

А. Б. ИВАНОВСКИЙ

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СИСТЕМАТИКЕ ЗАФРЕНТИД ОРДОВИКА И СИЛУРА

К настоящему времени в результате трудов отечественных и зарубежных палеонтологов скопился довольно обширный фактический материал по древнейшим (ордовикским и силурийским) кораллам *Rugosa*. Однако филогения и эволюция этих кораллов изучены еще недостаточно, вследствие чего для них пока не разработана устойчивая систематика. В то же время в отложениях ордовика и силура четырехлучевые кораллы встречаются довольно часто. Поэтому выяснение их систематических связей важно не только для палеобиологических целей, но также и для стратиграфии.

Весьма слабо изучена филогения и систематика ранне- и среднепалеозойских стрептелазматид. Многие исследователи в состав семейства *Streptelasmataceae* Nicholson включают почти всех одиночных ругоз ордовика, силура, а иногда и девона, в то время как внутри самого этого семейства можно наметить отдельные крупные филогенетические ветви. В качестве примера одной из таких ветвей могут служить и ругозы так называемого зафрентоидного типа, обособившиеся от основного ствола стрептелазматид довольно рано и имеющие свою особую историю развития, начиная с ордовика и вплоть до конца палеозоя.

Среди ругоз зафрентоидные кораллы занимают весьма существенное место. Характеризуются они целым рядом отличительных черт, сохранившихся на протяжении всей истории их развития. К таким признакам могут быть отнесены следующие: 1) исключительно одиночная форма роста, 2) особый «зафрентоидный» (перистый) характер расположения септ по отношению к главной септе, находящейся в ярко выраженной кардинальной фосуле, 3) обычное утолщение септ стереоплазмой, 4) ясно развитые, чаще выпуклые днища, 5) крайне редкое присутствие диссепиментов.

В ордовике и силуре обнаружен целый ряд зафрентид, для которых особенно характерно сильное развитие стереоплазмы. К ним можно отнести представителей следующих трех родов: *Protozaphrentis* Yu — типичный вид *P. minor* Yu, 1957, установленный Юй Чан-мином в верхах среднего ордовика Китая (10); *Archaeozaphrentis* Ivanovsky — типичный вид *A. primigenius* Ivanovsky, 1959, был установлен А. Б. Ивановским в среднем лландовери района Норильска (1); *Tungussophyllum* Ivanovsky — типичный вид *Zaphrentis conulus* Lindström, установленный Г. Линдстремом на основании изучения силурийских ругоз Прибалтики (1, 7) (табл. III, фиг. 1—3).

Рассмотрим кратко историю развития взглядов на систематическое положение кораллов указанной группы.

В середине прошлого столетия Г. Мильн-Эдвардс и Ж. Гейм создали первую таксономическую схему для четырехлучевых кораллов (ругоз). Эти исследователи отметили близкое морфологическое сходство всех ругоз зафрентоидного типа и сравнительное сходство их эволюции. Все они были включены Эдвардсом и Геймом (3) в подсемейство *Zaphrentinae* семей-

ва Cyathophyllidae, существовавшее, по мнению авторов, начиная с силура (в прежнем широком понимании) и до перми включительно. Наиболее характерные зафрентиды 1, согласно этой схеме, объединялись в род *Zaphrentis* Rafinesque et Clifford, 1820, пользовавшийся распространением, согласно Эдвардсу и Гейму, на протяжении всего среднего палеозоя. Различные исследователи относили к этому роду несколько десятков видов.

В 1883 г. К. Ромер выделил всех зафрентид в семейство *Zaphrentidae*, совпадавшее по сути дела по объему с *Zaphrentinae* Эдвардса и Гейма. Последующие исследователи либо придерживались систематики Г. Эдвардса и Ж. Гейма, либо отходили от нее, как, например, В. Дыбовский в 1873 г. и Ф. Почта в 1902 г. и др.

