

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ

Выпуск 201

ДРЕВНИЕ CNIDARIA

Том I

Ответственный редактор академик *Б С Соколов*

(Отдельный оттиск)

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск 1974

**О ФИЛОГЕНИИ ПАЛЕЗОЙСКИХ
СТРОМАТОПОРОИДЕЙ**

Х. Э. Нестор

(Таллин)

Отдельные вопросы филогении палеозойских строматопороидей освещались в некоторых работах, но генетические схемы их не построены. Можно назвать работы Дж. Галлоуэя (Galloway, 1957), П. Биркхеда (Birk-

head, 1967) и О. В. Богоявленской (1969) по исследованию этих вопросов, но предложенные авторами схемы весьма неполные.

В данной работе рассматриваются филогенетические соотношения ордовикских, силурийских, девонских и раннекаменноугольных родов и семейств, эволюция которых образует самостоятельный этап в развитии строматопороидей. Наиболее подробно представлены лишь главные эволюционные ряды.

Автор исходит из наиболее укоренившейся точки зрения о гиррозоидной природе строматопороидей, согласно которой их скелет (ценостеум) считается полностью наружным, выделенным ценосарком. Родоначальником строматопороидей считаются появившиеся в среднем ордовике лабехииды (Нестор, 1966б). Слабая известковистость скелета более древних лабехиид (*Cystostroma*, *Pseudostylodictyon*, *Stromatocerium*, *Aulacera*) свидетельствует о том, что строматопороидеи, вероятно, произошли от какой-то группы бесскелетных организмов.

Основные филогенетические ветви отряда *Stromatoporoidea* автор выделяет по типу роста ценостеума, обусловленному расположением мягкой ткани. По этому признаку среди палеозойских строматопороидей выделяются пять крупных подразделений, рассматриваемых в качестве надсемейств. Схематические реконструкции строения колоний строматопороидей этих типов приводятся на рис. 1.

У пузырчатых строматопороидей (*Labechiaceae*) ценостеум состоит из выпуклых везикулярных пластинок. При жизни организма мягкая ткань, видимо, покрывала только поверхность ценостеума более или менее сплошным слоем и выделяла эти пластинки, отлагавшиеся беспорядочно. Время появления лабехиидей — начало среднего ордовика.

Массивные строматопороидеи (*Lophiostromata*) имеют пластинообразный ценостеум, лишенный пустот. Соотношения мягкой ткани и скелета те же, что и у лабехиидей с той лишь разницей, что выделение скелета происходило по всей поверхности все время с одинаковой интенсивностью. Поэтому ценостеум утолщался постепенно, без образования в нем пузыревидных пустот. Время появления — конец среднего ордовика.

Ламинарные строматопороидеи (*Clathrodictyceae*) имеют ценостеум, который состоит из сплошных ламин и округлых в поперечном сечении столбиков. Это означает, что их ценосарк был, предположительно, столональным и выделял скелет этажами. При этом активная часть ценосарка занимала, кроме поверхности, видимо, и некоторые самые верхние межламнарные пространства. Сообщение между этажами осуществлялось посредством вертикальных астроризальных систем. Такие строматопороидеи появились в позднем ордовике.

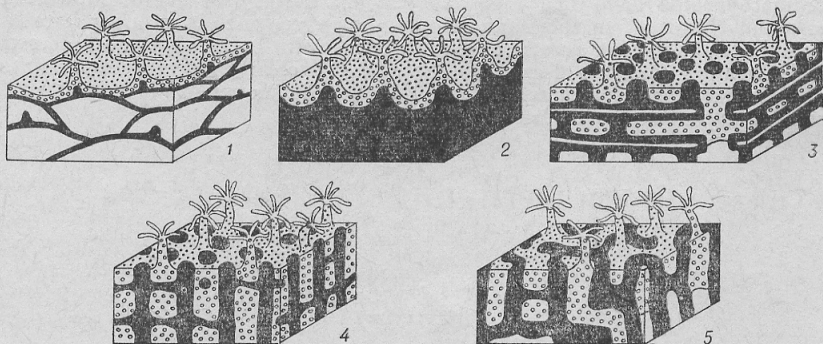


Рис. 1. Основные типы строения колонии палеозойских строматопороидей (схематические реконструкции).

