

УДК 563.66.551.76

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ЭПИТЕКИ У ОДИНОЧНЫХ СКЛЕРАКТИНИЙ

Е. И. Кузьмичева

Термин «эпитека» ввели Г. М. Эдвардс и Ж. Гейм [16] для обозначения тонкого текального наружного покрова одиночных кораллов. В генетическом отношении эти авторы рассматривали эпитеку как теку эпидермального происхождения, признавая существование другой теки наряду с остальными скелетными образованиями, но дермального происхождения. Нужно сказать, что такой взгляд на происхождение скелетных элементов недолго просуществовал в литературе. Согласно Г. Коху [22], эпитекой называется гладкий или морщинистый покровный слой, являющийся продолжением базального диска и отделяющийся на наружной стороне стенки коралла так называемой краевой пластинкой. Лишь в начале нашего столетия И. В. Грегори [19] установил, что эпитека не самостоятельное скелетное образование, а производная диссепиментов. Развивая эту точку зрения, Ж. Аллуато [13] выделил несколько типов стенок эндотекального происхождения.

Н. С. Бендукидзе и Г. Я. Сихарулидзе [2] обратили внимание на расхождение в первоначальном и современном представлении о природе эпитеки и предложили заменить термин «эпитека» на «псевдоэпитека». На наш взгляд, вряд ли возникает необходимость во введении нового термина, что может привести к путанице с имеющимся термином «пseudотека», предложенным А. Хайдером [20]. В этимологическом смысле употребление этого термина не вызывает противоречия.

По данным Т. Ф. Горо [17, 18] и К. Т. Скраттона [26], эпитека состоит из ритмически чередующихся то более толстых, то сравнительно тонких горизонтально ориентированных нитевидных колец, возникновение которых обусловлено неравномерным поглощением CaCO_3 полипом из морской воды, более интенсивным в дневное время, чем ночью. Основываясь на этом, Ж. М. Уэллс [30] подсчитал количество указанных колец, образовавшихся в течение года в эпитеке современного и девонского коралла, и выяснил, что в отличие от современной эпохи год в девонском периоде включал не 365, а 396 суток. Приведенные им данные совпадают с предположением геофизиков о постепенном замедлении скорости вращения Земли.

Многие вопросы развития эпитеки остаются еще не выясненными. Изучая большое количество кораллов определенного вида, можно заметить, что у одних экземпляров рост эпитеки происходил в течение всего их онтогенеза, у других — лишь на некоторых его этапах, а у третьих это скелетное образование вообще отсутствует. В чем причина подобных явлений? Связаны ли они с влиянием факторов внешней среды или обусловлены физиологическими особенностями самих полипов? Разобраться в закономерностях, управляющих ходом развития эпитеки, мы и попытаемся в настоящей статье. А это, в свою очередь, будет содействовать выяснению вопроса о функциях эпитеки.

Материалом для наших наблюдений послужили массовые сборы остатков одиночных склерактиний из верхнеюрских и нижнемеловых отложений Крыма и Малого Балхана. Кроме того, были учтены результаты наших предшественников, а также сведения по анатомии и онтогенез современных актиний и склерактиний.

