В основе современных представлений о колониальности и полиморфизме мшанок, как и других колониальных организмов, находятся теоретические положения, разработанные В. Н. Беклемишевым [1, 2]. Однако особенности проявления взаимоотношений между индивидуально-зооидовыми и индивидуальностью колонии, а также пути становления колониальности во многих типах животных, особенно ископаемых заслуживают специального изучения. Актуальность этих вопросов очевидна

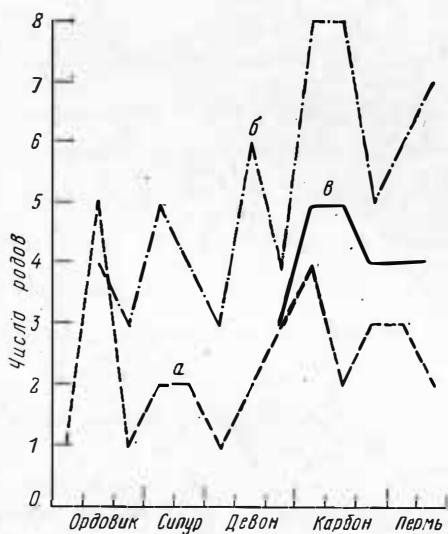


Рис. 1. Изменение числа родов полиморфных колоний во времени: а — диморфные колонии, б — триморфные колонии, в — тетраморфные колонии

интегрированных тетраморфным колониям у позднепалеозойских представителей (рис. 1). Реализация этого процесса шла двумя путями.

Первый путь становления и усиления степени колониальности рабдомезид характеризуется прогрессивным развитием спирального способа почкования автозооидов, а второй отмечен возникновением и развитием полиморфизма. Однако, как показали наши исследования, рассматривать характер почкования автозооидов и явления полиморфизма как два независимых процесса, имеющих самостоятельное значение, нельзя. Несомненно, оба они протекали синхронно и в прямой зависимости друг от друга.

Можно предполагать, что на начальных этапах эволюция типа *Bryozoa* сопровождалась постепенным возрастанием числа высоко поднимающих-

не только в связи с разработкой фундаментальной проблемы теоретической биологии и палеонтологии — проблемы происхождения колониальности. Она определяется также широким размахом исследований современных и ископаемых рифов, в составе которых доминируют колониальные животные (кораллы, губки, гидроидные, мшанки и др.).

Многолетние исследования морфогенеза и астогении колоний рабдомезид позволили выявить направление, пути, этапы и темпы развития колониальности и полиморфизма этой группы мшанок с момента ее появления в геологической летописи и до полного вымирания, т. е. с середины раннего ордовика и до конца перми [3]. Развитие отряда шло в сторону повышения и усложнения колониальной индивидуальности — от более простых диморфных колоний к триморфным и более высокоин-

Распределение рабдомезид по типам спирального почкования

Колонии		
без срединной оси	со срединной осью	с комплексным почкованием
Goldfussitrypa Verella Mediapora Nicklesopora Maychellina Maychella	Helopora Arthroclema Nematopora Cuneatopora Sceptropora Hexites Heloclema Permoheoloclema Ottoseetaxis Klaucena Orthopora Acanthoclema Saffordotaxis Pamirella Rhombopora Linotaxis Shishoviclema Nikiforovella Pinegopora Nemataxis Neorhombopora Artchedella Nematotrypa Pseudonematopora Nemacanthopora Clausotrypa Moyerella Matsutrypa Petaloporella Streblotrypa Nudymiella Primorella	Rhabdomeson Ascopora Pseudoascopora Ipmorella Streblascopora Lanopora Ogbinopora

ся над субстратом колоний. А в колониях рабдомезид по сравнению с ветвистыми колониями других отрядов палеозойских мшанок изменился в сторону усложнения характер почкования автозооидов, приобретая вид спирали. Почкованием автозооидов по спирали были созданы актиноморфные, тонковетвистые колонии рабдомезид. В колониях как самых древних, так и позднепермских родов поражают строгая правильность расположения составляющих их автозооидов и исключительная точность ориентации последних. Устья автозооидов открываются на всех сторонах колонии и располагаются строго по виткам логарифмической спирали, т. е. правильными продольными и диагонально пересекающимися рядами. Правильность плана строения колоний рабдомезид — признак хотя и одно-стороннего, но уже значительного развития колониальности. В филогенезе рабдомезид геометрия ветвистых колоний оставалась неизменной на протяжении всего палеозоя. А развитие спирального почкования автозооидов шло по трем линиям, соответствующим трем подотрядам [3].