1 — пузырчатый; 2 — массивный; 3 — ламинарный; 4 — решетчатый; 5 — неправильный.

Решетчатые строматопороидеи (*Actinostromatacea*) имеют ценостеум, состоящий из стержневидных вертикальных и горизонтальных скелетных элементов, образующих пространственную решетку. Поэтому сообщение в вертикальном направлении было более совершенным, чем у ламинарных строматопороидей, и мягкая ткань занимала внутри ценостеума более глубокую зону. Время появления — лландовери.

Неправильные строматопороидеи (*Stromatoracea*) имеют слабо дифференцированный скелет. Между вертикальными и горизонтальными элементами располагаются извилистые ценосарковые ходы и хорошо развитые астроризы, обеспечивающие тесную связь между различными частями ценостеума, в том числе и в вертикальном направлении. Такие строматопороидеи появились в венлоке.

Теперь проследим филогенетическое развитие строматопороидей в пределах названных надсемейств, пользуясь схемами (рис. 2—6), снабженными изображениями внутренней структуры в вертикальном (справа) и горизонтальном (слева) сечениях. В горизонтальном сечении верхняя часть фигуры изображает уровень ламины, нижняя — межламинарное пространство. Более достоверные филогенетические связи родов обозначены сплошной линией, возможные — прерывистой.

На рис. 2 представлены филогенетические соотношения родов наиболее примитивных надсемейств *Labechiacea* и *Lophiostromatacea*. Дж. Галлоуэй и Дж. Сент-Джин (*Galloway, St. Jean, 1961*) установили, что родоначальником лабехицей являются *Cystostroma*, обладающие везикулярным ценостеумом, лишенным вертикальных скелетных образований. От него эволюция лабехицей шла параллельно в двух основных направлениях. В одном из них (*Labechiidae*) сначала появились на везикулярных пластинках зубчики (*Rosenella*), которые затем вытянулись в столбики (*Labechia*), а последние в дальнейшем превратились в более сложные пластинчатообразные вертикальные образования (*Stylostroma*, *Pennastroma*). Побочными ветвями в этой линии развития являются *Stratodictyon*, *Pachystylostroma*, *Labechiella*, *Labechiina*. Другая филогенетическая ветвь, исходящая от *Cystostroma*, ведет к *Stromatocerium* (*Stromatoceriidae*, Богоявленская, 1969). Она отличается от линии *Labechia* тем, что у всех ее представителей вертикальные скелетные образования полые. В этом ряду аналогичное положение с *Rosenella* занимают формы, описанные Дж. Галлоуэем и Дж. Сент-Джином (*Galloway, St. Jean, 1961*) как *Pseudostylodictyon kayi*. *Labechia* в рассматриваемой ветви соответствует *Cystistroma* и имеет полые столбики. *Stromatocerium* с меандрическими полыми вертикальными пластинками завершает данный эволюционный ряд. Со строматопорацеями может быть связан позднеордовикский род *Aulacera* (в верхней зоне цилиндрического ценостеума аналогичные *Cystistroma* полые столбики). Другие ордовикские цилиндрические лабехицей — *Cryptophragmus* и *Sinodictyon* — с зубчиками на везикулярных пластинках произошли, возможно, от розонеллаподобных предков. Это значит, что *Aulaceratidae* в его обычном понимании может оказаться гетерогенной группой.

Отдельной филогенетической ветвью лабехицей является семейство *Plumataliniidae*, включающее роды *Plumatalinia* и *Forolinia*. Происхождение *Plumatalinia* проблематично. Возможно, нерегулярно-тонкосетчатые колонны возникли вследствие преобразования бугорковых колонн *Pseudostylodictyon* или в результате распада плотной ткани столбиков *Labechia*. Дальнейшая редукция столбиковой ткани могла привести к образованию у *Forolinia* вертикальных каналов или фораменов вместо колонн *Plumatalinia*. В любом случае в ряду *Plumatalinia* происходило прогрессирующее выпрямление везикулярных пластинок и превращение микроструктуры горизонтальных скелетных элементов из массивной в поперечно-волокнустую.

