

А. М. ОБУТ

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ ГРАПТОЛИТОВ

(Представлено академиком Л. С. Бергом 24 III 1948)

Основоположниками утверждения, что граптолиты являются представителями гидроидных целентерат (hydroid *Coelenterates*), были Портлок, Холл, Никольсон и Оллмэн (1). Позже к ним присоединились Лапворт, Фрех и Рюдеманн (2). Это мнение окончательно утвердилось после того, как последний в 1895 г. опубликовал свою известную работу „Development and Mode of Growth of Diplograptus“. Описания Рюдеманна целых колоний диплограптит, имеющих плавательные пузыри с присоединенными к ним „гонофорами“, привели к сравнению граптолитов с сифонофорами.

В 1905 г. русский зоолог А. Щепотьев (3), пользуясь материалами и описаниями Пернера (3) и своими наблюдениями, проделал элементарный сравнительно-анатомический анализ скелетов граптолита *Monograptus pridon* (Bronn) и птеробранхии *Rhabdopleura normanii* Allman. В результате исследования А. Щепотьев пришел к заключению, что граптолиты должны иметь близкие родственные связи с птеробранхиями. Такое заключение привело этого исследователя к идее отнесения граптолитов к типу низших хордовых. Но эта оригинальная идея А. Щепотьева была почти забыта.

В 1931 г. Ульрих и Рюдеманн отказались от давнишнего положения Рюдеманна, что граптолиты являются представителями гидроидных целентерат. Более того, в статье (4) выдвигается тезис, что граптолиты не являются, как это обычно понималось, гомогенным классом, но включают в себя значительное число искусственно объединенных типов ископаемых организмов. У древнейших представителей граптолитов *Marsipograptus* и *Ptilograptus* Рюдеманн видел органы, якобы напоминающие органы размножения типа овицелл мшанок, но сравнение с последними привело обоих авторов к выводу, что граптолиты являются более примитивной ветвью, чем мшанки. Все это, однако, не помешало им в конце концов вывести заключение, что мшанки филогенетически связаны с граптолитами.

В 1938 г. Бульман (5), изучивший большой материал по дендроидеям и граптолоидеям, подтвердил положение Лапворта и др., рассматривавших граптолиты как самостоятельный класс *Graptolithina* в типе кишечнополостных.

В то же время Козловский, после изучения новых материалов из Сандомирского кряжа, установил родственные связи между птеробранхиями и дендроидеями. На этом основании он определил граптолитов как представителей самостоятельного класса, родственного кишечнодышащим и принадлежащего к типу низших хордовых (6), обращая внимание на то, что в свое время А. Щепотьев выдвигал такую гипотезу.

тезу. Однако положения, выдвинутые Козловским, до сих пор не получили должной оценки.

Наши новые данные (4), касающиеся детальной морфологии половой сферы у граптолитов, прежде всего приводят к необходимости окончательного исключения их из типа кишечнополостных. Конечно, одного только наличия половых продуктов, яиц и эмбрионов далеко не достаточно для отрицания того, что граптолиты — настоящие представители *Coelenterata*. Не только у кишечнополостных, но даже у губок могут быть половые продукты, но у обоих этих типов половые продукты и геммулы возникают в мезоглее. У описанных нами граптолитов круглые тела не геммулы, а именно яйца, потому что они вырабатываются в особом аппарате, который мы назвали оофором. Мужской половой продукт также вырабатывается в особом аппарате, скопляется в сперматофорах и поступает во внешнюю среду по каналам, названным нами семяпроводами. Такой усложненной половой сферы, не говоря о губках, у целентерат быть не может.

При изучении материалов, имеющихся в нашем распоряжении, мы обратили внимание на принципиально одинаковое устройство половой сферы у монограптит, ретиолитид, диплограптит и дикранограптит. Но первые три семейства относятся к отряду *Axonophora*, а последнее семейство является представителем отряда *Axonolipa*. Таким образом, одинаковое устройство половой сферы оказывается совершенно определенным естественно-систематическим признаком, объединяющим оба отряда в одну более крупную систематическую единицу — класс.

Две группы *Dendroidea* и *Graptoloidea*, составляющие, по Бульману (6), класс *Graptolithina*, характеризуются рядом общих признаков, главным из которых является одинаковое развитие эмбриона, образующего сикулу. Но устройство половой сферы у обеих групп совершенно различно. В то время как у граптолоидей все теки на одной рабдосоме одинаковы, у дендроидей, наоборот, теки морфологически различны. Известно, что рабдосомы у этой группы характеризуются наличием трех типов тек, представленных автотеками, битеками и своеобразными теками почкующихся индивидов. Козловский нашел у дендроидей теку, в одном случае наполненную яйцами, а в другом — тельцами, которые, согласно этому автору, соответствуют, по всей вероятности, остаткам эмбрионов, заключенных в тонкой хитиновой субстанции. Козловский предположил, что автотеки дендроидей не что иное, как женские половые особи, а битеки — мужские индивиды. Более того, он выдвинул постулат о том, что исчезновение битек у граптолитов, отличающихся одинаковыми теками, должно было бы привести к образованию гермафродитных зооидов. Этот замечательный постулат вполне подтверждается нашими новыми морфологическими данными (4).