В отряде рабдомезид отчетливо прослеживается тенденция усложнения спирального почкования автозооидов от более простого, без образования срединной оси у первых представителей (Goldfussitrypa, подотряд Godfussitrypina), к более прогрессивному, спиральному с срединной осью, построенной соприкосновением базальных стенок зооидов, у более поздних родов (Helopora, Nematopora и др., подотряд Streblotrypina), а затем к более сложному, комплексному со вторичными (осевыми) зооидами, в котором также доминирует спираль как одна из форм роста, у позднепалеозойских родов (Rhabdomeson, Streblascopora и др., подотряд Rhabdomesina). Все колонии обладали спиральной симметрией и параллельно развивались в течение палеозоя, но преимущество имели

Полиморфные колонии без срединной оси

Колонии	Диморфные	Триморфные		Тетраморфные
Особи, составляющие колонии	Анцеструла Автозооэци	Анцеструла Автозооэци Метазооэци	Анцеструла Автозооэци Экзакантозооэци	Анцеструла Автозооэци Метазооэци Экзакантозооэци Maychella
Роды	Goldfussitrypa Verella Nicklesopora	Maychellina	Mediapora	

Таблица 3

Полиморфные колонии со срединной осью

Колонии	Диморфные	Триморфные			Тетраморфные	
Особи, составляющие колонии	Анцеструла Автозооэци	Анцеструла Автозооэци Тектизооэци	Анцеструла Автозооэци Метазооэци	Анцеструла Автозооэци Экзакантозооэци	Автозооэци Анцеструла Аллозооэци	Анцеструла Автозооэци Метазооэци Экзакантозооэци Nikiforovella Artchedella Pinegopora
Роды	Ottoseetaxis Arthroclema Nematopora Cuneatopora Nemataxis Hexites Primorella Heloclema Permoheleclema	Nematotrypa Pseudonematopora Nemacanthopora Clausotrypa Moyerella	Matsutrypa Petalloporella Streblotrypa Helopora Sceptropora Neorhombopora	Orthopora Acanthoclema Saffordotaxis Klaucena Pamirella Rhombopora Linotaxis Shishoviclema	Nudymiella	

колонии со срединной осью. Они характерны для многих родов отряда. Шесть родов обладали более примитивными колониями без срединной оси, у семи родов колонии были построены комплексным почкованием, и 32 рода имели колонии со срединной осью (табл. 1, рис. 2). Непропорциональное соотношение родов, обладающих различными типами колоний, свидетельствует о доминировании одного направления в усложнении колониальности рабдомезид. Однако возникает вопрос, включает ли прослеженная закономерность в развитии спирального способа почкования возрастание степени колониальности. Прежде чем ответить на него, необходимо подробно осветить второй путь в развитии колониальности у рабдомезид, непосредственно связанный с явлениями полиморфизма. В прогрессивной эволюции организма как целого, по мнению Ч. Дарвина [4], мерилom уровня организации следует принять степень физиологического разделения труда между органами. Биологической предпосылкой возникновения полиморфизма также явилось разделение функций между зооидами внутри колониального целого [1]. Ярko выраженный полиморфизм зоооциев в колониях рабдомезид выделяет их среди палеозойских мшанок. Наши наблюдения показали, что дифференциация зооидов и, следовательно, разделение функций между ними в колониях начинается с дифференциации на первый зооид — анцеструлу, возникающую в результате полового размножения, и зооиды последующих генераций, образующиеся уже путем почкования. К началу вегетативного размножения, когда анцеструла дает латеральные почки, она находится уже на эфебической, т. е. взрослой, стадии развития. К этому моменту анцеструла прошла все стадии индивидуального развития из яйца и представляет собой фазу одиночного организма в процессе формирования колонии. А сама колония находится на филиастической стадии, и почки первых и последующих генераций, как правило, морфологически отличаются от анцеструлы.

Следовательно, если принять во внимание половое происхождение, а часто и морфологическую обособленность анцеструлы, то у рабдомезид мономорфные колонии отсутствуют и самые простые из них являются уже диморфными. В диморфных колониях рабдомезид оба типа структур различались не только по происхождению и нередко морфологически, но и функционально. По определению А. С. Северцова [6], функция — это связь структур как внутри организма, так и с окружающей средой. Поэтому можно предположить, что анцеструла выполняла не менее двух функций, а именно: прикрепление к субстрату и способность к почкованию, т. е. к формированию колонии.

Доминирующую роль в процессе жизнедеятельности любой колонии играют автозооиды (зооиды). Они составляют центр колонии, обеспечивая саморегулирование и устойчивость к внешним и внутренним воздействиям. По своей природе автозооиды мультифункциональны. В диморфных колониях, состоящих из гомогенных автозооидов, они выполняли и функцию питания, и функцию защиты, и, наконец, функцию воспроизводства. Обычно функций значительно больше, что имеет существенное адаптивное значение.