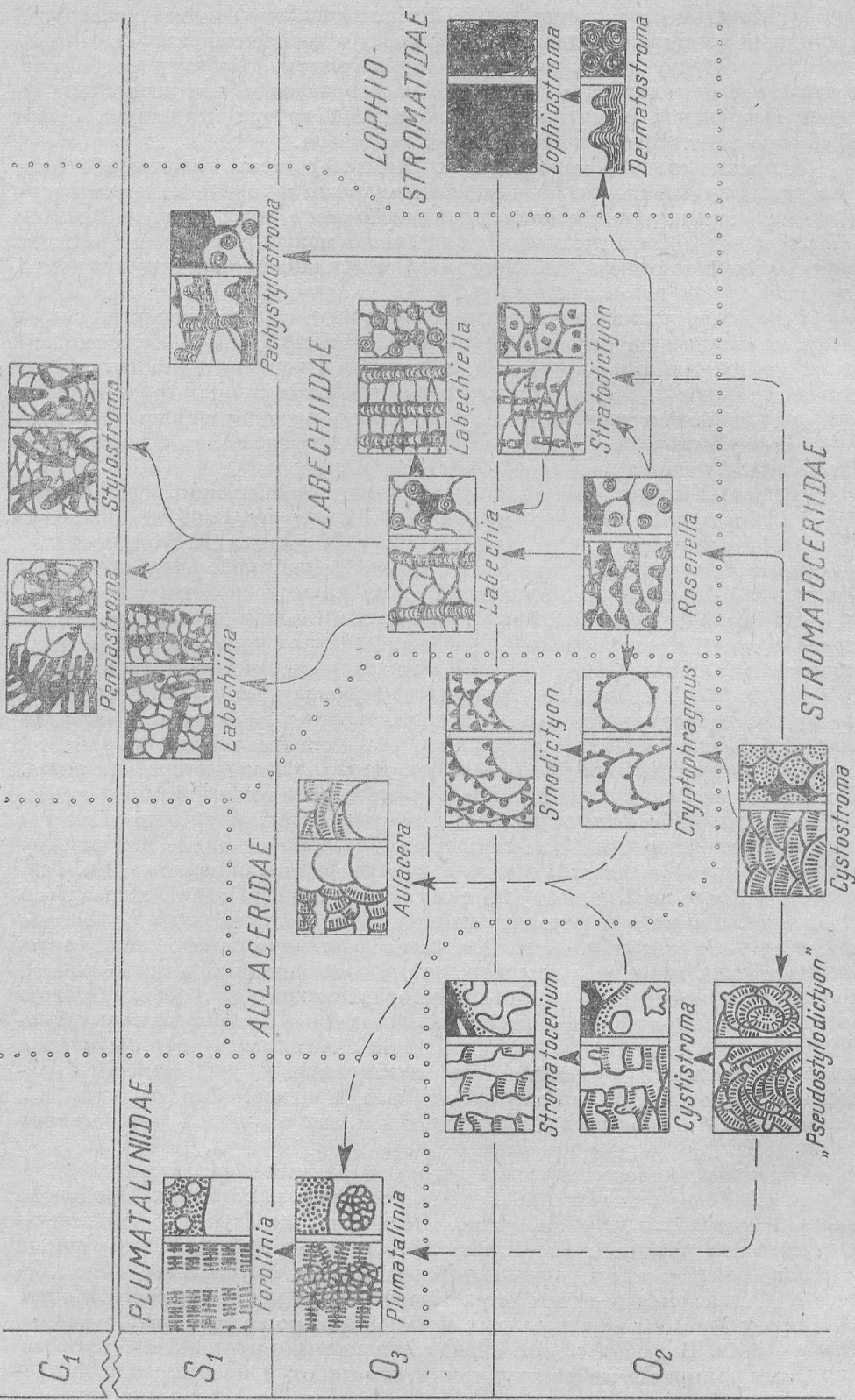


Рис. 2. Схема филогении надсемейств Labeceae и Lophiostromataceae.