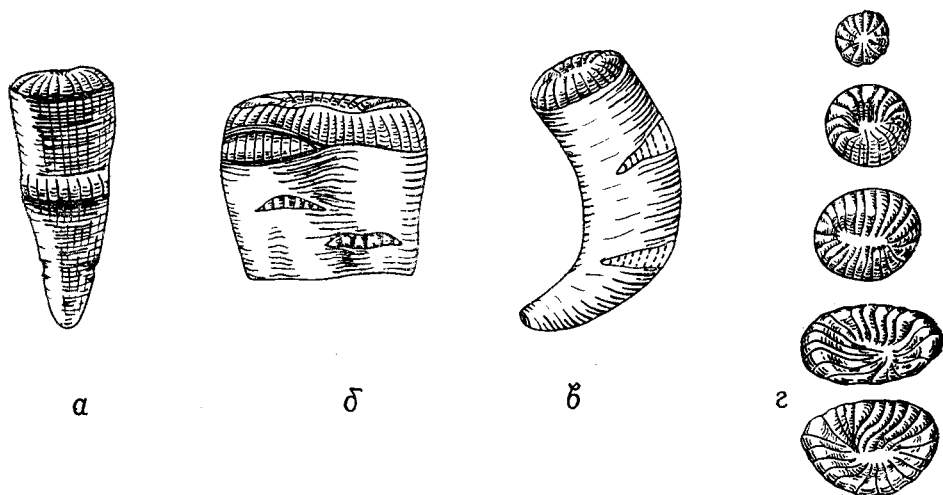


Рис. 1. Нарушения в эпитекальном покрове у различных берриасских видов рода *Montlivaltia* вызваны: а — параксидальным почкованием у *Montlivaltia conica* Kuzm.; б — травмами у *Montlivaltia kaufmani* Kobu; в — ускоренным ростом на выпуклой стороне у *Montlivaltia crimea* Kuzm., г — спиральное искривление септ у *Montlivaltia crimea* Kuzm. — сужением полипа

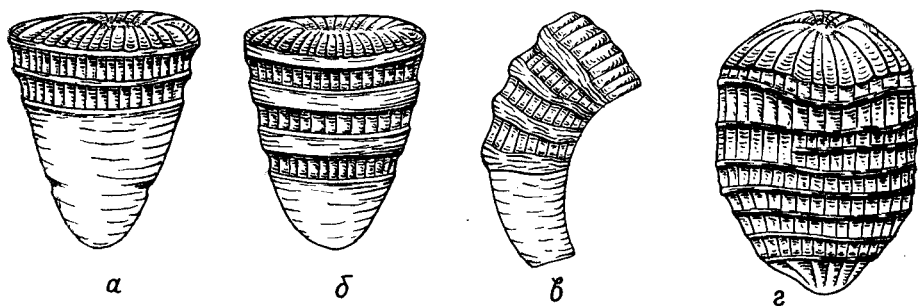


Рис. 2. Различные типы ритмичного расположения эпитеки: а—в — у *Montlivaltia crimea* Kuzm., г — у *Montlivaltia crassiseptha* From. Все изображения кораллов даны в натуральную величину

Анализ указанного материала показал, что наиболее часто нарушения целостности эпитекального покрова прослеживаются у кораллов из рода *Montlivaltia*, причем они разнообразны по своему характеру. Мы предприняли попытку классифицировать это явление на примере 142 экземпляров с нарушенной эпитекой *Montlivaltia crimea* Kuzm. из берриасского яруса Центрального Крыма и установили следующее.

1. У большинства прямых и слабоизогнутых кораллов на молодых стадиях роста (10—20 мм) от основания эпитека всегда присутствует, затем коралл резко сужается, а эпитекальный покров в этом интер-

вале (обычно 1—4 мм) становится тоньше или исчезает; в течение дальнейшего роста возникает ритмическое чередование промежутков, занятых эпитекой (2—6 мм) и лишенных ее (3—20 мм); или эпитека на рассматриваемом участке вообще отсутствует (табл. I, фиг. 1, 2, 3).

2. У некоторых рогоизогнутых экземпляров эпитека обычно развита неодинаково на выпуклой и вогнутой сторонах. Чаще она оказывается сплошной, более толстой и сильноморщинистой на вогнутой поверхности коралла, прерывистой и тонкой — на выпуклой стороне (рис. 1, в). Отклонения от этой закономерности в характере эпитекального покрова могли возникать в условиях ритмичного роста эпитеки (рис. 2, в).

