

## O ROZWOJU KORALOWCÓW

Koralowce (gromada Anthozoa) są staną, prymitywną grupą jamochłonów, ważną ze względu na dość dobrze zbadaną i nader urozmaiconą filogenezę i na wielką wartość biostatystyczną i facjalną.

Naturalna systematyka koralowców nie jest jeszcze dotychczas ustalona. Jednym z przyjętych dziś w paleozoologii jest podział następujący:

gromada *Anthozoa* koralowce

1. podgromada *Alcyonaria* (= *Octocoralla*)
2. podgromada *Zoantharia*  
nadrząd *Madreporaria*

1. rząd *Tabulata*
2. rząd *Tetracoralla*
3. rząd *Hexacoralla*.

*Alcyonaria*, czyli koralowce ośmiopromienne, mają przeważnie szkielet rogowo-wapienny, w którym występować mogą igielki wapienne (*spiculae*), o nieregularnym kształcie, znane jako szczątki kopalne od mezozoiku. Tą mikrostrukturą różnią się *Alcyonaria* zasadniczo od *Zoantharia*, u których obok form nie wytwarzających szkieletu (*Actinaria*) istnieją *Madreporaria* o szkielecie wapiennym zbudowanym z włókien lub „płatków“ kalcytu. W kambrze nie znamy kopalnych szczątków koralowców, przypuszczalnie nie tworzyły one wówczas części twardych i prawdopodobnie żyły poruszając się swobodnie na dnie morza. Taki tryb życia wykształcił zapewne dwuboczną symetrię, która jest charakterystyczna dla większości koralowców paleozoicznych, tj. dla *Tetracoralla*. Taka bilateralna symetria występuje w ich ontogenezie i zachowuje się często w stanie dojrzałym koralita.\* W rozwoju filogenetycznym koralowców widoczna jest tendencja do zastępowania dwubocznej symetrii przez promienistą, jako wynik przystosowania do życia osiadłego. W mezozoiku koralowce z rzędu *Hexacoralla* w budowie szkieletu osiągnęły symetrię radialną, która jednakże tylko maskuje do dziś trwającą symetrię bilateralną, uwiadczniającą się w budowie części miękkich. W kambrze istniały rafotwórcze *Archaeocyathidae* o szkielecie wapiennym. Miały one pewne charakterystyczne cechy wspólne dla gąbek i dla koralowców, mianowicie porowatość ścian obok przegród podłużnych (*septa*) i poprzecznych (*tabulae*). Dziś

\* Koralit jest to szkielet wytworzony przez jednego osobnika w odróżnieniu od szkieletu kolonii utworzonej przez liczne ze sobą połączone osobniki, zwanego koralowiną.

*Archaeocyathidae* zaliczane bywają do gąbek jako oddzielna grupa. Właściwie *Anthozoa*, a mianowicie najstarsze *Tabulata* (*Halysites*) i *Tetracoralla* pojawiły się dopiero w górnym ordowiku.

*Tabulata* są rozpowszechnione w paleozoiku, nieliczne formy występują w triasie. Mają one budowę prostą, lecz znane są wyłącznie jako formy kolonialne. Brały wybitny udział w tworzeniu paleozoicznych raf, nie objawiając przy tym tak sprecyzowanych wymagań facjalnych jak *Tetracoralla*. Występują bowiem w osadach płytkiego morza; lecz trafiają się także w łupkach szarogłazowych w mułowcach, w manglach i w wapieniach. Ich szkielet wapienny jest zbudowany z drobnych rurek, zebranych w masywne, krzaczące lub hańcuszkowate kolonie. Ściany *tabulae* i początkowe kolcowate *septa* są zbudowane z równoległe ustawionych włókienek kalcytu. Prawie wszystkie typy kolonii istnieją już w sylurze i niewiele się zmieniają w całej erze paleozoicznej. Pochodzenie *tabulatów* nie jest znane. Prawdopodobnie jest to grupa polifiletetyczna. Niektórzy paleontologowie uważają *Tabulata* za grupę wyjściową, z której powstać mogły *Tetracoralla*, inni zaś wyprowadzają niektóre *Tabulata* (*Favositinae*) z prostych koralowców czteropromiennych (*Pholidophyllum* wg Wedekinda 1937).