Определенную связь с Labechiaceae имеет *Lophiostroma*, весь ценостеум которых напоминает одну толстую везикулярную пластинку *Pachystylostroma*. Близки к ним и *Dermatostroma*, имеющие коркообразный ценостеум. Эти два рода составляют надсемейство *Lophiostromataceae*.

В позднем ордовике от *Cystostroma* обособилась новая очень крупная филогенетическая ветвь — *Clathrodictyacea*, филогения которой приведена на рис. 3 и 4. Это выразилось в переходе от везикулярного ценостеума у *Cystostroma* к ламинарному у *Clathrodictyon* и *Ecclimadictyon*. При этом, везикулярные пластинки *Cystostroma*, деформируясь и сливаясь, образовали у клатродиктиид нерегулярные (инфлекссионные) ламины и слабо обособленные столбики. В силуре произошла дивергенция родов *Clathrodictyon* и *Ecclimadictyon*. От первого обособились *Stelodictyon* и, возможно, *Actinodictyon*, от второго — *Yabeodictyon* и *Neobeatricea*.

В дальнейшем развитии различные филогенетические ветви клатродиктиацей проходили стадию возникновения ровных сплошных параламин, между которыми оставалась сложная структура, образовавшаяся вследствие переплетения первичных инфлекссионных ламин, разветвляющихся столбиков и диссепиментов. Эта группа родов условно рассматривается в качестве семейства *Tienodictyidae*, но филогенетически она, очевидно, гетерогенная и возникла путем параллельной эволюции различных родов *Clathrodictyacea*.

Так, непосредственно от *Clathrodictyon* обособился род *Intexodictyon* вследствие образования параламин выше каждой инфлекссионной ламины. Аналогичным образом *Ecclimadictyon* трансформировался в *Plexodictyon*, а *Actinodictyon* — в *Pseudoactinodictyon* (= *Intexodictyonella*) и, возможно, *Stelodictyon* — в *Schistodictyon*. Среднедевонские *Tienodictyon* (= *Hammatorostroma*) и *Anostylostroma* образовали уже следующую стадию развития тиенодиктиид. По происхождению они одинаково правдоподобно могут быть связаны с *Intexodictyon*, *Plexodictyon* или с *Schistodictyon*, от которых отличались поперечно-волоконистой микроструктурой скелетной ткани и редукцией межламинарной сетки.

Очень неясным всегда было положение тонкоцилиндрических строматопоридей семейства *Amphiporidae*. Они проявляют наибольшее сходство с представителями *Clathrodictyacea*, и скорее всего их можно связать с *Clathrodictyidae*. В пользу этого говорит, кроме слабо дифференцированного нерегулярно-ламинарного строения, также поперечно-волоконистая микроструктура скелетной ткани, встречающаяся и у других относительно высокоразвитых *Clathrodictyacea* (*Tienodictyon*, *Anostylostroma*).

Из многих филогенетических направлений, исходящих из *Clathrodictyon* и *Ecclimadictyon*, центральное место занимает трансформация *Clathrodictyon* в формы с четко дифференцированными ровными ламинами и простыми столбиками. Дифференциация скелетных элементов сопровождалась появлением в ламинах различных срединных структур (темная или светлая линия, медианный пористый слой и т. д.). Нам кажется, что это указывает на переход от «открытого типа» выделения скелета только нижней поверхностью столонов ценосарка, характерного для *Clathrodictyidae* и *Tienodictyidae*, к «закрытому типу», когда скелет выделялся также верхней поверхностью столонов, вследствие чего каждая ламина состояла из двух частей (Tripp, 1929, 1932).

