

А. М. ОБУТ

**ГРАПТОЛИТЫ: GRAPTOLITHINA BRONN, 1846, EMEND.
LAPWORTH, 1875, EM. AUCTT.**

(Представлено академиком Д. В. Наливкиным 21 VII 1953)

Граптолиты — вымершие, колониальные морские организмы. Остатки колоний — граптолитов — рабдосомы являются сооружениями типа домиков-ценоций (Pterobranchia, тип Hemichordata) ⁽¹⁾, превратившихся, однако, во внешний скелет ввиду утраты способности зооидов выходить из ячеек наружу. Они состоят из хитинозного вещества ⁽²⁾ — серацина, представляющего азотисто-углеродистые соединения ⁽³⁾. Рабдосомы граптолитов имеют вид ветвей, образованных сообщающимися друг с другом ячейками — теками, в которых помещались отдельные зооиды.

Среди граптолитов существовали бентонные формы, колонии которых могли прикрепляться к субстрату на дне морских бассейнов, и планктонные формы, колонии которых имели плавательный пузырь — пневматофор, центральный двуслойный диск — поплавок или вместилища в сетчатом скелете, заполненные газом, вероятно азотом, выделявшимся зооидами в результате их жизнедеятельности. С помощью этих приспособлений планктонные формы находились во взвешенном состоянии в воде и под действием течений перемещались из одного морского бассейна в другой. Кроме того существовали псевдо-планктонные формы, колонии которых прикреплялись к пловучим водорослям, к пленкам планктонных микроскопических водорослей или к некоторым формам планктонных граптолитов.

Пневматофор колоний планктонных граптолитов является результатом развития и роста эмбрионального пневматофора. У граптолитов с сетчатым скелетом эмбриональный пневматофор редуцировался по видимому на начальной стадии роста колонии. У псевдопланктонных граптолитов он редуцировался после того, как эмбрион, зооид или молодая колония прикреплялись к соответствующему субстрату. И, наконец, у бентонных форм, редуцируясь в эмбриональном состоянии, пневматофор мог давать начало образованию пластины, при помощи которой колония прикреплялась к субстрату.

Граптолиты размножались половым путем, но рост их отдельных колоний осуществлялся за счет бесполого размножения путем почкования. Определенные индивиды колоний граптолитов вырабатывали яйца и сперматозоиды, причем оплодотворение яиц происходило у одних форм внутри материнского организма, у других форм вне его, после того, как яйца выбрасывались в водную среду. Из яйца вылупливался эмбрион, снабженный маленьким пневматофором, с которым он соединялся посредством полой нити — немы, и защищенный тончайшим хитинозным внешним скелетом, образующим конусовидную ячейку — эмбриосикулу ⁽⁴⁾. Эмбрион развивался в зооид, который существовал в первоначальной

ячейке сикуле. Сикула состоит из двух частей: верхней части — просикулы, имеющей продольную штриховатость и отличающейся спиральным нарастанием хитинозного вещества, и нижней части — метасикулы; построенной из такого же хитинозного вещества, составленного из тонких спаянных между собой веретенец и нарастающего в виде колец с соединительными швами, образующими по мере нарастания колец зигзагообразную линию (2). От зооида сикулы путем перфорирующего почкования (почкование с продырявливанием стенки ячейки (7, 8)) возникал другой зооид, образующий соединенную с сикулой первую ячейку теку. Все прочие теки колонии вырабатывались зооидами, возникшими также в результате размножения путем перфорирующего почкования или путем простого почкования (9). Раддосомы различных в систематическом отношении граптолитов состоят из однородных (мономорфных) тек, в которых находились зооиды гермафродиты (4) и различно специализированных (диморфных и триморфных) тек, в которых находились зооиды, по всей вероятности, мужского, женского пола и почкующиеся индивиды (6).

Принимая важное положение о филогенетической близости граптолитов к крыложаберным, т. е. к низшим хордовым (Hemichordata), впервые предложенное А. Щепотьевым (11) и доказанное Козловским (6, 8), но, имея в виду совершенно своеобразный и общий для всех граптолитов эмбриогенез, приходится считать, что граптолиты являются самостоятельной крупной таксономической единицей не меньшей, чем подтип, в состав которого входят, по крайней мере, два класса *Dendroidea* и *Graptoloidea* (5). Возможно, что отряд *Stolonidea*, установленный Козловским, представляет собой особый класс подтипа *Graptolithina*.

Граптолиты жили и размножались в наиболее мелководных прибрежных частях морских бассейнов (9). Самыми благоприятными для жизни, и особенно для размножения, планктонных и псевдопланктонных граптолитов являлись ареалы отложения глинистых илов, распространенных у плоских, пологих берегов лагунной зоны и в областях развития дельт крупных рек, медленно несущих свои воды с пенефленизированной суши. Такие глинистые илы были богаты остатками разложения органических веществ, большая часть которых принадлежала, повидимому, растительному и животному микропланктону. Этим микропланктоном или детритом, образующимся в результате отмирания микропланктона могли питаться граптолиты. Отмеченные обстоятельства объясняют массовые скопления остатков колоний граптолитов, их половых продуктов и эмбрионов вместе с разнообразным детритом животного, растительного происхождения и остатками вышедших наземных растений в глинистых осадках.