*Tetracoralla* znane są z górnego ordowiku i już wtedy są zróżnicowane. Obok siebie istnieją *Streptelasmacea*, formy osobnicze, dochodzące do wielkich

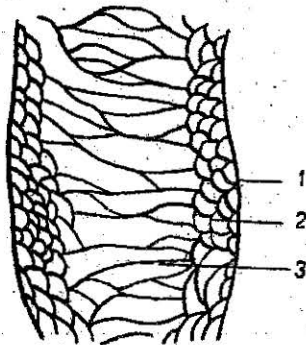


Rys. 1. Przykład koralowca o budowie jednostrefowej, *Columnaria* (ordowik-dewon) przekrój podłużny koralita, pow. 4 X (wg Soshkiny) 1 ściana, 2 tabuła kompletna

rozmiarów, posiadające długie *septa* spiralnie zwinione w środku kielicha i fałszywy słupek. Jako przegródy poziome istnieją tylko *tabulae*. Są to koralowce

„jednostrefowe“ (rys. 1) w odróżnieniu od „dwustrefowych“ (rys. 2), mających tabulę i dissepimenta, rozpowszechnionych przede wszystkim w sylurze i dewonie. W karbonie zaś rozwijają się koralowce o najbardziej skomplikowanej budowie wewnętrznej,

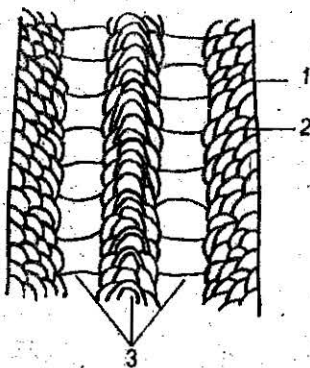
Rys. 2. Przykład koralowca o budowie dwustrefowej *Schliteria* (dewon) przekrój podłużny koralita, pow. 4x (wg Soshkini) 1 ściana, 2 dissepimenta, 3 tabuła niekompletna



„trójstrefowe“ (rys. 3). Obok osobniczych *Streptelasma* istnieją w ordowiku również koralowce kolonialne *Columnariidae* i występują *Heliolitacea*, których przynależność systematyczna dotychczas nie jest ustalona, gdyż zaliczane bywają do *Tetracoralla* lub do *Alcyonaria*. Ta różnorodność form, występowanie koralowców kolonialnych i wielkie rozmiary koralitów osobniczych świadczą o istnieniu i rozwoju przodków, zapewne bezszkieletowych, już w okresie kambryjskim.

W celu stwierdzenia związków filogenetycznych u *Tetracoralla* ważne jest zbadanie rozwoju osobniczego. Dlatego wykonuje się seryjne poprzeczne szlify w części proksymalnej koralita. Stwierdzono, że *Tetracoralla* w przeważającej części zakładają septa parami, najpierw główne i przeciwległe, potem jedną parę bocznych septów, następnie drugą parę bocznych. Zakładają więc, podobnie jak *Hexacoralla* mezozoiczne i kenozoiczne 6 protoseptów, lecz kolejno i parami. Dalsze septa, tzw. metasepta, pojawiają się również parami, lecz tylko w 4 sektorach, a 2 sektory obok tzw. septum przeciwległego ulegają atrofii (rys. 4). Stąd pochodzi ich nazwa *Tetracoralla*. W literaturze paleontologicznej często zamiast *Tetracoralla* używana jest nazwa *Rugosa*, wprowadzona przez autorów francuskich Edwards i Halme (1850) dlatego, że na powierzchni zewnętrznej koralita widoczne są bruzdy, odpowiadające septom we wnętrzu kielicha, poza tym istnieją poprzeczne zmarszczenia epitki, odpowiadające kolejnym fazom przyrostu.