Строматопоридей, имеющие закрытый тип строения ламинарного ценостеума и короткие столбики, рассматриваются как семейство *Stromatoporellidae* (см. рис. 4). Его древнейшим представителем является род *Simplexodictyon*, отделившийся от *Clathrodictyon* в начале венлока. В ламинах *Simplexodictyon* иногда наблюдается темная или светлая срединная линия, которая мной интерпретируется как срединный шов двураздельной ламины. Усложнение срединной структуры характеризует филогенетический ряд *Simplexodictyon* — *Diplostroma* — *Clathrocoilona* (= *Synthetostroma*): у *Diplostroma* шов в ламинах превращается в хорошо выраженную

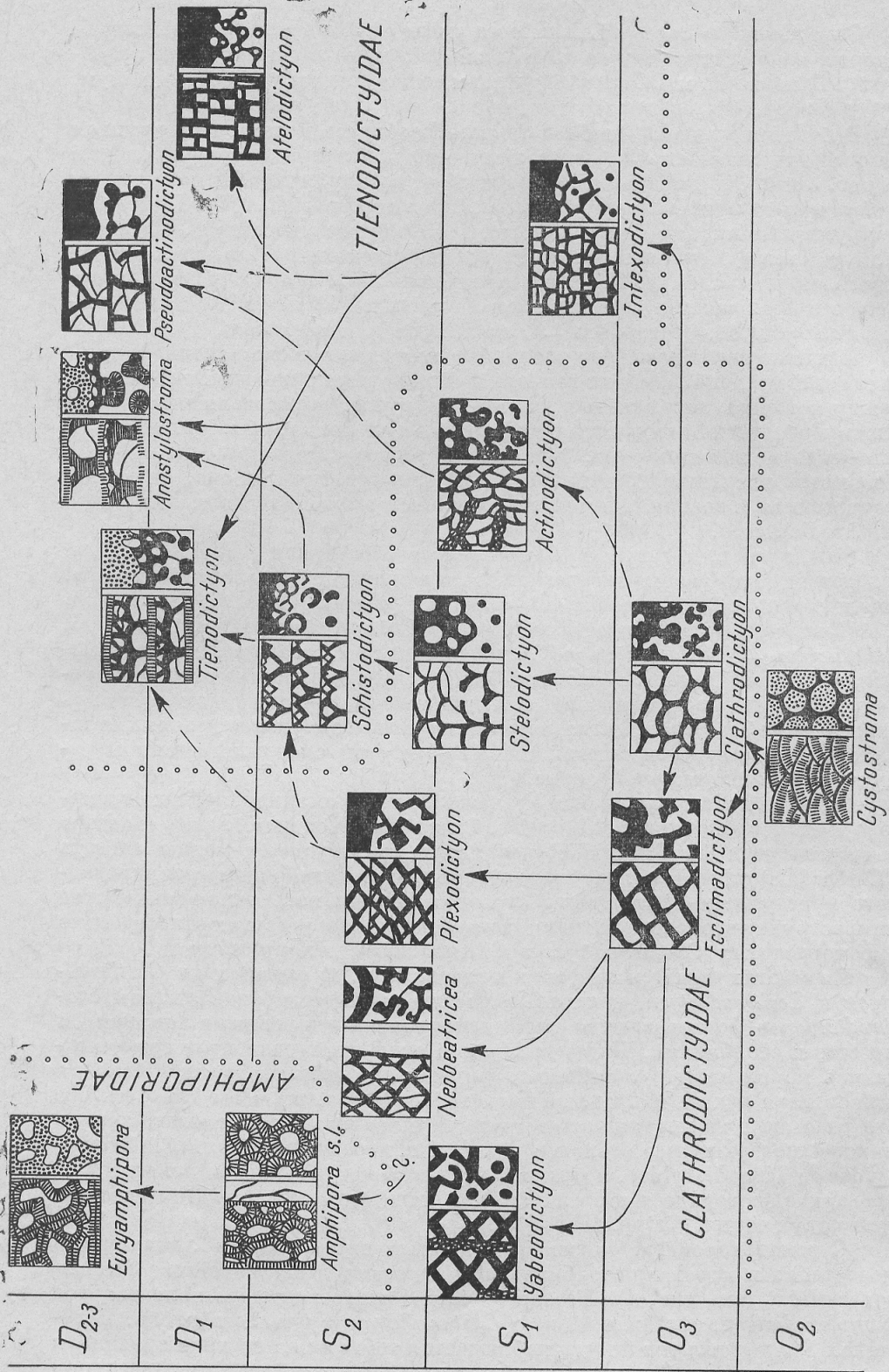


Рис. 3. Схема филогении семейств Clathrodictyidae, Tienodictyidae и Amphiporidae надсемейства Clathrodictyacea.