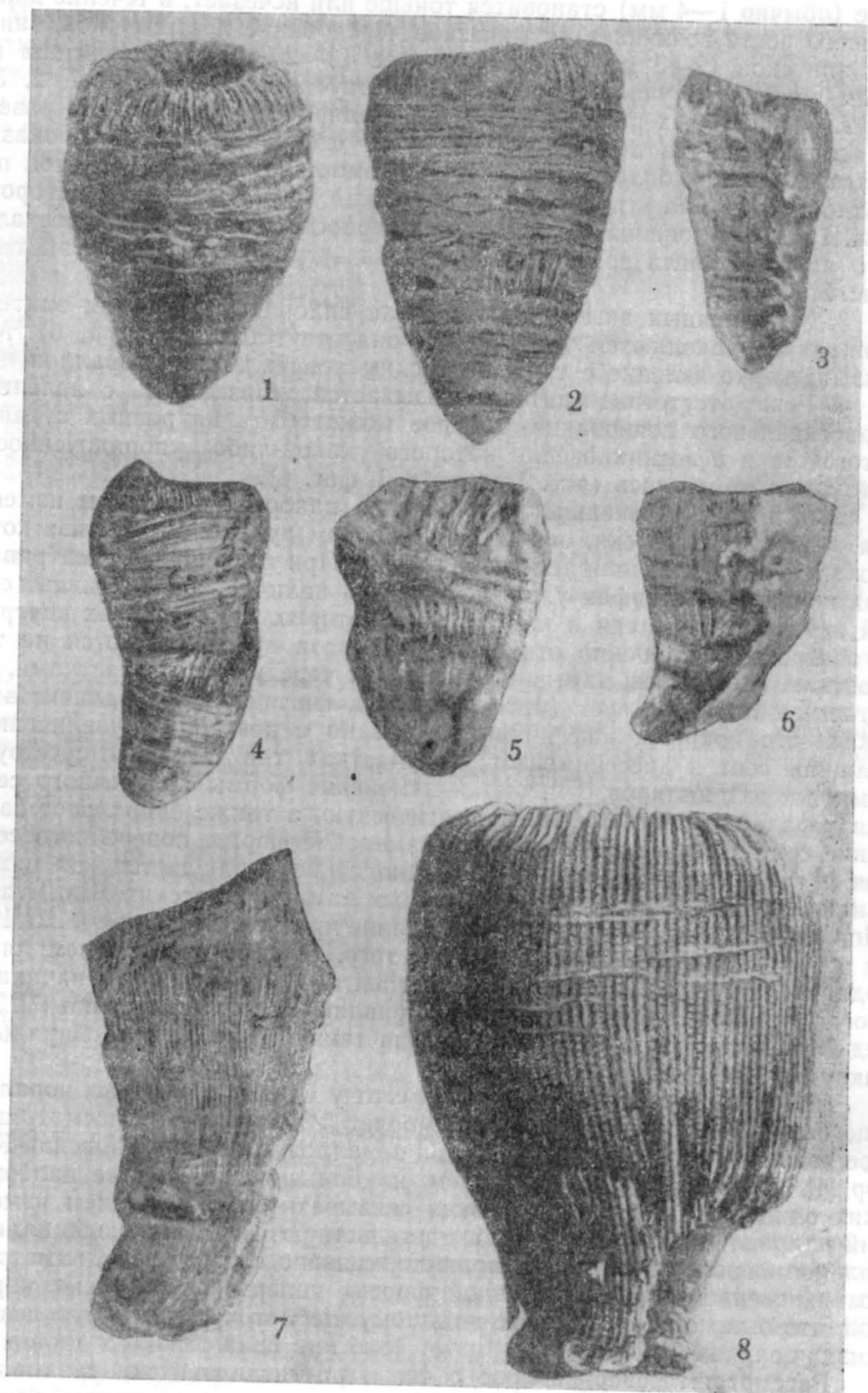
3. У единичных экземпляров в поле сплошного развития эпитеки неожиданно появляются участки, где она отсутствует (рис. 1, б). Мы связываем это явление с травматическим повреждением кораллов.

4. Реже отсутствие эпитеки оказывается связанным с явлением париссидального почкования, которое может быть на разных стадиях онтогенеза и в возникновении которого какой-либо упорядоченности проследить не удалось (рис. 1, а; табл. I, фиг. 4).