Ранние рабдомезиды имели примитивные колонии с простым спиральным почкованием, состоящие из двух форм — анцеструлы и автозооидов (рис. 1, а). Они были распространены в конце раннего и в среднем ордовике. В среднеордовикскую эпоху определенного уровня специализации достигло спиральное почкование, связанное с образованием срединной оси. Однако в таких колониях дальнейшей дифференциации зооидов еще не происходило. Диморфизм сохранялся. Среди диморфных колоний выделено два типа: с примитивным спиральным почкованием без срединной оси и со срединной осью, но с набором только двух морфологически обособленных особей — анцеструлы и автозоооциев (табл. 2, 3).

На более поздних этапах среднего ордовика усиление колониальности у рабдомезид достигалось путем специализации зооидов и разделения функций между ними, т. е. развитием полиморфизма. В колониях наряду с анцеструлой и автозоооциями почковались другие морфы, что привело

Полиморфные колонии с комплексным почкованием

Колонии	Триморфные	Тетраморфные	
Особи, составляющие колонии	Анцеструла Первичные зооции Вторичные зооции	Анцеструла Первичные зооции Вторичные зооции Метазооции	Анцеструла Первичные зооции Вторичные зооции Эндакантизооции
Роды	Pseudoascopora	Ipmorella Streblascopora Lanopora Ogbinopora	Rhabdomeson Ascopora

к образованию триморфных колоний (рис. 1, б). Первоначально в колониях одних родов специализировались тектизоиды, других — метазоиды, или экзакантозоиды, или аллозоиды, а затем первичные и вторичные зооиды. Триморфные колонии достигли значительного многообразия посредством различного сочетания автозооидов и упомянутых выше гетерозооидов. Среди них выделено семь типов (табл. 2—4). Первый тип составляют роды без срединной оси и с метазооциями (табл. 2). Второй тип включает роды со срединной осью и метазооциями (табл. 3). Третий и четвертый типы имели колонии как без срединной оси (третий), так и со срединной осью (четвертый), но те и другие с экзакантозооциями (табл. 2, 3). Пятый тип составляют роды, имеющие в колониях срединную ось и тектизооции. К шестому типу относятся колонии со срединной осью и аллозооциями (табл. 3). Седьмой тип триморфных колоний представляет род *Pseudoascopora*, у которого триморфизм обусловлен возникновением в конце девона комплексного типа почкования с обособлением первичных (осевых) и вторичных зооидов (табл. 4).

Таким образом, в филогенезе рабдомезид триморфизм колоний был достигнут, с одной стороны, путем усложнения спирального способа почкования автозооидов, а с другой — последовательным развитием гетерозооидов. В начале среднего ордовика обособились тектизоиды. На более поздних этапах среднего ордовика в других колониях развивались метазоиды. Еще позднее, в раннем силуре, триморфные колонии возникли за счет развития в них экзакантозооидов. Прогрессивно совершенствовалась также спиральная конструкция колоний, связанная с возникновением комплексного типа почкования, при котором посредством дифференциации зооидов на первичные (осевые) и вторичные в конце позднего девона тоже возникли триморфные колонии.

В процессе филогенеза рабдомезид в результате дальнейшей специализации зооидов и разделения функций между ними интеграция колоний возрастала, что способствовало формированию тетраморфных колоний (рис. 1, в). Если в триморфных колониях структурная зависимость между зооидами достигалась посредством развития дополнительно только одного типа морфологически и функционально обособленных особей, как тектизоиды, метазоиды или экзакантозоиды, то тетраморфные колонии возникали уже не за счет новых форм зооидов, а путем определенного сочетания и расположения в них четырех морф, имевшихся у предковых родов.

Первоначально тетраморфизм возник в конце девона, в колониях со срединной осью путем одновременного развития в них наряду с анцеструлой и автозооидами метазооидов и экзакантозооидов (табл. 3). На последних этапах существования отряда в колониях без срединной оси одновременно почковались метазоиды и экзакантозоиды, образуя тетраморфные колонии второго типа (рис. 2). Третью группу родов с тетраморфными колониями, кроме анцеструлы, первичных и вторичных зооциев, характеризует еще и присутствие метазооциев. Затем, по-видимому, дальнейший процесс расширения и интенсификации функций привел к возникновению новых специализированных структур, которые дали

четвертый тип тетраморфных колоний. Они обладали наряду с анцеструлой первичными и вторичными зооидами, еще эндакантозооидами, почкование которых происходило параллельно и одновременно с вторичными зооидами (табл. 4).

Тетраморфизм в колониях рабдомезид явился пределом их интеграции и специализации.