В то же время систематика зафрентид карбона и перми разрабатывалась целым рядом видных палеонтологов, среди которых должны быть названы Р. Каррузерс, М. О'Коннель, А. Грабау, Д. Хилл, Х. Ван (9), В. Д. Фомичев и др. Однако при этом только некоторые из них, а именно А. Грабау, Д. Хилл, Х. Ван и В. Д. Фомичев, частично учитывали связь позднпалеозойских форм с их наиболее вероятными предками — зафрентидами ордовика, силура и девона. Такие крупнейшие исследования рудоз среднего палеозоя, как Е. Д. Сошкина и Р. Ведекинд, не затрагивали в своих трудах вопроса о систематическом положении и стратиграфическом распространении зафрентид.

Д. Хилл (5) среди всех кораллов зафрентоидного типа наметила пять групп, характеризующихся следующими признаками.

1) Септы равномерно утолщены стереоплазмой и образуют ровную «стенку» вокруг фосулы, расположенной на выпуклой стороне коралла. Типичным представителем этой группы она считала раннекаменноугольный род *Narsiphyllum* Simpson, 1900.

2) Септы неравномерно утолщены стереоплазмой и их внутренние концы, сливаясь, окаймляют фосулу, расположенную на выпуклой стороне коралла. Типичный род — раннекаменноугольный *Menophyllum* Edw. et Haime, 1850.

Обе вышеуказанные группы Хилл включила в 1956 году (6) в состав семейства *Narsiphyllidae* Grabau, 1928.

3) Все септы первого порядка соединяются у оси, образуя стереоплазматический ложный столбик (*stereocolumella*). Фосула на выпуклой стороне коралла. Типичные роды — *Metriophyllum* Edw. et Haime, 1850; *Stereolasma*, Simpson, 1900. Оба девонские.

4) Септы только противоположных квадрантов, вместе с боковыми септами, соединяются у оси, образуя структуру в форме полумесяца. К этой группе принадлежат каменноугольные *Meniscophyllum* Simpson, 1900 и *Allotropiophyllum* Grabau, 1928.

По мнению Хилл, группы 3 и 4 составляют семейство *Metriophyllidae* Hill, 1939.