Для наших дальнейших рассуждений наиболее интересны изменения в развитии эпитеки, описанные в первом пункте, на анализе которых мы и сосредоточили теперь внимание. При изучении рассматриваемых кораллов в шлифах удалось отметить наличие коррелятивных связей в развитии эпитеки и изменении некоторых признаков их внутреннего строения. Особенно отчетливо эти связи прослеживаются на тех участках, где полосы эпитеки ритмически чередуются с участками, на которых она отсутствует (рис. 2; табл. I, фиг. 5, 6, 7). Наличие эпитекального покрова, как правило, связано с некоторым увеличением толщины септ и диссепиментов; на участках, где эпитека отсутствует, у многих экземпляров отмечается изменение формы поперечного сечения кораллов с округлой на эллиптическую, а также спиральное завивание септ. Следует добавить, что изменение формы поперечного сечения и спиральное завивание септ никогда не наблюдается на самых ранних стадиях онтогенеза. У изученных нами берриасских *Montlivaltia crimea* Kust. и *M. conica* Kust. завивание прослеживается не ниже 15—20 мм от основания коралла. Более того, у берриасских экземпляров родственного монтливалтия *Monocyclus alpinus* (Kobu), начиная с этого уровня (10—15 реже 20 мм) появляются молодые почки [7]. Перед фазой париссидального почкования также наблюдается спиральное закручивание септ.

Причина спирального завивания септ у многих одиночных кораллов еще недостаточно выяснена. Е. Ламбелет [23] связывает рассматриваемое явление с патологией в развитии кораллов, а К. Г. Войновский-Кригер [4], наблюдавший этот признак на большом количестве палеозойских одиночных кораллов, склонен связывать его с влиянием изменений направления течения. Как свидетельствуют наши наблюдения, спиральное завивание септ, как правило, связано с сужением диаметра и возникновением эллипсоидальной формы поперечного сечения кораллов, что было обусловлено, по-видимому, неблагоприятными условиями жизни полипов (рис. 1, г).

Рассмотрим теперь вопрос о связи развития эпитеки с влиянием фациальных условий. Просмотр нашего материала, а также литературные данные свидетельствуют, что различные нарушения в развитии эпитеки особенно широко распространены у представителей Моп-



livaltiidae, приуроченных к илистым грунтам. Большинство изученных нами позднеюрских и раннемеловых *Montlivaltia* характеризуются прерывистым эпитекальным покровом, а некоторые из них вообще его лишены. У многих позднеюрских форм, а также у ряда видов *Montlivaltia* из глинистых отложений секвана Швейцарии [21] и кимериджа ФРГ [15] эпитека представлена только тонкими разобщенными друг от друга полосками от 1—2 до 4—6 мм ширины (рис. 2, г; табл. I, фиг. 8). Указанная общность в развитии эпитеки обусловлена, несомненно, сходством фациальных обстановок, в которых обитали перечисленные виды. В частности, очень слабое развитие эпитеки могло быть связано с относительно глубиной обитания форм и очень малым содержанием симбионтов-зооксантел, как известно, способствующих процессу поглощения CaCO_3 из воды.

Интересно теперь сопоставить результаты статистического анализа данных по неродственным видам из одной и той же фации. Из 240 хорошо сохранившихся экземпляров *M. crimea* Kuzm. (сем. *Montlivaltiidae*, подотряд *Astraeoinea*) из фации песчано-глинистой сублиторали бериасского яруса с. Новокленовка в Центральном Крыму 81 имеют эпитеку на всей поверхности коралла, у 142 экземпляров эпитека прерывистая (рис. 2, а—в) и 18 экземпляров полностью лишены эпитеки. Из 150 имеющихся у нас экземпляров *Paramontlivaltia valanginensis* Kuzm. из этой же фации 148 обладают полностью развитым эпитекальным покровом и лишь у двух экземпляров он отсутствует. Отсюда следует, что отдаленные друг от друга в филогенетическом отношении виды различно реагировали с точки зрения развития эпитекального покрова на влияние весьма сходных фациальных условий, что находит объяснение в их физиологической специфичности. В этой связи следует обратиться к имеющимся в настоящее время данным о закономерностях роста ныне живущих кораллов, которые, может быть, помогут разобраться в причинах довольно часто наблюдаемого явления периодичности в возникновении и исчезновении эпитеки.