Таким образом, на примере рабдомезид подтверждается представление о том, что полиморфизм как результат специализации и разделения функций внутри колониального целого является, с одной стороны, выражением усиления индивидуальности колонии, а с другой — следствием ослабления индивидуальности зооидов и усиления структурной зависимости между ними. Рассмотренные закономерности в развитии полиморфизма и спирального способа почкования свидетельствуют о том, что интеграция колоний достигалась взаимодействием этих двух факторов. Благодаря им постепенно увеличивалась не только физиологическая, но и структурная зависимость между различными зооидами при последующем разделении функций. Следовательно, спиральный способ почкования и богатый полиморфизм рабдомезид следует воспринимать как целостное явление, способствующее интеграции колоний этой группы мшанок.

При анализе филогенеза рабдомезид выявлена синхронность в развитии спирального способа почкования и становлении полиморфизма. А темпы и степень интеграции колоний, как выяснилось, гетерохронны. Наблюдается определенная гетерохронность в развитии от диморфных к тетраморфным колониям. Она ясно выражена в трех линиях (рис. 3). Первую линию представляет подотряд *Goldfussitrypina*. С раннего ордовика до конца девона в его колониях сохранялась диморфность без какой-либо специализации зооидов. Вероятно, мультифункциональность автозооидов способствовала устойчивому существованию таких колоний в неоднократно менявшихся экологических режимах, сохраняя их примитивность и препятствуя заметному прогрессу данной группы мшанок. Только в раннем карбоне в этой линии появились триморфные колонии благодаря специализации и обособлению в них экзакантозооидов (*Mediaporra*). Затем триморфизм в колониях был достигнут в результате дальнейшей специализации и разделения функций между зооидами посредством обособления метазооидов (*Mauchellina*). И лишь в поздней перми тетраморфизм явился результатом одновременного развития в одной и той же колонии метазооидов и экзакантозооидов (*Mauchella*) (рис. 3). Таким образом, тетраморфизм, явившийся пределом в развитии полиморфизма этой группы мшанок и приведший к структурно-функциональной дифференциации зооидов, был достигнут только в поздней перми за счет сочетания в их колониях экзакантозооидов и метазооидов.

Вторая линия, соответствующая подотряду *Streblotrypina*, характеризуется более продвинутой формой спирального почкования с образованием срединной оси. В начале среднего ордовика формировались также диморфные колонии. Вероятно, роды с такими колониями были «генералистами». Они существовали, как правило, довольно продолжительное время (*Nematopora*) и явились родоначальниками более специализированных родов. На поздних этапах среднего ордовика в этой линии развития диморфизм колоний сменился триморфизмом в результате почкования в них тектизооидов.

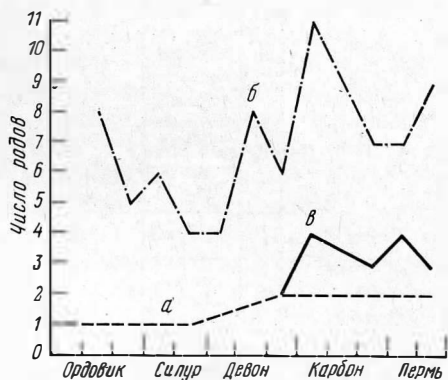


Рис. 2. Изменение числа родов с различными типами спирального почкования во времени: а — колонии без срединной оси, б — колонии со срединной осью, в — колонии с комплексным почкованием

Эволюция тектизоидов протекала в соответствии с принципом олигомеризации. Дальнейшая специализация и функциональная дифференциация зооидов связаны с появлением в среднем ордовике триморфных колоний за счет развития метазооидов. В эволюции метазооидов прослеживается только явление полимеризации. В раннем силуре интеграция колоний в этой линии шла путем специализации и обособления экзакантозооидов, что также способствовало формированию триморфных колоний. В девоне триморфизм в колониях сохраняется, но темпы эволюции были