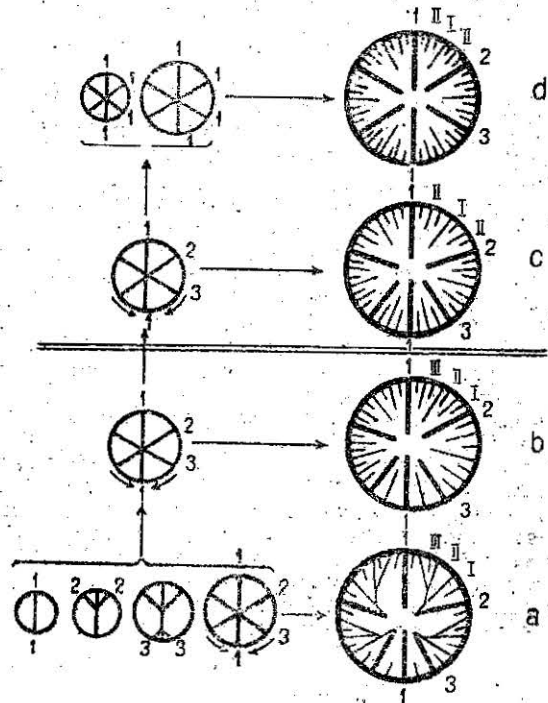
*Rugosa* zostały częściowo dokładniej zbadane i stwierdzono, że rodzaje nowych szczepów rozwoj-



Rys. 3. Przykład koralowca o budowie trójstrefowej. *Dibunophyllum* (karbon) przekrój podłużny koralita (wg Soshkini), 1 ściana, 2 dissepimenta, 3 tabuła niekompletna złożona z części aksjalnej i periaksjalnej

wych pojawiają się nagle w postaci małych osobników o wysokości kilku mm i w rozwoju dalszym stopniowo powiększając swój wzrost (*Pexiphyllum* z frasnem Wietrzni). Na początek rozwoju filogenetycz-

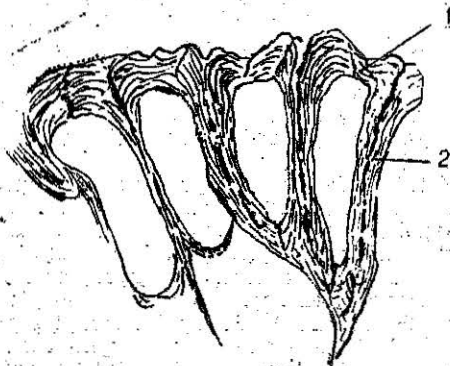
nego najstarsi przedstawiciele rodziny lub podrodziny mają budowę bardzo prostą, odznaczającą się istnieniem pełnych tabul, sięgających od ściany do ściany, brakiem dissepimentów oraz obecnością stereoplazmy w części proksymalnej koralita. Ze stereoplazmy zbudowane są pewne części szkieletu, o strukturze warstwowej. Występuje ona także w tabulach, dissepimentach i w epitecie. Taką prostą budowę mają najprymitywniejsze formy z eiflu Grzegorzowic, a mianowicie najstarsi przedstawiciele podrodziny *Pachyphyllinae*, u których septa są proste i ustawione wyraźnie według symetrii dwubocznej. W dalszym rozwoju filogenetycznym redukuje się stereoplazma, septa stają się dłuższe i zwijają się w środku kielicha, a symetria dwuboczna ustępuje pozornej promieniastej. Tabulae stają się złożone, gdyż po ich bokach (część periaksjalna) lub na ich środkach (część aksjalna) dochodzą dopełniające płytki. W części peryferycznej koralita dissepimenta stają się obfite i tworzą tzw. dissepimentarium, mogące przewyższać szerokością tabularium. W dalszym rozwoju septa stają się cienkie i silnie występują wtedy na nich boczne wyrostki, listewki (*carinae*). Niekiedy peryferyczne