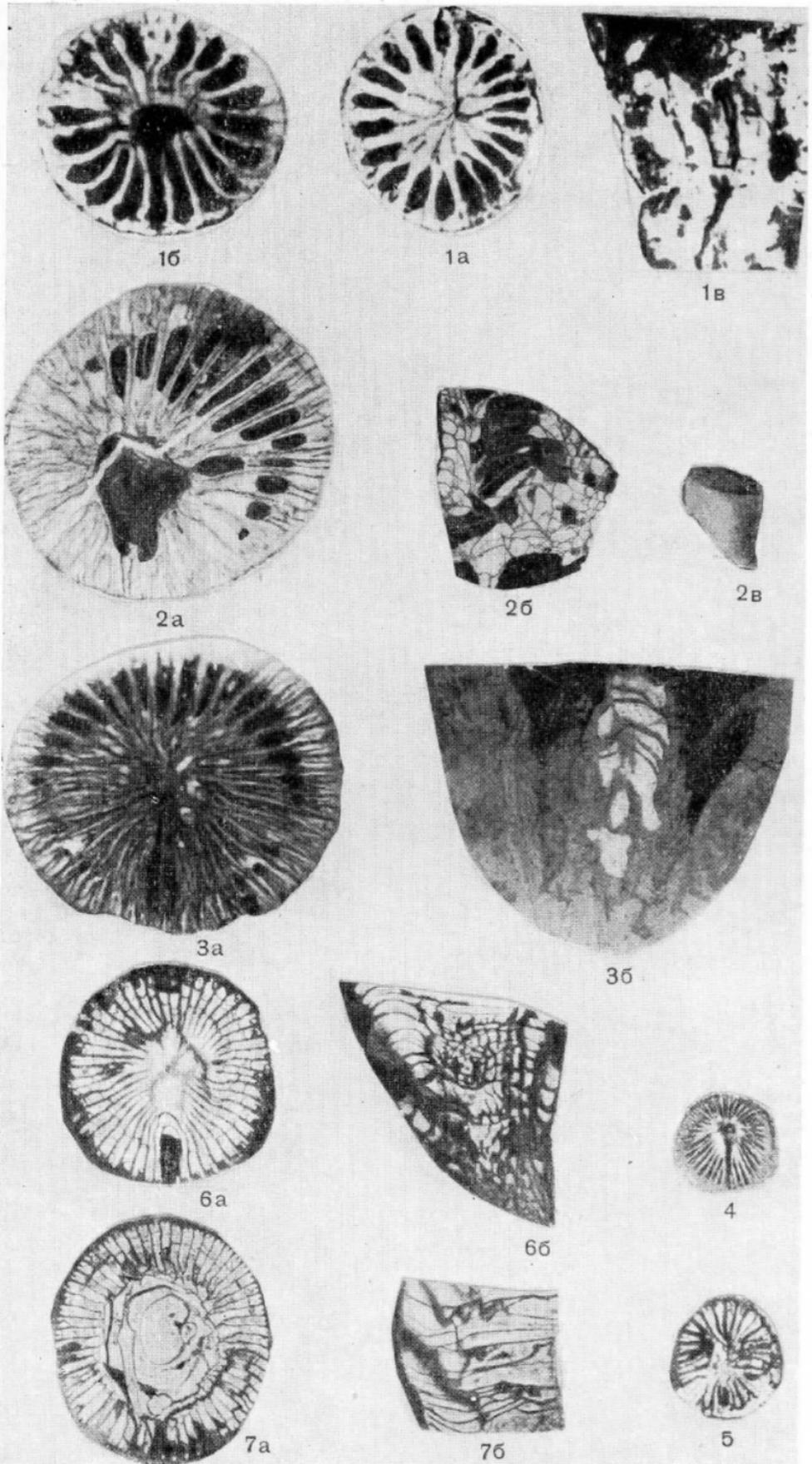
Объяснение к таблице III.

Фиг. 1. *Protozaphrentis minor* Yu ($\times 10$) (по Yu, 1957); 1a, 1б — поперечные сечения; 1a — ранняя стадия онтогенеза; 1б — взрослая стадия онтогенеза; 1в — продольное сечение.

Фиг. 2. *Archaeozaphrentis primigenius* Ivanovsky (по А. Б. Ивановскому, 1959); 2a — поперечное сечение ($\times 4$); 2б — продольное сечение ($\times 4$); 2в — внешний вид ($\times 1$).

Фиг. 3. *Tungussophyllum conulus* (Lindstr.) ($\times 4$) (по Ивановскому, 1959); 3a — поперечное сечение; 3б — продольное сечение.

Фиг. 4—7. Изображения некоторых девонских представителей семейства *Zaphrentidae* Edw. et Haime (по Э. Штамму, 1949): 4 — *Zaphrentis phrygia* Raf. et Cliff. поперечное сечение ($\times 2/3$); 5 — *Heterophrentis terebrata* (Hall) поперечное сечение ($\times 1 1/2$); 6 — *Heterophrentis prolifica* (Billings) ($\times 1 1/2$); 6a — поперечное сечение, 6б — продольное сечение; 7 — *Siphonophrentis gigantea* (Lesueur); 7a — поперечное сечение ($\times 2 1/2$), 7б — продольное сечение ($\times 1$).