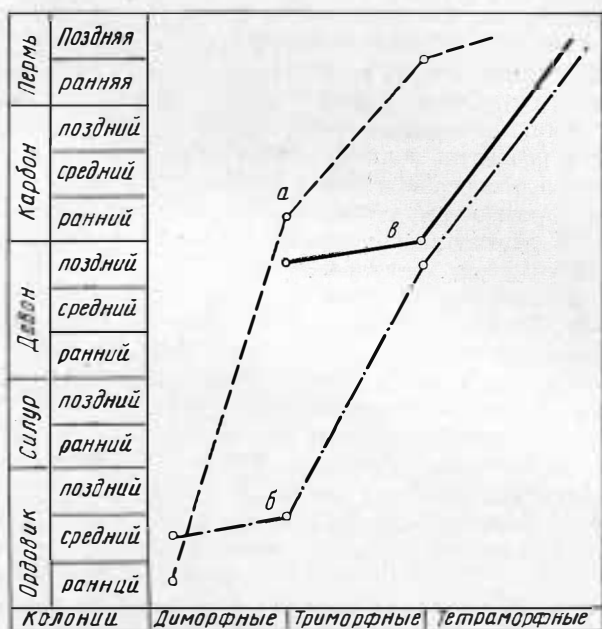


Рис. 3. Гетерохронность уровней интеграции колоний рабдомезид с различными типами спирального почкования: *a* — колонии без срединной оси, *b* — колонии со срединной осью, *c* — колонии с комплексным почкованием

очень низкими. По-видимому, довольно слабая интеграция колоний обеспечивала эволюционную пластичность этих родов и не мешала их существованию в различных условиях. Однако в конце девона интенсификация функций привела к одновременному развитию в одной и той же колонии метазооидов и экзакантозооидов (*Nikiforovella*). В результате этого процесса и возникли тетраморфные колонии. Развитие метазооидов и экзакантозооидов в позднем палеозое в этой линии шло в направлении увеличения или сокращения их числа, а также изменения характера расположения их в промежутках между автозооидами (рис. 3). Как показано на схеме, в этой линии интеграция колоний достигла своего максимума также в тетраморфных колониях в конце девона, не претерпев существенных изменений в последующие периоды палеозоя (рис. 3).

Третью линию в развитии рабдомезид представляют колонии с еще более специализированным — комплексным способом спирального почкования автозооидов (подотряд *Rhabdomesina*). Диморфные колонии здесь отсутствуют вообще. Интеграция колоний шла путем специализации и обособления в них первичных и вторичных зооидов (рис. 3), что в конце девона привело к формированию триморфных колоний (*Pseudoascopora*). В это же время возникают тетраморфные колонии. Тетраморфизм в них был достигнут посредством дифференциации автозооидов на первичные и вторичные, а также развитием в одних колониях эндакантозооидов (*Rhabdomesina*), а в других — метазооидов (*Ipmorella*).

Если сравнить время формирования полиморфных колоний во всех трех линиях, то можно наблюдать определенную гетерохронность этого

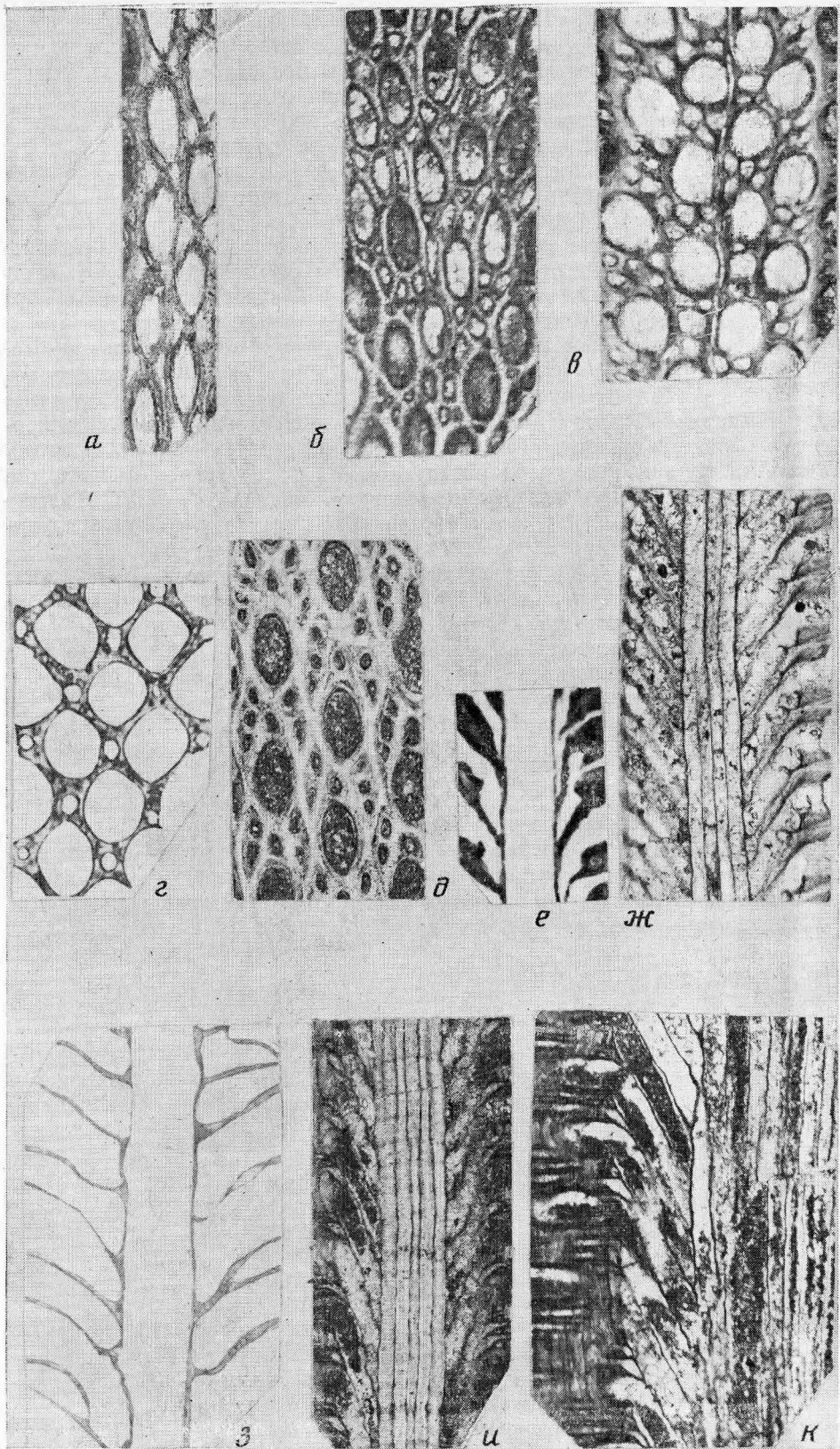
процесса. Темпы повышения степени интеграции колоний были различными. В первых двух линиях последовательно развивались диморфные, триморфные и тетраморфные колонии, а в третьей — только триморфные и тетраморфные, причем диморфные колонии первой линии обособились в раннем, а второй — только в среднем ордовике. Триморфные колонии первой линии возникли в раннем карбоне, второй — в среднем ордовике, а третьей — в позднем девоне. Формирование тетраморфных колоний в первой линии произошло только в поздней перми, а во второй и третьей линиях — в позднем девоне. Эти процессы были сдвинуты по фазе на два геологических периода (рис. 3).