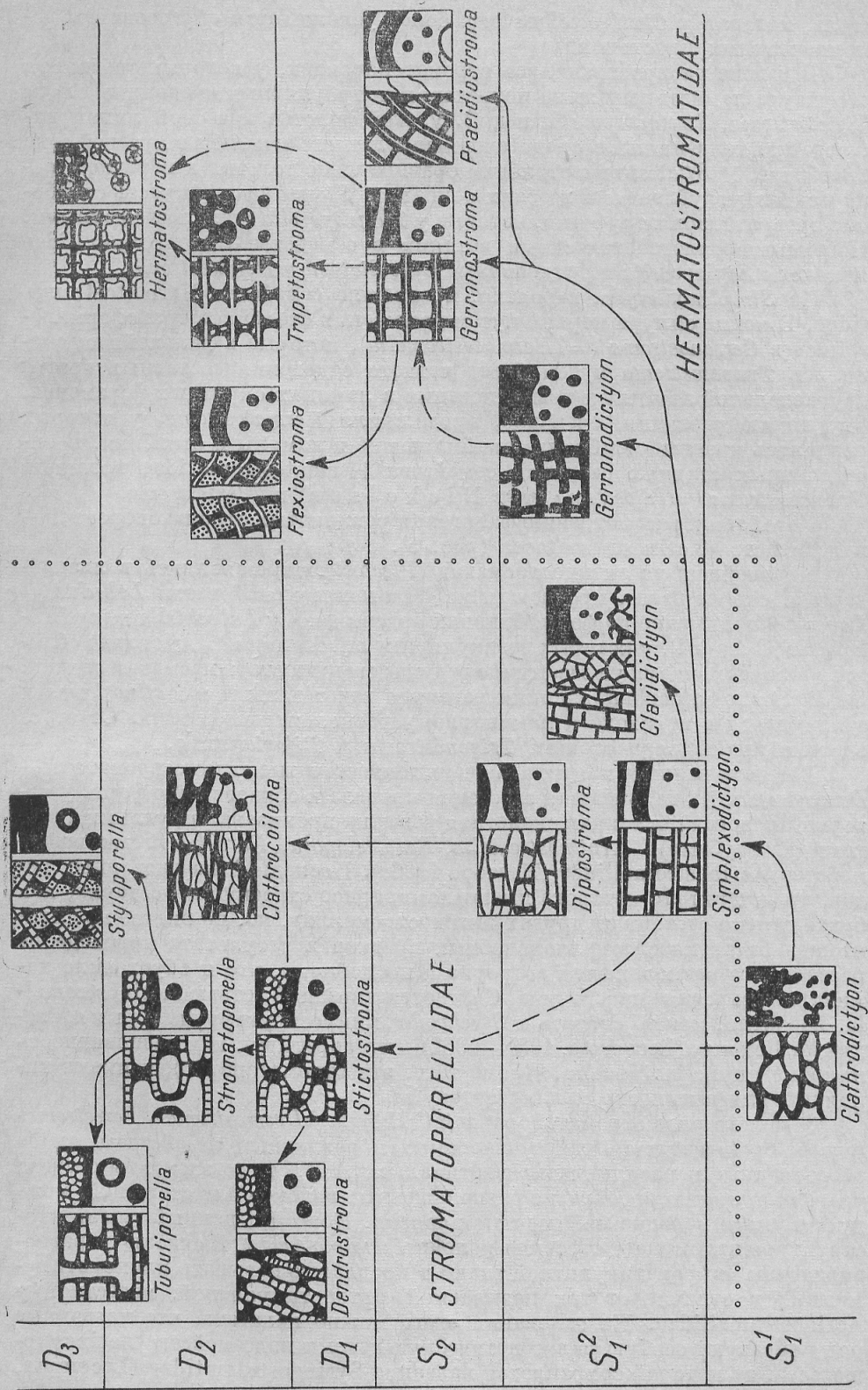


Рис. 4. Схема филогении семейств Stromatoporellidae и Hermatostromatidae надсемейства Clathrodictyacea.