Установлено С. Ранкорном [25], Е. А. Схинном [27], Д. Ф. Скуайресом [28], Д. В. Наумовым [10] и др., что колониальные кораллы растут с неодинаковой скоростью: массивные формы вырастают примерно на 15—20 мм в год, а кустистые — на 200—300 мм. Отмечено, что взмучивание илистого субстрата замедляет скорость роста этих организмов до 5—10 мм в год. К сожалению, мы не располагаем сведениями о скорости роста современных одиночных кораллов. Согласно [5], пермские одиночные ругозы росли со скоростью порядка 5—7 мм в год.

Мы также предприняли попытку по нитевидным слоям эпитеки установить скорость роста бериасских монтливалтий. Проведенные нами исследования показали, что одному миллиметру ширины эпитеки соответствуют 20 одинаковых струек, отложившихся соответственно за та-

Таблица I

- Фиг. 1—7. *Montlivaltia crimea* Kuzm., Крым, Белогорский р-н, с. Новокленовка, бериас, нат. вел.; фиг. 1—3 — различный характер эпитеки на протяжении онтогенеза: фиг. 1 — экз. № 14/458; фиг. 2 — экз. № 14/398; фиг. 3 — экз. № 14/516; фиг. 4 — нарушения в эпитеке вызваны парасидальным почкованием; экз. № 14/1051; фиг. 5—7 — ритмичное расположение эпитеки: фиг. 5 — экз. № 14/542; фиг. 6 — экз. № 14/2809; фиг. 7 — экз. № 14/1074
- Фиг. 8. *Montlivaltia crassisepta* Fromentel; ФРГ, Натгейм, кимеридж, из [15, tabl. XVI, fig. 3]

кое же количество световых дней. Следовательно, полосы эпитеки шириной 5—6 мм, наблюдаемые у монтливалтий, обычно возникали примерно за 3—4 месяца, что отвечает в тропиках и субтропиках наиболее жарким месяцам года (в настоящее время с июня по август). Если приведенные нами данные верны, то получается, что скорость роста рассматриваемых форм составляла порядка 15—20 мм в год, и, следовательно, ритмично лежащие слои эпитеки шириной 5—6 мм отвечают, несомненно, сезонным изменениям температурного бассейна. По данным И. В. Ивлевой [6], изучавшей рост, количественные стороны питания и энергетический баланс *Actinia equina* L., обитающей в Черном море, в жизни этих организмов чередуются периоды активного питания и развития с периодами прекращения приема пищи и роста организма. Длительность этих стадий относительного покоя различна: от 1 до 20 дней и более, причем в это время наблюдалось значительное падение в весе актиний.

Степень влияния энергии на рост актиний особенно высока на первых стадиях онтогенеза, а с течением времени она падает, достигая нуля у взрослых форм. Из сказанного следует, что индивидуальное развитие кораллов происходит неравномерно и это не может, по-видимому, не сказаться и на формировании его скелета.

Определенная аналогия возникает при сравнении одиночных кораллов с ритмически расположенными кольцами эпитеки, с одной стороны, и чередованием темных и светлых полос в астогенезе колониальных кораллов — с другой. Некоторые специалисты [12, 24, 29] связывают указанную закономерность астогенеза с сезонными колебаниями температуры морских вод и способностью колониальных форм к поглощению CaCO_3 , темные полосы отвечают более теплым сезонам. Помимо этого, Р. С. Баслер [14] обратил внимание, что чередование светлых и темных полос в астогенезе колоний у многих особей соответствует периодичности полового размножения. Если скорость роста колоний во время выброса планул замедляется, а скорость секреторной деятельности полипов не изменяется, формируются темные полосы, светлые же полосы соответствуют бесполому вегетативному росту. Эту точку зрения разделяют ряд специалистов, изучающих на своем материале это явление: Б. В. Преображенский [11], Е. И. Кузьмичева [8], О. Б. Бондаренко [3]. Весьма возможно, что ритмичность в развитии эпитеки у одиночных кораллов также находится в определенной зависимости от периодичности выброса половых продуктов.

