

УДК 564.7

Г. В. КОПАЕВИЧ

РОД ERIDOTRYPA И ЕГО ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ

Среди мшанок отряда Trepostomata, развивающихся преимущественно в начале палеозоя, широко распространен род *Eridotrypa*, виды которого нередко являются профилирующими для отдельных этапов ордовика, силура и раннего девона. Краткий диагноз, данный Э. Ульрихом при выделении рода, и большая морфологическая изменчивость составляющих его видов явились причиной того, что по мере накопления нового материала и пересмотра старого представления о его составе неоднократно изменялись. Непосредственное изучение видов рода *Eridotrypa*, обнаруженных в последние годы в палеозойских отложениях Советского Союза, и ревизия видов, установленных в Северной Америке, Западной Европе и Китае, позволили проследить изменения главнейших особенностей видов на разных этапах развития рода, а также общее направление его эволюции. Последнее позволило уточнить объем рода и стратиграфическое значение различных групп его видов для разных этапов ордовика, силура и раннего девона.

Первоначальный объем рода *Eridotrypa* составили шесть видов из среднего ордовика — нижнего девона Северной Америки. Их морфологические особенности послужили основой для родового диагноза и выделения типового вида (Ulrich, 1893). В дальнейшем объем рода расширился за счет отнесения к нему новых видов из среднего ордовика — среднего девона ряда стран, а также видов, прежде входивших в другие роды (Nickles and Bassler, 1900; Bassler, 1906), и значительно сократился за счет выведения из его состава некоторых силурийских, ранне- и среднедевонских видов (Морозова, 1961; Duncan, 1939; Hu Zhao-xun, 1965; Owen, 1965). Однако неясность первоначального диагноза, недостаточное внимание к типовому виду, а также неполное представление о главнейших морфологических особенностях видов *Eridotrypa* и их изменении в процессе эволюции послужили причиной того, что не все указанные перемещения представляются достаточно обоснованными. Вызывает возражение отнесение к роду *Hallopora* вида *E. striata* (Hall) (Owen, 1965), имеющего типичные особенности поздних *Eridotrypa* и несвойственное роду *Hallopora* строение мезопор (редких, без диафрагм), а к роду *Eridotrypella* — вида *E. parvulipora* Ulr. et Bassl. (Duncan, 1939), тоже имеющего типичные для раннедевонских *Eridotrypa* особенности. Основанием для отнесения последнего к роду *Eridotrypella* явилось, по-видимому, краткое указание на видимую только при хорошей сохранности тонкую микроструктуру стенок (stippled structure). Однако наличие подобной микроструктуры стенок известно у некоторых видов, принадлежность которых к роду *Eridotrypa* не вызывает сомнений.

Изучение морфологии известных в настоящее время видов *Eridotrypa* выявляет два характерных для этого рода комплекса морфологических особенностей, один из которых был постоянно присущ всем видам рода во все моменты его развития, а другой изменялся во времени.

Всем видам рода *Eridotrypa* свойственны своеобразное почкование ячеек в колонии, с которым связаны их более или менее косой выход к поверхности колонии и скошенная форма устьев; формирование чрезвычайно узкой зрелой зоны, занимающей меньшую часть диаметра различных по форме колоний; более или менее резкое утолщение стенок в зрелой зоне колонии и их косопластинчатая микроструктура, а также своеобразное строение специализированных особей — мезопор, всегда коротких, ограниченных пределами зрелой зоны и зарастающих с поверхности. К изменяющимся во времени морфологическим особенностям относятся: форма колоний, количество и расположение диафрагм в ячейках, количество и размеры акантопор, а также количество и внутреннее строение мезопор.

Наиболее существенным является тот факт, что мезопоры у всех видов рода *Eridotrypa* характеризуются своеобразным строением и расположением в колонии, отличным от типичных мезопор других *Trepostomata*. У древних ордовикских видов мезопоры, иногда закладывающиеся еще в подзрелой, переходной зоне, пересечены частыми диафрагмами. У поздних силурийских и раннедевонских видов мезопоры укорачиваются, развиваясь только у самой периферии колонии, количество диафрагм в них сокращается до полного исчезновения (табл. 1). Строение мезопор этих более поздних видов *Eridotrypa* сильно отличается от мезопор типичных представителей подотряда *Halloporoidea*, в составе которого находится данный род.