5) Септы располагаются аналогично группе I, но не соединяются осевыми концами и не окаймляют фосулу. Они тонкие и в большинстве случаев амплексоидного типа. Фосула на выпуклой стороне коралла. Типичный род — девонский и раннекаменноугольный *Tryplohylites* Easton, 1944 (*Tryplohylum* Simpson, 1900, — *Heterophrentis* Billings, 1875). Синонимность последних родовых названий была установлена Э. Штаммом (8). Этот исследователь включил род *Heterophrentis* Bill вместе с *Zaphrentis* Raf. et Cliff., *Siphonophrentis* O'Connell, *Homalophyllum* Simpson, *Compressiphyllum* Stumm, *Breviphrentis* Stumm в состав девонского семейства *Zaphrentidae* Edw. et Haime, для представителей которого считал особенно характерным незначительное утолщение септ первого порядка, не образующих сплошной стенки вокруг фосулы, расположенной на выпуклой стороне коралла.

Более точные результаты должны быть получены, если пытаться выявить филогению и строить систематику ругоз с самого начала истории их развития, т. е. ордовина и силура, так как уже в это время наместились основные направления их эволюции. Если же объединять кораллы в таксономические единицы по чисто морфологическим признакам, без учета данных эволюции, то в одну группу могут быть искусственно объединены формы, находящиеся в очень отдаленном родстве, но в определенный момент обладавшие значительным морфологическим сходством, обусловленным явлениями конвергенции. Вообще, у кораллов *Rugosa* явления конвергенции и гомеоморфизма встречаются довольно часто.

С этой точки зрения, по нашему мнению, правы были Эдвардс и Гейм, объединившие все зафрентоидные ругозы на всем протяжении их эволюции в одну таксономическую группу. Несмотря на то, что дальнейшие исследователи — А. Грабау (4), Д. Хилл (5, 6), В. Д. Фомичев (2) и другие — наметили в составе очень обширного семейства *Zaphrentidae* Эдвардса и Гейма несколько отдельных филогенетических ветвей, в целом положения этих исследователей остаются верными и не опровергнутыми и по сей день. Примером одной из филогенетических ветвей среди кораллов зафрентоидного типа, по мнению автора, могут служить и рассматриваемые ниже протозафрентиды.

Самым древним из известных зафрентоидных кораллов является указанный выше среднеордовикский *Protozaphrentos* Yu. Это небольшой одиночный коралл, у которого на ранних стадиях развития все септы значительно утолщены стереоплазмой и достигают оси (табл. III, фиг. 1а). Последнее дает возможность сделать предположение, что предковой формой для ругоз рассматриваемого типа являлись ордовикские представители *Streptelasmatidae*, для большинства которых также характерны все указанные признаки. На взрослых стадиях у *P. minor* Yu (пока единственного вида рода *Protozaphrentis*) уже видна кардинальная фосула, окаймленная стереоплазмой, отлагавшейся на септах и утолщавшей осевые концы последних (табл. III, фиг. 1в). Днища развиты (табл. III, фиг. 1в).

У более молодого (среднеландоверийского) рода *Archaeozaphrentis*, встречающегося совместно с граптолитами в районе Норильска, стереоплазматические образования также очень сильно развиты, но септы приобретают уже ясное зафрентоидное (перистое) расположение (табл. III, фиг. 2). Днища же становятся отчетливо выпуклыми.

Эта форма была обнаружена в темноцветных, сильно глинистых, частично битуминозных мергелях, отлагавшихся, по всей вероятности, в бассейне с пониженным содержанием извести. Встречающиеся в этих породах в большом количестве граптолиты, согласно А. М. Обути, могли существовать в мелководных областях моря, в которых, вероятно, отсутствовали сильные течения, т. е. в очень неблагоприятных для обитания кораллов условиях. Можно предположить, что последнее обстоятельство послужит объяснением очень незначительных размеров отдельных особей (не более 5—8 мм в высоту).