Rys. 4. Rozwój aparatu septalnego koralowców od symetrii bilateralnej rugozów (a, b) do symetrii promieniastej u *Hexacoralla* (c, d), schemat uproszczony (wg Schindewolf)

końce septów ulegają redukcji, a pomiędzy ścianę i zewnętrzne końce septów wchodzi pęcherzyki brzeżne (typ lonstaloidalny). Koralowce osobnicze żyć mogą we wszystkich głębokościach, są niezależne od facji, gdyż występują w mułkach, marglach i wapieniach. W najwyższym stadium filogenetycznym *Rugosa* tworzyć mogą kolonie i mają wtedy wymagania sprecyzowane, zwłaszcza gdy biorą udział w tworzeniu raf. Występują wtedy wyłącznie w facji wapiennej. Ich udział w budowie rafy paleozoicznej jest drugorzędny, gdyż głównym czynnikiem rafotwórczym są stromatopory i *Tabulata*, jak to stwierdził Jakowlew (1911). Wedekind (1937) zaobserwował, że stadium kolonialne u rugozów świadczy o ich wielkiej specjalizacji i znamionuje bliskie wymarcie. Obserwacje poczynione na rugozach w Górach Świętokrzyskich wykazały jednak, że stadium kolonialne

może powtarzać się kilkakrotnie lub trwać długo w filogenezie jednego szczepu, jeśli tylko istnieją odpowiednie warunki ekologiczne. W rodzinie *Disphyllidae* znany jest rodzaj *Hexagonaria* Gürich o kolonii masywnej, rozpowszechniony we frasnii geantykliny kieleckiej, a występujący już w eiflu Miłoszowa.



Rys. 5. Blaszkowata mikrostruktura septów u rodzaju *Zaphrentoides* (karbon) przekrój poprzeczny części kielicha, pow. 12 x (wg Wanga), 1 pseudoteko, 2 septum.

Stwierdzono również, że kolonie masywne rugozów ulec mogą wtórnemu uproszczeniu i przyjąć budowę krzaczastą (np. *Pachyphyllum* z górnego frasnii kolonii masywnej przyjmuje postać wiązkowatą).

Cechą trwałą w obrębie wyższych jednostek systematycznych u rugozów jest mikrostruktura septów. Paleontolog chiński Wang poznał wartość tej cechy i oparł na niej systematykę rugozów (1950). Odróżnia on septa o budowie blaszkowatej, włóknistej i trabekularnej. Septa o budowie blaszkowatej są zbudowane z równoległych warstw kalcytu (rys. 5). Taka budowa występuje często w podrzędzie *Zaphrentoidea*, trwającym od syluru do permu. Przeważnie jednak mikrostruktura jest niejednakowa. W podrzędzie *Caniniacea* (karbon, perm) przeważa budowa włóknista, włókienka kalcytu są ustawione prostopadle do osi septum (rys. 6). Podobną budowę włóknistą ma szkielet tabulatów. Natomiast w podrzędzie *Streptelasmacea*, trwającym od ordowiku do permu, przeważa element trabekularny. Tutaj włókna są ustawione radialnie wokół środka zwapnienia. W ten sposób powstają beleczki (trabeculae) i takie septum ma mikrostrukturę trabekularną (rys. 7), która jest rozpowszechniona zwłaszcza wśród *Hexacoralla*.

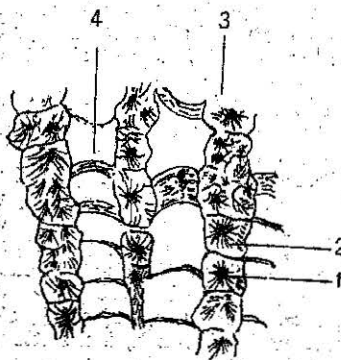


Rys. 6. Włóknista mikrostruktura septów u rodzaju *Verbeekiaella*, podrząd *Caniniacea* (perm), przekrój poprzeczny dwóch septów z włóknkami ustawionymi prostopadle do osi septum, pow. 12x (wg Wanga).