Как известно, большинство кораллов раздельнополы, но среди них известны и гермафродиты, у которых чередуются продуцирование и выброс то мужских, то женских половых клеток. Одни кораллы выбрасывают половые продукты циклически, у других половые железы находятся в состоянии непрерывной активности. Согласно Л. М. Лосевой [9], современные актинии с этой точки зрения могут быть подразделены на четыре группы: 1) размножающиеся на протяжении всей жизни в короткие промежутки времени; 2) размножающиеся в течение всей жизни, но в определенные моменты: одни в лунную фазу, другие — в противоположную фазу; 3) размножающиеся 8—9 месяцев в году; 4) размножающиеся один раз в жизни и затем погибающие (этот способ размножения встречается редко).

Суммируя все сказанное, мы приходим к заключению, что основные закономерности в развитии эпитекального покрова связаны не только с суточными, но и с сезонными биологическими ритмами, про-

слеживаемыми у кораллов также в изменениях интенсивности таких физиологических процессов, как питание, размножение, рост.

Если на ранних этапах онтогенеза, совпадающих у большинства видов монтливалтий с теплыми сезонами, процессы метаболизма протекают наиболее интенсивно и эпитека всегда образует сплошной покров, то в дальнейшем влияние сезонных колебаний температурного режима бассейна становится более контрастным. В теплые сезоны имеет место активизация всех жизненных процессов полипов, в том числе их секреторной деятельности, вследствие чего они выделяют большие количества CaCO_3 , идущего как на утолщение септ и диссепиментов, так и на формирование эпитеки. В относительно холодные сезоны рост кораллов, интенсивность их размножения и других физиологических процессов существенно снижаются, что приводит к утонению эпитеки или прерыву в ее образовании. Поэтому явление ритмичности прослеживается у форм как с прерывистым, так и сплошным эпитекальным покровом. Сближение ритмически разобщенных колец эпитеки на старческих стадиях связано с общим замедлением роста коралла. Естественно, в эти рассуждения следует вводить, поправку на влияющие батиметрического фактора, так как с увеличением глубин температура вод и контрастность сезонных изменений эпитеки падают.

Отмеченные ранее отклонения в развитии эпитеки от этой общей закономерности могут быть объяснены воздействием разнообразных экзогенных и эндогенных факторов, которые носят, как правило, индивидуальный характер.

Поскольку развитие кораллов в основном связано с суточными и сезонными ритмами, к изучению этих явлений и в целом проблеме биологической ритмичности на современном и ископаемом материале должно быть привлечено большое внимание.

В свете сказанного, нам кажется, можно внести уточнение в оценку функционального значения эпитеки, которое выяснено еще недостаточно. Н. С. Бендукидзе и А. А. Чиковани [1] полагают, что эпитека служит для защиты полипа от заиливания при сезонном увеличении в воде седиментационного материала. С этим положением трудно согласиться, так как далеко не всегда мы наблюдаем хорошо развитую эпитеку у форм, обитавших на илистом дне, а эпитека, представленная узкими нитевидными полосками, физически не могла выполнять защитную функцию от заиливания. Кроме того, мы часто наблюдаем у экземпляров, обитавших в одних и тех же фациальных условиях, различно развитую эпитеку, а также экземпляры, совершенно ее лишенные.