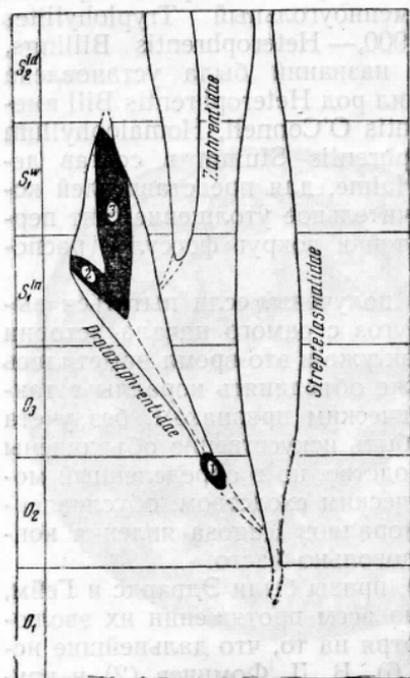


Рис. 1. Схема филогенетической связи семейств Streptelasmataceae, Protozaphrentidae и Zaphrentidae: 1 — Protozaphrentis; 2 — Archaeozaphrentis; 3 — Tungussophyllum

Интересным является тот факт, что у представителя рассматриваемого рода *A. primigenius* Ivanovsky (типичного вида) на периферии, внутри стереоплазматического ободка развивались диссепименты (табл. III, фиг. 26). Эта черта является наиболее характерной для рода в целом и в то же время несколько отличает его от других зафрентонидных кораллов.

Из верхнего лландовери и венлока известен уже целый ряд ругоз рассматриваемого типа *Z. conulus* Lindstr., *Z. obesa* Lindstr., *Z. vortex* Lindstr. и т. д., относимых большинством исследователей к девонскому роду *Zaphrentis* Raf. et Cliff. Все они характеризуются значительным развитием стереоплазмы, окаймлением, сливающимися внутренними концами септ первого порядка кардинальной фоссулы, ясным развитием днщ и, как и все остальные кораллы рассматриваемого типа, исключительно одиночной формой роста. У многих видов развиты септы двух порядков, в то время как диссепименты пока что не обнаружены ни у одной формы. Для этих кораллов нами было предложено новое родовое название *Tungussophyllum* Ivanovsky с типичным видом *Zaphrentis conulus* Lindström, 1868 (1).

Ранние стадии онтогенеза *Tungussophyllum conulus* очень напоминают взрослые стадии *Archaeozaphrentis primigenius* (интенсивное развитие стереоплазмы, неясно выраженные септы второго порядка). Однако диссепименты у *T. conulus* (Lindstr.), как и у других известных сейчас представителей рода, до настоящего времени не были обнаружены ни одним исследователем. На самых поздних стадиях у всех перечисленных форм стереоплазматическое утолщение септ в значительной степени уменьшается, утончается периферический ободок, а фоссула при главной септе становится все более и более отчетливой. Примерно с позднего лландовери (из низов среднего силура Северной Америки) уже известны формы, у которых внутренние концы септ разобщены, фоссула становится открытой, а стереоплазма развита очень слабо, т. е. типичные представители семейства *Zaphrentidae* (например: *Zaphrentis stokesi* Edwards et Haime, обнаруженный в Северной Америке, Сибири и т. д., известный из нижнего силура Сибири *Z. complanata* Lindström и другие).

По нашему мнению, представители трех только что рассмотренных родов являются особой, наиболее примитивной группой ругоз зафрентонидного типа, эволюция которых могла протекать по следующим направлениям.

1. Уменьшение стереоплазматического утолщения септ, вследствие чего сами септы становились более отчетливыми и приобретали характерное зафрентоидное расположение по отношению к главной септе; кардинальная фоссула становилась все более отчетливой.

2. Постепенное приобретение днщами более или менее выпуклой формы при увеличении их плотности. Некоторые наиболее молодые формы приобрели также способность формировать диссепименты.

3. Одиночная форма роста сохранилась на протяжении всей истории их эволюции.