Ряд авторов указывали на своеобразную «зернистую» микроструктуру стенок ячеек в колониях *Eridotrypa*: у *E. similis* наблюдается тонкозернистая микроструктура гребешков, окружающих устья ячеек (Bassler, 1906), у *E. abrupta* — тонкозернистая микроструктура межустевых пространств (Loeblich, 1942), у *E. granulosa* в толще стенок развиваются мелкие округлые полости — «гранулы» (Астрова, 1965), у *E. callosa*, помимо мелких акантопор, в стенках обнаружены редкие крупные зернистые образования (Морозова, 1961). К. Янг (Yang, 1954) указал на зернистую микроструктуру гребешков, окружающих устья ячеек, у типового вида рода — *E. aedilis*. Таким образом, у некоторых представителей рода, в том числе у типового вида, наблюдается тонкозернистая микроструктура стенок ячеек. Она имеется у видов различного геологического возраста, что свидетельствует об особенностях, присущей роду во все моменты его развития. Очевидно также, что степень проявления ее зависит от сохранности самих ископаемых остатков. Поэтому несмотря на то, что микроструктура обнаружена не у всех видов *Eridotrypa*, по-видимому, можно считать ее особенностью рода в целом. *E. aedilis*, отличающаяся ветвистой формой колонии, диафрагмами, развивающимися на всем протяжении ячейки, редкими мезопорами с частыми диафрагмами, имеет также мелкие узловатые структуры, беспорядочно расположенные в утолщенных стенках ячеек (Астрова, 1951, табл. 1, фиг. 4, 5; Модзалевская, 1961, рис. 7; Dybowski, 1879, табл. 3, фиг. 5; Ulrich, 1893, табл. 26, фиг. 20—23; Bassler, 1911, фиг. 137, 138).

В работе, посвященной раннесилурийским мшанкам Северной Америки, Р. Басслер (Bassler, 1906) впервые указал на значительные отличия силурийских и девонских представителей *Eridotrypa* от ордовикских и их уклонение от особенностей типового вида. Наши исследования позволяют установить основные морфологические отличия ордовикских, силурийских и раннедевонских видов рода *Eridotrypa*. Ордовикские представители наиболее близки к типовому виду. Они характеризуются исключительно ветвистой колонией, ячейками, пересеченными диафрагмами на всем протяжении, и многочисленными мезопорами с частыми диафрагмами в них. Имеются мелкие и редкие акантопоры, отсутствующие, однако, у некото-

рых видов. Стенки ячеек нередко обладают зернисто-узловой микроструктурой (табл. IV, фиг. 1; табл. 1). Силурийские виды отличаются более значительным морфологическим разнообразием. Наряду с ветвистой формой колонии в это время появляются колонии с широким обрастающим основанием и полностью обрастающие колонии. Характер расположения диафрагм в ячейках становится изменчивым: диафрагмы развиваются или по всей колонии, или только в зрелой зоне, иногда отсутствуют совсем. Мезопоры чаще редкие, расположены в колонии неравномерно, с редкими диафрагмами или совсем без диафрагм. Акантопоры мелкие, в разном количестве, иногда отсутствуют (табл. IV, фиг. 2а, 2в, 3б; табл. 1). У раннедевонских видов диафрагмы в ячейках сосредоточены, как правило, только в зрелой зоне колонии либо на границе ее с незрелой зоной. Мезопоры редкие, с редкими диафрагмами или совсем без диафрагм. Акантопоры всегда редкие, мелкие, реже крупные, иногда отсутствуют (табл. IV, фиг. 3а, 3в, 2б; табл. 1).

Анализ морфологических особенностей видов рода *Eridotrypa*, изучение их изменений в процессе эволюции, вместе со специальным исследованием экземпляров типового вида, имеющихся в коллекциях Палеонтологического института АН СССР, позволяют пополнить и уточнить диагноз рода *Eridotrypa*.

Род *Eridotrypa* Ulrich, 1893

Eridotrypa: Ulrich, 1893, стр. 264; Bassler, 1906, стр. 29; 1911, стр. 242; 1953, стр. 99; Hennig, 1908, стр. 36; Шейнманн, 1926, стр. 927; Dreufuss, 1948, стр. 26; Астрова, 1951, стр. 133; 1954, стр. 204; 1960, стр. 71; 1964, стр. 38; 1965, стр. 230; Морозова, 1961, стр. 100; Owen, 1962, стр. 203; 165, стр. 102; Нехорошева, 1965, стр. 60.