Если обратиться к иллюстрациям (рис. 3), помещенным в работе Е. Ламбелета [23, fig. 3], то становится очевидным, что эпитека, располагающаяся по периферии чашечного края, служит для опоры и предохранения от механических повреждений краевой зоны полипа. Эпитекальный покров (сплошной или прерывистый), располагающийся ниже краевой зоны, несомненно, содействует повышению механической прочности коралла. Его развитие в теплые сезоны года совершенно оправдано, так как в это время происходил наиболее интенсивный рост и размножение полипов.

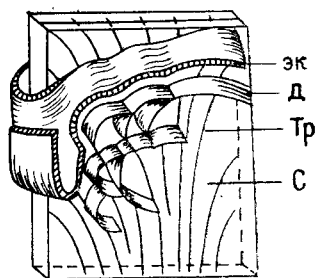


Рис. 3. Схематическое изображение септы (с), диссепиментов (д) и трабекул (тр.) у *Montlivaltia obconica* Münster [23, fig. 2, b]

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бендукидзе Н. С., Чиковани А. А.—В кн.: Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. Под ред. Б. С. Соколова. М., 1962.
2. Бендукидзе Н. С., Сихарулидзе Г. Я.—Бюл. МОИП. Отд. геол., 1971, т. 46, вып. 2. 3. Бондаренко О. Б.—Палеонтол. журн., 1975, № 2. 4. Войновский-Кригер К. Г.—В кн.: Ругозы и строматопородей палеозоя СССР, вып. 2. М., 1971. 5. Ивановский А. Б.—Тр. Ин-та геол. и геофизики СО АН СССР, 1972, вып. 112. 6. Ивлева И. В.—Тр. Севастопольск. биост., 1964, т. 15. 7. Кузьмичева Е. И.—Палеонтол. журн., 1972, № 2. 8. Кузьмичева Е. И.—Тр. Ин-та геол. и геофизики СО АН СССР, 1974, вып. 201, т. 1. 9. Лосева Л. М.—В кн.: Биол. развития морских организмов. Апатиты, 1974. 10. Наумов Д. В.—Природа, 1972, № 10. 11. Преображенский Б. В.—Палеонтол. журн., 1967, № 3. 12. Соколов Б. С. Табуляты палеозоя европейской части СССР. Введение. М.—Л., 1955.
13. Alloitau J. *Traité de Palaeontologie. Madreporaires postpaleozoïquet*. Paris, 1952.
14. Bassler R. S.—*Geol. Soc. America*, 1950, Mem. 44. 15. Becker E., Milaschewitsch C.—*Paläontographica*, 1875, Bd 21. 16. Edwards H. M., Haime J. *Recherches sur les polypiers*. Ann. sci. nat. Ser. 3. Paris, 1848—1850. 17. Goureaux T. F.—*Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 1959, vol. 116, N 1. 18. Goureaux T. F.—*Endeavour*, 1961, N 77. 19. Gregory Y. W.—*Palaeontologia Indica*, 1902, vol. 9, N 2. 20. Heider A. R.—*Zeitschr. wiss. Zool.*, 1866, vol. 44. 21. Kobay F.—*Mem. Soc. Paleontol. Suisse*, 1883, vol. 10. 22. Koch G.—*Gegenbaurs Festschrift*, 1896, vol. 11. 23. Lambelet E. *Korallen im korallen-oolith mit besonderer Berücksichtigung der Gattungen Montivaltia and Tecosmia*. Hamburg, 1968.
24. Ma T. Y. H.—*Proc. Pal. Soc. Japan*, 1937, N 9. 25. Runcorn S. K.—*Scient. Amer.*, 1966, vol. 215, N 4. 26. Scrutton C. T.—*Palaeontology*, 1965, vol. 7, N 4. 27. Shinn E. A.—*J. Paleontol.*, 1966, vol 40, N 2. 28. Squaires D. F.—*Geol. Soc. America, Spec. Papers*, 1966, N 87. 29. Wells J. W. *Treatise on Invertebrate Paleontology Pt. F. Coelenterata*. Kansas, 1957. 30. Wells J. M.—*Nature*, 1963, vol. 197.

Поступила
31.01.78