Эта группа наиболее древних зафрентоидных ругоз выделяется нами в самостоятельную систематическую единицу в ранге семейства Protozaphrentidae (рис. 1). Соотношение ее с другими группами зафрентоидных кораллов следующее. От силурийских и девонских Zaphrentidae (роды: Zaphrentis Raf. et. Cliff., Heterophrentis Billings, Siphonophrentis O'Connell, Homalophyllum Simpson, Compressiphyllum Stumm и др., табл. III, фиг. 4—7), протозафрентиды отличаются гораздо более интенсивным развитием стереоплазмы на септах и окаймлением их сливающимися осевыми концами фоссулы при главной септе (рис. 2).

От каменноугольных Hapsiphyllidae Grabau, Metriophyllidae Hill и морфологически близкого последнему Stereophrentidae Fom. отличие семейства Protozaphrentidae состоит прежде всего в его эволюции. Протозафрентиды проходят стереоплазматическую стадию развития, в то время как представители всех указанных выше семейств — зафрентоидную.

По нашему мнению, диагноз семейства Protozaphrentidae может быть сформулирован следующим образом. Кораллы одиночные, рогообразные с углубленной чашкой. Утолщенные стереоплазмой, на всех стадиях септы характеризуются зафрентоидным (перистым) расположением. Их внутренние концы сливаются и окаймляют фоссулу при главной септе, которая расположена на выпуклой стороне коралла. Днища выпуклые, реже уплощенные. Диссепименты обычно отсутствуют.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ивановский А. Б. К вопросу о систематическом положении ордовикских и силурийских зафрентоидных кораллов, Докл. АН СССР, т. 125, № 4, 1959.
2. Фомичев В. Д. Кораллы Rugosa и стратиграфия средне- и верхнекаменноугольных и пермских отложений Донецкого бассейна, Госгеолиздат, 1953.
3. Edwards H. M. & Haime J. A Monograph of the British Fossil Corals, Monogr. Palaeontol. Soc. London, 1850—1854.
4. Grabau A. W. Palaeozoic Corals of China. Pt. 1, Tetrseptata Palaeontol. Sinica, ser. B, v. 2, fasc. 2, 1928.
5. Hill D. Europhyllum, a new Genus of Permian Zaphrentoid Rugose Corals. Proc. Roy. Soc. Queensland, v. 49 (2), 1938.
6. Hill D. Rugosa. In «Treatise on Invertebrate Paleontology», Part F. (Coelenterata), Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press, 1956.
7. Lindström G. Om tvenne nya öfersiluriska Koraller från Gotland. Öfers. Kongl. Vet. Acad. Forh., v. 25, No 8, 1868.
8. Stumm E. Revision of the Families and Genera of the Devonian Tetracorals. Geol. Soc. Amer., mem. 40, 1949.
9. Wang H. C. A revision of the Zoantharia Rugosa in the Light of their Minute Sclerital Structures. Philos. Trans. Roy. Soc. London B, v. 234, 1950.
10. Yu Chan-ming. On the occurrence of new Rugose Coral from the Middle Ordovician of Sinkiang province. N. W. China. Acta paleontol. sinica, v. 5, No 2, 1957.

Сибирский научно-исследовательский институт геологии, географии и минерального сырья
Статья поступила в редакцию 15 VI 1959

Академии наук СССР

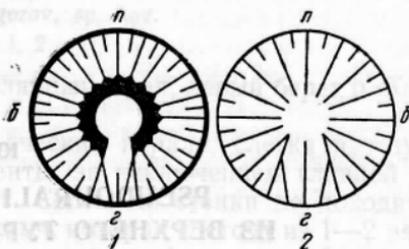


Рис. 2. Схема сопоставления характерных особенностей строения внутренних скелетных элементов у представителей семейств Protozaphrentidae Ivanovsky (1) и Zaphrentidae Edw. et Haime (2): *z* — главная септа; *n* — противоположная септа; *b* — боковые септы