Итак, если два отряда *Axonolipa* и *Axonophora* благодаря общему естественно-систематическому признаку могут быть объединены в один класс, то отряд *Dendroidea*, не характеризующийся этим признаком, не уместается в рамках того же класса. При таком положении остается сделать только один вывод, что дендроидеи представляют совершенно самостоятельный класс. Но в таком случае граптолиты, объединяющие в себе два класса, в свою очередь не являются классом, а составляют более крупную систематическую единицу.

По поводу мнения Ульриха и Рюдеманна о том, что граптолиты и мшанки происходят от одного более примитивного предка и являются родственными друг другу, следует присоединиться к Козловскому (10), который указал на то, что приведенные ими доводы не обоснованы реальными данными. Граптолиты, отличаясь билатеральной симметрией, могут сравниваться в этом отношении не только с мшанками, но и с многими другими типами билатерально симметричных животных.

Форма колоний дендронидных граптолитов, имеющая чисто внешнее сходство с формой колоний мшанок, является характерным примером конвергенции. Эмбриогенез граптолитов и мшанок совершенно различен, а образования, которые, по мнению Рюдемманна, якобы напоминают овицеллы мшанок, настолько же проблематичны, насколько проблематичны „гонофоры“, обнаруженные им у диплограптитид.

Одним из принципиальных отправных пунктов рассуждения двух первых авторов (11) является довод о мускульных отпечатках, которые позволили им поместить в теку климакограпта индивид, вполне отвечающий своей морфологией мшанке. После описания нашего фактического материала (4) можно сказать, что положение Ульриха и Рюдемманна о мускульных отпечатках, буквально воспринятое Хаберфельнером (7), ошибочно в такой же мере, как и предположение Хундта о впячивании (8, 4), служащем для повышения эластичности полипария.

С другой стороны, повторяем, что Козловский имел ряд фактических данных, с помощью которых он установил родственные связи между дендронидеями и птеробранхиями. На основании этого Козловский пришел к выводу, что граптолиты должны принадлежать к типу низших хордовых, и подтвердил этим гипотезу А. Щепотьева.

Наши данные о морфологических особенностях строения половой системы у граптолитов заставляют обратить внимание на наличие определенного сходства в принципе строения органов этой системы у них, у рабдоплевр и у гермафродитов аппендикулярий. Однако все граптолиты отличаются одинаковым развитием эмбриона, характерного только для этой группы организмов. Такое положение заставляет считать, что граптолиты являются самостоятельным типом (*Graptolithina* Bropp), а несомненное филогенетическое родство их с птеробранхиями, доказанное Козловским, возможно объяснить происхождением от общего предка, принадлежащего к ветви, идущей непосредственно от типа кишечнополостных.

Палеонтологическая лаборатория
Ленинградского государственного
университета

Поступило
4 III 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. E. Portlock, Report on the Geology of Londonderry and of Parts of Tyrone, 1843; J. Hall, Graptolites of the Quebec Group, Montreal, 1865; H. A. Nicholson, A Monograph of British Graptolidae, Edinburgh and London, 1872; G. J. Allman, Ann. and Mag. Nat. Hist., 9, 4, 364 (1872). ² C. Lapworth, Geol. Mag., 10, 500, London (1873); F. Frech, Lethaea, Palaeozoica, I, Stuttgart, 1897; R. Ruedemann, Ann. Report State Geologist, 14, 217, Albany (1895). ³ J. Perner, Studie o Českých Graptolitech, 1894. ⁴ А. М. Обур, ДАН, 58, № 5 (1947). ⁵ A. Schepotieff, Neues Jahrb. Miner., 2, 79, Stuttgart (1905). ⁶ O. Bulman, Graptolithina, Berlin, 1938. ⁷ E. Haberfelner, Am. J. Sci., 25, 298 (1933). ⁸ R. Hundt, Die Graptolithen des Deutschen Silurs, Leipzig, 1924. ⁹ R. Kozłowski, Ann. Mus. Zool. Polonici, 13, 16, 183 (1938). ¹⁰ R. Kozłowski, Biol. Rev., 22, 93, Great Britain (1947). ¹¹ E. O. Ulrich and R. Ruedemann, Bull. Geol. Soc. Am., 42 (1931).