Swoisty charakter mają rugozy karbońskie. Charakteryzuje je obecność słupka (columella) i wysokich kopulastych tabul. Te cechy pojawiają się już w górnym frasnii. Niewiele wiemy o koralowcach górno-dewońskich, zwłaszcza o fałszywych, które w ogóle są rzadkie. W dolnym karbonie brak wszystkich tych rodzajów rugozów, które były rozpowszechnione

w dewonie. Rodzaj *Zaphrentoides* natomiast, rzadki w górnym dewonie jest bardzo rozpowszechniony w dolnym karbonie i stanowi przewodnią formę dla kulumu. Morfologia jego szkieletu jest bardzo prosta. Przeważa symetria bilateralna, a w podłużnym przekroju koralowiec jest jednostrefowy. Wedekind podkreśla, że rozpowszechnione w górnym karbonie koralowce trójstrefowe z podrzędu *Caniniacea*, które przed karbonem nie były znane, powstały nie z form dwustrefowych dewońskich, bardzo już wyspecjalizowanych, lecz wyszły z form jednostrefowych z rodzaju *Zaphrentoides*. Z nich bowiem rozwinęły się dwustrefowe formy (*Caninia*) i w dalszym rozwoju powstały trójstrefowe (*Dibunophyllum*). Szczyt rozwoju mają *Zaphrentoidea* w karbonie, w permie zaczyna się ich regresja. *Rugosa* permskie zostały opracowane przez licznych paleontologów, m. in. znana specjalistka radziecka Soshkina opracowała faunę pochodzącą z Urалу, a Schindewolf *Tetracoralla* z wyspy Timor. Według badań tego autora w permie występują *Pterophyllidae* z podrzędu *Caniniacea*, które mają wielkie znaczenie filogenetyczne w rozwoju koralowców, z nich bowiem jego zdaniem powstały *Hexacoralla*, które pojawiły się w triasie (rys. 8).

Dziś żyjące *Hexacoralla* w odróżnieniu od rugozów mają szkielet zbudowany według symetrii wybitnie radialnej i ontogenezę odmienną, gdyż protosepta pojawiają się równocześnie w ilości 6, a nie parami jak



Rys. 7. Trabekularna mikrostruktura septów u rodzaju *Macgeea* podrząd *Streptelasmacea* (dewon), przekrój poprzeczny 3 septów z poprzecznie przekrojonymi trabekulami, pow. 12 x (wg Wanga) 1 ciemny ośrodek zwapnienia, 2 radialnie umieszczone włókienka kalcytu, 3 septum, 4 disseptimentum.

u *Tetracoralla*. Dalsze metasepta pojawiają się również cyklicznie, a mianowicie w ilości 6, 12, 24 itd. Oba rzędy *Tetracoralla* i *Hexacoralla* występują bezpośrednio po sobie, bez przerwy czasowej, gdyż *Rugosa* wymierają w permie, *Hexacoralla* natomiast pojawiają się w triasie. Poza tym istnieją (według Schindewolfa) cechy łączące obie grupy, mianowicie u niektórych triasowych i jurajskich *Hexacoralla* pojawiają się protosepta jeszcze parami i metasepta występują w małej jeszcze ilości w 2 sektorach obok septum przeciwnego (rys. 4). U rugozów natomiast te sektory uległy redukcji. U niektórych koralowców czteropromiennych pojawiają się dłuższe metasepta w środku poszczególnych sektorów i wraz z dłuższymi protoseptami i nieco krótszymi metaseptami tworzą jak gdyby 3-4 cykle przegród. Pozornie przypominają takie *Rugosa* radialną symetrię koralowców sześciopromiennych i cykliczność ich septów. Tendencja do osiągnięcia symetrii promienistej trwa u rugozów w ciągu całego ich istnienia i spowodowana jest przystosowaniem się do życia osiadłego. W stadium dojrzałym osobnika prawie wszystkie *Tetracoralla* posiadają pozornie promieniste ustawione septa.