Наблюдаемая в граптолитовых сланцах «микрослоистость указывает на периодичность обогащения осадка органическим веществом, т. е. наличие смены теплых и холодных сезонов» (12). Факт сезонности в захоронении самих граптолитов, их яиц и эмбрионов заставляет считать, что их планктонные и псевдопланктонные формы, перенесенные морскими течениями на значительные пространства, могли периодически удерживаться в прибрежной зоне при наличии определенного ветрового режима. В сезон, когда ветры дули с моря на материк, граптолиты попадали в необходимые и удобные для их размножения извилистые краевые части лагунной зоны и, наоборот, в сезон, когда ветры дули с материка, они переносились в глубь бассейна, попадали в область действия соответствующих течений и таким образом перемещались в иные морские бассейны. Во время таких перемещений из одного бассейна в другой граптолиты могли находиться над любыми глубинами моря. Но в это время их колонии были пространственно распылены и нахождение их скелетов в заведомо глубоководных осадках пока неизвестно. К тому же вполне вероятно, что их легкие тонкие скелеты, состоящие преимущественно из азотисто-углеродистых соединений, на больших глубинах не достигали

Самыми древними граптолитами были дендроидеи, известные с верхом среднего кембрия. В верхнем кембрии они получили довольно широкое распространение. Как раз в это время от форм, принадлежащих к классу дендроидей, возникли первые формы нового класса граптолоидей, относящиеся к отряду аксонолип. Аксонолипы получили очень широкое распространение в ордовике. По мере своего развития они постепенно утрачивали способность существовать в качестве самостоятельного планктона. Среди них все больше и больше возникали и в конце ордовика остались только специализированные формы, приспособившиеся к псевдопланктонному образу жизни, вполне зависимому от жизни их планктонных хозяев.

В низах ордовика появился другой отряд граптолоидей — аксонофоры, которые в начале своего развития вели только планктонный образ жизни, имели прочный, осевой элемент скелета — виргулу и некоторые другие элементы строения, обеспечившие им лучшую приспособленность, чем у аксонолип, к существованию в самых мелководных условиях и к перемещению в морских течениях.

Будучи потомками планктонных аксонолип, аксонофоры быстро развивались и, вытеснив полностью в самом конце ордовика псевдопланктонные формы отряда аксонолип, достигли в нижнем и среднем ярусах силура — лландовери и венлоке наибольшего расцвета и высокой степени специализации. К этому времени относится возникновение и среди аксонофор большого количества специализированных псевдопланктонных форм (13).

В конце венлока, в результате усиления тектонических движений, вызвавших смену морских трансгрессий и регрессий, произошло значительное изменение границ суши и моря и соотношений в распространении глинистых, песчано-галечниковых и карбонатных фаций. Вблизи возвысившихся берегов, в бывших ареалах жизни и размножения граптолитов, богатые органическими остатками и микроорганизмами глинистые илы сменялись грубыми терригенными осадками.

В этих местах возникали зоны сильного морского прибоя, препятствующего развитию массы растительного планктона. Со стороны моря к берегам продвигалось население кораллов, брахиопод, мшанок и других характерных представителей карбонатной фации, бурно развивающихся в зонах прибоя и хорошей аэрации. Таким образом произошло сильное расширение ареалов фаций, не благоприятных для жизни граптолитов, фаций, угнетающе воздействовавших на их развитие и сильное сужение ареалов фаций, необходимых для их жизни, развития и размножения. Именно такие обстоятельства послужили причиной исчезновения в верхнем венлоке в первую очередь псевдопланктонных многоветвленных форм циртограптов. Благодаря новому широкому распространению глинистых илов, особенно в краевых частях геосинклиналей и синеклиз, в нижнем лудлове снова на некоторое время возникли условия, отвечающие жизненным требованиям аксонофор. Но к этому времени их видовые комплексы были уже так обеднены, что среди них осталось только малое количество наиболее простых и наименее специализированных форм. После этапа сильных трансгрессий и регрессий моря во вторую половину лудлова и в течение цикла новых тектонических движений, резко и неоднократно изменявших границы морских бассейнов, конфигурацию берегов и режим седиментации, остатки некогда большого и многочисленного отряда Ахопоргоа вымерли полностью.

В девоне снова получают широкое распространение толщи глинистых сланцев, но в них вместе с кембро-силурийскими спутниками граптолитов по биоценозу — трилобитами и некоторыми другими группами ископаемой фауны — остались только самые простые древнейшие представители граптолитов — дендроидеи. В нижнем визе дендроидеи дали еще одну небольшую, локальную вспышку в своем развитии (Бельгия (14)), но в

конце палеозоя и эти последние граптолиты вымерли окончательно вследствие резких и неоднократных изменений окружающей среды, вызванных силой герцинских движений земной коры.

Ленинградский государственный университет
им. А. А. Жданова

Поступило
15 VII 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ В. Н. Беклемишев, Усп. совр. биол., 32, № 2 (5), 256 (1951). ² P. Kraft, Paleontologische Zs., 7, 207 (1926). ³ У. Х. Твенхофел, Учение об образовании осадков 35, 1936. ⁴ А. М. Обут, ДАН, 58, № 5 (1947). ⁵ А. М. Обут, ДАН, 60, № 6 (1948). ⁶ R. Kozłowski, Ann. Musei Zool. Pol., 13, No 16, 183 (1938). ⁷ R. Kozłowski, Biol. Rev., 22, 93 (1947). ⁸ R. Kozłowski, Paleontologia Pol., 3 (1948). ⁹ В. Н. Павлинов, Тр. МИРИ, 20, 308 (1940). ¹⁰ В. Н. Павлинов, Бюлл. МОИП, геология, 24 (6), 39 (1949). ¹¹ A. Schepotieff, Neues Jahrb. f. Miner., 2, 79 (1905). ¹² В. П. Батурич, О нефтепроизводящих отложениях в разрезе нижнего палеозоя Южного Урала, 1939. ¹³ H. Chang, Palaeobiologie, 6, 190 (1938). ¹⁴ G. Ubahts, Bull. du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique, 18, No. 2 (1944).