Типовой вид — *Cladopora aedilis* Eichwald, 1860 (= *E. mutabilis* Ulrich, 1893); средний ордовик; Эстония¹.

Д и а г н о з. Колонии ветвистые, иногда с обрастающим основанием или полностью обрастающие. Ячейки со скошенными устьями и сильно утолщенными в узкой зрелой зоне стенками, косопластинчатого типа с тонкозернистой микроструктурой. Диафрагмы в ячейках варьируют в числе и месте расположения: многочисленные или редкие, по всей колонии или только в зрелой зоне. Мезопоры короткие, зарастающие с поверхности, многочисленные или редкие, с диафрагмами обильными или редкими, у более поздних видов без диафрагм. Акантопоры редкие, реже многочисленные, как правило, мелкие, иногда совсем отсутствуют.

В и д о в о й с о с т а в. 25 видов из среднего ордовика — нижнего девона (табл. 1)². В СССР виды *Eridotrypa* известны в среднем ордовике Прибалтики, Сибири и Таймыра, силуре Прибалтики, Арктики и Горного Алтая, в нижнем девоне Западной Украины и Восточного Забайкалья; за пределами СССР — в среднем и верхнем ордовике США, Канады, Западной Европы (Франция), силуре Северной Америки и Западной Европы (Англия, Швеция) и нижнем девоне Северной Америки.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого рода *Batostoma* отличается косым поворотом ячеек, всегда короткими мезопорами, а также наличием тонкозернистой микроструктуры утолщенных в зрелой зоне стенок.

¹ В качестве типового вида Ульрих избрал *E. mutabilis*. Несмотря на тождественность этого вида прибалтийскому виду *E. aedilis*, на которую указал Басслер (Bassler, 1911), в зарубежной палеонтологии *E. mutabilis* продолжает оставаться типом рода, в то время как в советской литературе за типовой вид принимается *E. aedilis*, много раньше установленный Эйхвальдом, а *E. mutabilis* рассматривается как его младший синоним.

² Виды *E. briareus* (Nicholson), *E. trentonensis* (Nicholson), *E. echinata* (Hall) и *E. pelliculata* Fritz, известные только по литературным ссылкам, не могли быть здесь учтены.

* * *

Наиболее древние представители рода найдены в отложениях среднего ордовика СССР и Северной Америки. Древнейшими видами из известных в настоящее время являются *E. granulosa* и *E. krivolutskensis*. Они обнаружены в отложениях криволицкого яруса (ланвирн — низы ландейло) Сибирской платформы и характеризуют, таким образом, наиболее древний тип колонии у этого рода³. Однако имеющиеся у этих ордовикских видов существенные различия в характере специализированных особей позволяют предположить, что в это время уже наметились два направления развития рода, давших начало двум его филогенетическим ветвям: «безакантопоровой» и «акантопоровой».

Система	Отдел	Общая сте- на СССР	Сибирская платформа	Северная Америка	Эстонская ССР
		Ярусы	Ярусы	Ярусы	Горизонты
Ордовикская	Верхний	Верхний карадок- ский	Долборский	Верхняя Утика	Раквереский Вазалеммский Кейлаский
		Нижний карадок- ский	Мангазейский	Трентон	
	Ландейль- ский	Блек Ривер			
	Средний	Ланвирн- ский	Криволицкий	Чези	

Рис. 1. Схема распространения вида *Eridotrypa aedilis*

Появление в различных регионах земного шара в среднем ордовике нескольких видов *Eridotrypa* и дифференциация их на две филогенетические ветви свидетельствуют об известном уровне развития самого рода к началу этой эпохи, что позволяет предположить возможность находок в отложениях нижнего ордовика предковых видов с признаками, общими для двух ветвей рода.

Исходя из имеющихся данных о стратиграфическом распространении древних видов *Eridotrypa*, например типового вида *E. aedilis*, отличающегося широким географическим распространением, можно предположить, что род *Eridotrypa* возник в конце раннего ордовика в морских бассейнах Сибирской платформы, откуда через восточные окраины в середине среднего ордовика представители рода проникли в Северную Америку и уже во второй половине среднего ордовика — в моря Прибалтики (рис. 1).

Как указывалось выше, к началу среднего ордовика получают развитие две филогенетические ветви рода *Eridotrypa* (рис. 2). Одна из них объединяет виды, в колониях которых, кроме ячеек, почкуется только единственный тип специализированных особей — мезопоры. У видов второй ветви в колониях развивались два типа специализированных особей — мезопоры и акантопоры.