Рассмотренные закономерности отражают, с одной стороны, прямую зависимость между характером почкования и степенью развития полиморфизма, а с другой — гетерохронность уровней интеграции колоний рабдомезид. У рабдомезид с более простым спиральным почкованием автозооидов темпы интеграции колоний медленные, хотя все стадии развития от диморфных до тетраморфных были у них реализованы. В колониях с более прогрессивным спиральным способом почкования интеграция протекала быстрее. Интенсификация функций сопровождалась морфологической специализацией зооидов уже на ранних этапах развития рабдомезид. В эволюции рабдомезид с комплексным типом почкования автозооидов диморфные колонии отсутствуют вообще, а темпы интеграции их очень быстрые. В позднем девоне сформировались и триморфные, и тетраморфные колонии. Подобная гетерохрония в ходе филогенеза рабдомезид проявляется и в развитии гомологичных структур в их колониях: метазооидов и экзакантозооидов. В первом случае метазооиды обособились в конце карбона, а во втором — в среднем ордовике. В колониях с более простым спиральным почкованием автозооидов экзакантозооиды сформировались в раннем карбоне. Однако в колониях со срединной осью экзакантозооиды развивались уже у раннесилурийских родов.

Процесс интеграции колоний рабдомезид прошел три крупных этапа: ранне-среднеордовикский, среднеордовикский — позднедевонский и позднедевонский — пермский. Первый этап знаменует собой развитие спирального способа почкования автозооидов без срединной оси и только диморфных колоний (*Goldfussitrypa* и др.).

Второй этап — самый продолжительный — можно разделить на три стадии. На первой стадии, соответствующей среднему и позднему ордовику, при сохранении диморфизма в колониях спиральное почкование сопровождалось формированием срединной оси (*Nematopora*). Из гетерозооидов на этой стадии раньше всех обособились тектизооиды (*Nematotrypa*), за счет которых появились триморфные колонии. На более поздних этапах среднего ордовика в колониях других родов развиваются метазооиды (*Helopora*, *Sceptropora*). Они образуют также триморфные колонии. Таким образом, на первой стадии существовали диморфные и триморфные колонии рабдомезид, но преобладали роды с диморфными колониями (рис. 2). Вторая стадия начинается с силура и характеризуется появлением родов, в колониях которых дифференциация зооидов происходила за счет появления экзакантозооидов (*Orthopora* и др.). На протяжении всего силура, а также в раннем и среднем девоне сосуществовали роды с диморфными и триморфными колониями, причем число последних постепенно возрастало, хотя и весьма неравномерно (рис. 2). Третья стадия отвечает позднему девону. В эту эпоху триморфизм колоний был достигнут посредством почкования первичных и вторичных зооидов (*Pseudoasporora*).