*Hexacoralla* różnią się od *Tetracoralla* cechą jakościową: protosepta przestają pojawiać się parami i występują równocześnie. Zmiana ta nie wytwarza się w powolnym progresywnym rozwoju, lecz nagle, skokowo i w bardzo wczesnej ontogenezie. Siewiercowa (1931) nazwała taką zmianę wczesno-ontogenetyczną „archallaxis”. W ten sposób pojawiają się jednostki systematycznie wyższe.

Dzisiaj żyjące *Hexacoralla* nie osiągnęły jeszcze całkowicie symetrii radialnej, gdyż części miękkie polipa są zbudowane według symetrii dwubocznej. Symetria promienista jest jak gdyby tylko nałożona na zamaskowaną w ten sposób symetrię dwuboczną ruzogów.

W erze mezozoicznej *Hexacoralla* silnie się różnicują, wytwarzają formy osobnicze proste i wyspecjalizowane oraz kolonie i biorą czynny udział w budowie raf. Wprowadzają nowy element morfologiczny do budowy szkieletu, a mianowicie: ścianą ruzogów jest pseudoteką powstałą przez poszerzenie się i zekleknięcie peryferycznych końców septów albo sama epiteka tworzy ścianę koralita. U koralowców sześciopromiennych natomiast powstają pomiędzy peryferycznymi końcami septów u licznych rodzajów oddzielne trabekule. Ściana taka zwana jest ścianą właściwą (*eutheca*). Poza tym wykształcają *Hexacoralla* nową część w budowie kolonii, tzw. cenenchym. Wydziela go gąbczasta część miękka (*cenosark*), łącząca poszczególne polipy. Z cenosarku wyrastają u *Hexacoralla* przeważnie młode pączki (pączkowanie cenenchymatyczne) i w ten sposób kolonie rozrastają się szybko wszcz.

Od trzeciorzędu następuje szybki rozwój ilościowy koralowców sześciopromiennych i wielkie ich zróżnicowanie. Bardzo rozpowszechnione są formy osobnicze, mogące żyć w morzu niemal we wszystkich szerokościach i nawet w wielkich głębokościach (do 2730 m według Durhama 1949). Prawie najważniejszym czynnikiem rafotwórczym w morzach tropikalnych są obecnie koralowce z rodziny *Madreporariidae*, które wypierać mogą inne organizmy przez szybką budowę szkieletu silnie porowatego i lekkiego i przez obecność cenenchymu szybko rozrastającego się ku bokom.

Formy osobnicze drobne, żyjące w różnej głębokości morza, nie przedstawiają wartości jako skamieniałości przewodnie, gdyż nie zmieniają się szybko, lecz służą jako wskaźniki głębokości i ciepłoty wody. Natomiast formy kolonialne o wymaganiach bardzo sprecyzowanych, wchodzące w skład raf koralowych, są krótkotrwałe i jako takie posiadają znaczenie skamieniałości przewodniej. Ich występowanie w płytkim morzu (do 40 m) jest ważnym wskaźnikiem paleogeograficznym, gdyż na tej podstawie stwierdzić można granice lądów i mórz lub pływiczny w geosynklinach.

	ordo- wik	sylur	de- won	kar- bon	perm	trias	jura	kreda	trzecio- rząd
<i>Alcyonaria</i>									
<i>Tabulata</i>									
<i>Tetracoralla</i>									
<i>Heliolitida</i>									
<i>Hexacoralla</i>									

Rys. 8. Stratygraficzne rozprzestrzenienie koralowców.

#### LITERATURA

- Schindewolf O. H. — Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart 1950.
- Siewiercow A. N. — Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. 1931.
- Soshkina E. D. — Opriedielitel diewonskich czetyriechluczewych korałłow. Ak. Nauk Trudy Paleont. Inst. XXXIX, Moskwa 1952.
- Wang H. G. A. — Revision of the Zoantharia Ruzogosa in the Light of their Minute Skeletal Structures. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1950.
- Wedekind R. Einführung in die Grundlagen d. Historischen Geologie. Stuttgart 1937.
- Jakowlew W. — Les Recifs coralliens existents — ils dans Paléozoïque? Izv. Geof. Kom. 1911.