Исходной формой «безакантопоровой» ветви явилась, по-видимому, *E. granulosa*. С нею связаны происхождением два вида из среднего ордо-

³ Местные стратиграфические единицы в тексте и на рисунках по возможности увязывались с подразделениями западноевропейской стратиграфической схемы (Астрова, 1965).

ними группами видов — американских и преимущественно европейских. Группа американских видов в раннем венлоке развивается по двум направлениям. Одно сохраняет некоторые особенности ордовикских *Eridotrypa* и продолжает известным образом древнюю линию развития (*E. similis*). Другое направление, охватывающее формы с существенно изменившимися мезопорами, характеризует более молодые линии в развитии рода (*E. spinosa*, *E. solida*, *E. striata* и *E. nodulosa*). В конце венлока, по-види-

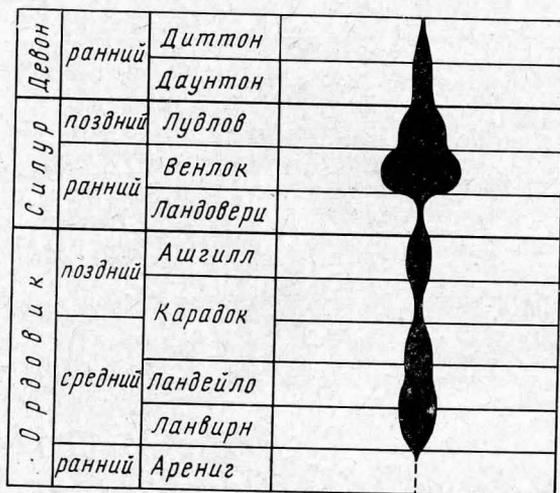


Рис. 3. Схема развития рода *Eridotrypa*

тому, от *E. striata* обособляется вид *E. parvulipora*, который отличается развитием диафрагм исключительно на границе зрелой и незрелой зон ячейки, что является особенностью преимущественно лудловских, а также немногих раннедевонских видов «акантопоровой» ветви. В раннем венлоке европейские виды развиваются в трех направлениях, каждое из которых объединяет группы родственных видов. Для первой группы характерно развитие многочисленных и хорошо развитых акантопор. Исходным для нее был вид *E. sava*, у которого сохранились некоторые древние особенности (многочисленные мезопоры и диафрагмы по всей ячейке). В конце венлока от него обособилась *E. umbonensis*, отличающаяся особенностями более молодых линий в развитии рода. Две другие группы европейских видов имеют редкие, иногда неясные акантопоры. Корень второй группы — *E. crassa*, сохраняющая древние особенности в расположении диафрагм в ячейках. От этой формы произошел лудловский вид *E. gamea* с типичным для молодых линий развития расположением диафрагм в ячейках колонии. Для третьей группы видов характерно развитие диафрагм исключительно в зрелой зоне ячеек. Исходным для нее был вид *E. cylindrica*, в колониях которого развиваются многочисленные мезопоры, что является в известной степени сохранением особенностей древних линий развития. Некоторые древние черты в строении мезопор имеются также у *E. alternans*, которая отделилась, по-видимому, в позднем венлоке от *E. cylindrica*. *E. clara* имеет своеобразные особенности (крупные акантопоры), однако древний облик мезопор у этого вида позволяет предположительно отнести его к линии развития рода, сохраняющей древние особенности в строении мезопор. В раннем лудлове от *E. alternans* отделился вид *E. callosa* с типичными для молодых линий особенностями. От последнего

произошел вид *E. minuta*. В целом «акантопоровая» ветвь была долговечнее и распространена значительно шире «безакантопоровой». Расцвет она достигла в силуре и, сокращаясь в объеме, продолжала существовать в раннем девоне.

Таким образом, определенный комплекс особенностей и их изменение во времени у видов рода *Eridotrypa* отмечали отдельные этапы в эволюции этого рода. В раннем и самом начале среднего ордовика происходило становление рода от какой-то предковой формы с мезопорами, близкими к типичным мезопорам *Hallorogoidea*. В силуре наблюдался расцвет рода. Его представители, приобретая большое морфологическое разнообразие, отходили от типичных представителей подотряда *Hallorogoidea* по строению мезопор и, широко распространяясь, занимали новые регионы. В раннем девоне число видов значительно сокращается, и в конце этого этапа род, по-видимому, полностью вымирает (рис. 3).