Начало третьего этапа в интеграции колоний рабдомезид совпадает с рубежом девона и карбона. В результате дальнейшей специализации зооидов и разделения функций между ними автозооиды дифференцируются на первичные (осевые) и вторичные, формируются эндакантозооиды, увеличиваются в размерах экзакантозооиды, прослеживается замещение метазооидов аллозооидами. Однако, несмотря на высокую степень полиморфизма, интеграция колоний рабдомезид достигла своей вершины только в развитии тетраморфных колоний.



Развивались рабдомезиды по самому распространенному типу специализации — теломорфозу [7]. Сюда относится специализация по питанию, воспроизводству, дыханию, восприятию внешних раздражителей, возникновению укрепительных и защитных приспособлений и др. Если исходить из высказанной здесь гипотезы о тетраморфизме колоний мшанок как пределе их интеграции и специализации, то у рабдомезид в позднем палеозое в двух эволюционных линиях (*Streblotrupina*, *Rhabdomesina*) морфологическая и функциональная дифференциация была, по-видимому, полностью осуществлена. В их колониях к этому времени сформировались разнообразные гетерозоиды, направленные на выполнение определенных функций. В течение позднего палеозоя новые структуры в колониях рабдомезид почти не возникали, но развитие их продолжалось посредством интенсификации уже имеющихся функций. Интеграция достигалась, вероятно, путем изменения во времени числа однородных (гомологичных) зооидов или каких-либо других структур в их колониях.

В процессе эволюции рабдомезид наблюдается как уменьшение, так и увеличение числа гомологичных структур в колониях. Способ интеграции любых организмов посредством уменьшения числа одинаковых структур по мере перехода от неспециализированных предков к более высокоспециализированным потомкам известен под названием олигомеризации [5]. В качестве иллюстрации олигомеризации у рабдомезид можно привести несколько примеров. Одним из них является олигомеризация пор в семействе *Nematorogidae*. Если сравнить относительно более примитивное подсемейство *Nematoroginae* с подсемейством *Helocleminae*, то нельзя не заметить, что у первого число пор в промежутках между устьями значительно больше, они мельче и расположены беспорядочно, в то время как у последнего число пор равно двум и положение их строго фиксировано. Поры значительно крупнее, и они попарно расположены у дистального края каждого из устьев. Подобное явление наблюдается при развитии тектизооциев в ряду *Nematotrupa* (множество тектизооциев) — *Mouyrella* (два тектизооэция). Ярким примером олигомеризации служат экзакантозооэци в ряду *Acanthoclema* (несколько мелких экзакантозооэциев) — *Rhomboroga* (один крупный экзакантозооэций). Экзакантозооиды достигли определенного уровня специализации, сильно увеличившись в размерах, а число их уменьшилось до одного на каждом из промежутков. В колониях рода *Streblotrupa*, появившегося в раннем карбоне, и рода *Nudumiella*, возникшего в среднем карбоне, процесс олигомеризации проходил особо. Он проявлялся не только в количественном сокращении метазооидов в промежутках между устьями, но и в значительных

Рис. 4. Увеличение числа метазооциев: *a* — *Matsutrupa meta* Gorjunova; голотип — ПИН, № 3534/238; два метазооэция на каждом межустьевом промежутке, тангенциальное сечение ($\times 50$); Эстония, карьер Матсукола; нижний силур, лландовери, райкюлаский горизонт; *b* — *Petaloporella parvula* Gorjunova; голотип — ПИН, № 2880/96, несколько метазооциев на каждом межустьевом промежутке, тангенциальное сечение ($\times 40$); США, штат Огайо; средний девон, группа Гамильтон; *c* — *Streblotrupa eximia* (Gorjunova et Morozova); голотип — ПИН, № 2287/389, пять и более метазооциев на промежутках между устьями, тангенциальное сечение ($\times 35$); Монголия, к юго-западу от г. Хубсугула; верхняя пермь, гваделупский ярус. Увеличение числа метазооциев: *z* — *Irmorella tobolemis* Gorjunova; голотип — ЦНИГР музей, № 113/к 2938; один метазооэций на каждом промежутке, тангенциальное сечение ($\times 40$); Казахстан, Кустанайская обл., верховье р. Тобол; верхний девон, фамен; *д* — *Streblascoroga confusa* Morozova; экз. — ПИН, № 3909/365, многочисленные, правильно расположенные метазооэци, тангенциальное сечение ($\times 40$); Иран; нижняя пермь. Увеличение числа первичных (осевых) зооциев: *e* — *Rhabdomeson regulare* Nekhoroshev; экз. — ПИН, № 309/57, один первичный зооэций, продольное сечение ($\times 50$); Курская обл., Нижний Оскол; нижний карбон, виле, тульский горизонт; *ж* — *Ascoroga nodosa* Fisher; экз. — ПИН, № 389/320, пучок первичных зооциев, продольное сечение ($\times 40$); Южный Урал, Стерлитамак; нижняя пермь, сакмарский ярус. Увеличение числа первичных зооциев: *z* — *irmorella tobolemis* Gorjunova; голотип — ЦНИГР музей, № 163/к 2938, один первичный зооэций, продольное сечение ($\times 40$); Казахстан, Кустанайская обл., верховье р. Тобол; верхний девон, фамен; *и* — *Streblascoroga confusa* Morozova; экз. — ПИН, № 3909/365, пять первичных зооциев, продольное сечение ($\times 30$); Иран; нижняя пермь; *к* — *Ogbinoroga armeniensis* Shishova; голотип — ПИН, № 1613/126, пучок первичных зооциев, продольное сечение ($\times 20$); Закавказье, с. Огбин; верхняя пермь, гваделупский ярус, гнишицкий горизонт

морфологических преобразованиях. Несколько метазооидов как бы слились между собой, образовав один более специализированный аллозоид, занимавший то же положение между устьями, что и метазооиды.

Однако интересен тот факт, что олигомеризация не является главным и единственным путем эволюции однородных частей в колониях рабдомезид. Во многих линиях развития этой группы мшанок происходил противоположный процесс — процесс полимеризации или увеличения числа гомологичных структур. Явления полимеризации в эволюции рабдомезид представлены значительно ярче. В основных линиях их эволюции происходило увеличение числа многих гетерозооидов, составляющих разнообразные колонии рабдомезид. По принципу полимерных систем развивались:

1. **Метазооиды.** У древних родов метазооиды единичные или парные, а у поздних они появляются в большом количестве. В качестве примера можно привести два ряда: *Matsutrypa* (два метазооиды) → *Petaloporella* (несколько метазооидов) → *Streblotrypa* (много метазооидов) (рис. 4, а—в) и *Irmorella* (один-два метазооиды) → *Streblascopora* (четыре — шесть — восемь метазооидов) (рис. 4, г, д).

2. **Экзакантозооиды.** У девонского рода *Saffordotaxis* экзакантозооиды единичны на каждом из промежутков между устьями, а у рода *Ramirella* из перми они в большом количестве окружают в один ряд каждое устье. Размеры их немного крупнее, чем у первого, более древнего рода.

3. **Первичные зооиды.** Прекрасной иллюстрацией полимеризации первичных зооидов являются две параллельно развивающиеся группы родов: *Irmorella* (один первичный зооид) → *Streblascopora* (несколько первичных зооидов) → *Ogbinopora* (десятки первичных зооидов) (рис. 4, з—к) и *Rhabdomeson* (один первичный зооид) → *Ascopora* (много первичных зооидов) (рис. 4, е, ж). У более древних представителей рабдомезид при комплексном почковании в центре колонии формировался один первичный зооид, затем число их последовательно возрастало, во многих случаях даже затрудняя разграничение родов. Кроме того, процесс полимеризации сопровождался не только увеличением числа первичных зооидов, но и морфологическими преобразованиями — от цилиндрического по форме единственного первичного зооида к призматическим многочисленным первичным зооидам у более поздних представителей.

4. **Полиморфизм.** Развитие шло от диморфных колоний на первых этапах истории рабдомезид (ранний ордовик) к триморфным (средний ордовик — средний девон) и затем к тетраморфным (поздний девон — пермь).

Явление полимеризации в развитии гетерозооидов способствовало персистентности некоторых родов рабдомезид, существовавших в течение нескольких эпох и даже периодов.

Характер усложнения спирального почкования и степень развития полиморфизма явились ведущими факторами в колониальной интеграции рабдомезид и решающими критериями при разработке системы и интерпретации филогенетических связей внутри этой группы мшанок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. Н. К проблеме индивидуальности в биологии. — В кн.: Успехи современной биологии. Т. 29. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 91—200.
2. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1—2. М.: Наука, 1964. 446 с.
3. Горюнова Р. В. Морфология, система и филогения мшанок (отряд Rhabdomesida). Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 208. М.: Наука, 1975. 157 с.
4. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Полн. собр. соч. Т. 3. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 331 с.
5. Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 368 с.
6. Северцов А. С. Функциональная дифференциация организма в ходе филогенеза. — В кн.: Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980, с. 41—47.
7. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.