ЛИТЕРАТУРА

- Астрова Г. Г. 1951. Первые находки нижнесилурийских *Trepotomata* в Сибири. Тр. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 1, стр. 128—135.
- Астрова Г. Г. 1954. Верхнесилурийские мшанки Молдавии. Геол. сб. Львовск. геол. о-ва при ун-те, № 1, стр. 128—215.
- Астрова Г. Г. 1960. Семейство *Trematorporidae* Miller, 1889. Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы. Изд-во АН СССР, стр. 70, 71.
- Астрова Г. Г. 1964. Мшанки борщовского и чортковского горизонтов Подолии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 98, стр. 1—52.
- Астрова Г. Г. 1965. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 106, стр. 1—432.
- Модзалевская Е. А. 1961. Мшанки среднего ордовика бассейна р. Лены. Информ. сб. Всес. н.-и. геол. ин-та, палеонтол. и стратигр., № 47, стр. 51—74.
- Морозова И. П. 1961. Девонские мшанки Минусинских и Кузнецкой котловин. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 86, стр. 1—207.
- Нехорошева Л. В. 1965. Ордовикские мшанки (отряд *Trepotomata*) Таймыра. Уч. зап. Н.-и. ин-та геол. Арктики, палеонтол. и биостратигр., вып. 9, стр. 41—78.
- Шейнманн Ю. М. 1926. *Trepotomata* из среднего девона Минусинского уезда Енисейской губернии. Изв. Геол. ком-та, т. 47, № 10, стр. 917—935.
- Bassler R. S. 1906. The Bryozoan fauna of the Rochester shale. U. S. Geol. Surv. Bull., No. 292, p. 1—134.
- Bassler R. S. 1911. The Early Paleozoic Bryozoa of Baltic Province. Bull. Smiths. U. S. Natur. Museum, vol. 77, p. 1—382.
- Bassler R. S. 1953. Bryozoa. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. G. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, p. 1—253.
- Brown G. D., Jr. 1965. *Trepotomatous* Bryozoa from the Zogana and Jessamine Limestones (Middle Ordovician) of the Kentucky Bluegrass Region. J. Paleontol., vol. 39, No. 5, p. 974—1006.
- Dreufuss M. 1948. Contribution à l'étude géologique et paléontologique de l'Ordovicien supérieur de la Montagne Noire. Mem. Soc. geol. France, nouv. ser., t. 27, No. 58, p. 1—63.
- Duncan H. 1939. *Trepotomatous* Bryozoa from the Traverse group of Michigan. Contrib. Museum. Paleontol. Univ. Michigan, vol. 5, No. 10, p. 171—270.
- Dybowsky W. 1879. Die Chaetetiden der Ostbaltischen Silur-Formation. Verhandl. Mineral. Ges. St. Petersburg, Bd. 2, Nr. 14, S. 134.
- Hennig A. 1908. Gotlands silur Bryozoen. Arkiv. Zool. Kgl. Sv. Vet. Ak., Bd. 4, Nr. 21, S. 1—64.
- Hu Zhao-xun. 1965. Additional material of Bryozoa from the Yukiang formation of early middle Devonian in Henghsien, Kwangsi. Acta Paleontol. sinica, vol. 13, No. 2, p. 218—240.
- Loeblich A. R. 1942. Bryozoa from the Ordovician Bromide formation Oklahoma. J. Paleontol., vol. 16, No. 4, p. 413—436.
- Nickles J. M. and Bassler R. S. 1900. A synopsis of American fossil Bryozoa including bibliography and synonymy. Bull. U. S. Geol. Surv., No. 173, p. 1—663.
- Owen D. E. 1962. Ludlovian Bryozoa from the Ludlov district. Paleontol., vol. 5, Pt. 2, p. 195—212.
- Owen D. E. 1965. Silurian Polyzoa from Benthall edge, Shropshire. Bull. Brit. Museum. Natur. History., vol. 10, No. 4, p. 95—117.

-
- Ulrich E. O. 1893. On Lower Silurian Bryozoa of Minnesota. Geol. of Minnesota, III. Minneapolis, 1895, Pt. I, p. 96—332.
- Yang K. C. 1954. The early Middle Devonian bryozoans from Wutsum shale, Kwangsi. Inst. Palaeontol., Acad. Sinica, No. 6, p. 207—226.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
11 V 1966