щель, которая у *Clathrocoilona* еще более усложняется образованием дополнительных пластинок.

В девоне распространились строматопоридеи, у которых срединная структура ламины выражена пористым или тубулярным срединным слоем (*Stictostroma*, *Stromatoporella* и др.). У этой филогенетической линии наблюдается тенденция к сосредоточению скелетного вещества в краевой зоне столбиков. У *Stictostroma* столбики сравнительно толстые и нередко с коническими углублениями в обоих концах. У *Stromatoporella* часть столбиков превратилась в трубочки, которые у *Tubuliporella* стали наложенными. Побочными филогенетическими ветвями в семействе *Stromatoporellidae* являются *Styloporella* и дендроидные *Clavidictyon* и *Dendrostroma*.

Из *Simplexodictyon*, вероятно, произошло семейство *Hermatostromatidae*. В конце силура первые путем наложения столбиков трансформировались в *Gerronostroma* (= ?*Hermatostromella*), которые в дальнейшем сменились *Trupetostroma* путем более четкого отделения составных частей двураздельной ламины и возникновения в ламинах округлых фораменов. Эту линию развития, очевидно, продолжили *Hermatostroma*, у которых развились краевые мембраны, окаймляющие и ламины и столбики. В определенных стадиях развития семейства *Hermatostromatidae* возникли *Praeidiostroma* (= *Idiostroma sensu Nicholson*) и *Flexiostroma*.

Перейдем к рассмотрению филогении решетчатых строматопоридей — надсемейства *Actinostromatacea* (рис. 5).

Древнейшие из актиностроматид (*Plectostroma*) появились в лландовери и, скорее всего, произошли из филогенетической ветви *Labechia* — *Labechiella* и именно из форм, близких ордовикскому *Labechiella mingshan kouense* (O z a k i), у которых везикулярные пластинки между сильно сближенными столбиками уже частично редуцированы в стержневидные связки. От *Plectostroma* основная линия развития ведет дальше к *Actinostroma* и заключается в переходе к ламинарному расположению связок. От этого эволюционного ряда отошли *Trigonostroma* и *Bifariostroma*.

В начале венлока появились очень тонкосетчатые актиностроматиды — *Densastroma*. Их дальнейшая эволюция привела к образованию форм, у которых аналогичная тонкая скелетная решетка пронизана округлыми трубками (автотубами) — *Actinostromella*, *Parallelopora*, *Parallelostroma* из семейства *Actinostromellidae* (Нестор, 1966а). Последний из названных родов, представители которого имеют ламинарное строение ценостеума, как будто далеко отстоит от других актиностромеллид, но, по-видимому, произошел от актиностромеллоподобных предков в результате перехода от рассеянного расположения астрориз к сплошному, что и обусловило ламинарное строение ценостеума. С филогенетической ветвью *Actinostromella*, вероятно, можно связать и *Stachyodes*, микроструктуру которых я, следуя М. Леконту (Lecompte, 1951—1952), интерпретирую как разновидность микроретикулярной ткани. Кроме того, эти строматопоридеи имеют типичные для актиностромеллид автотубы.

У целого ряда строматопоридей (*Vikingia*, «*Desmostroma*», *Ferestromatopora*, *Syringostroma*), ранее относимых к различным семействам, слабо обособленные и расплывчатые вертикальные скелетные элементы состоят из очень тонких веерообразно расположенных волокон или стержней, между которыми нередко наблюдаются связки. Поэтому, данный тип микроструктуры напоминает строение колонн *Pseudolabechia*. Я считаю ее разновидностью микроретикулярной ткани и предлагаю называть клиноретикулярной, в отличие от так называемой орторетикулярной, известной у *Actinostromellidae*. На основании этого можно полагать, что названные роды образуют особую филогенетическую ветвь в надсемействе *Actinostromatacea*, за которой сохраняется название *Syringostromatidae* (Lecompte, 1951—1952).

О. В. Богоявленская (1969) предположила, что предком строматопоридей с микроретикулярной тканью являются *Pseudolabechia*, произо-

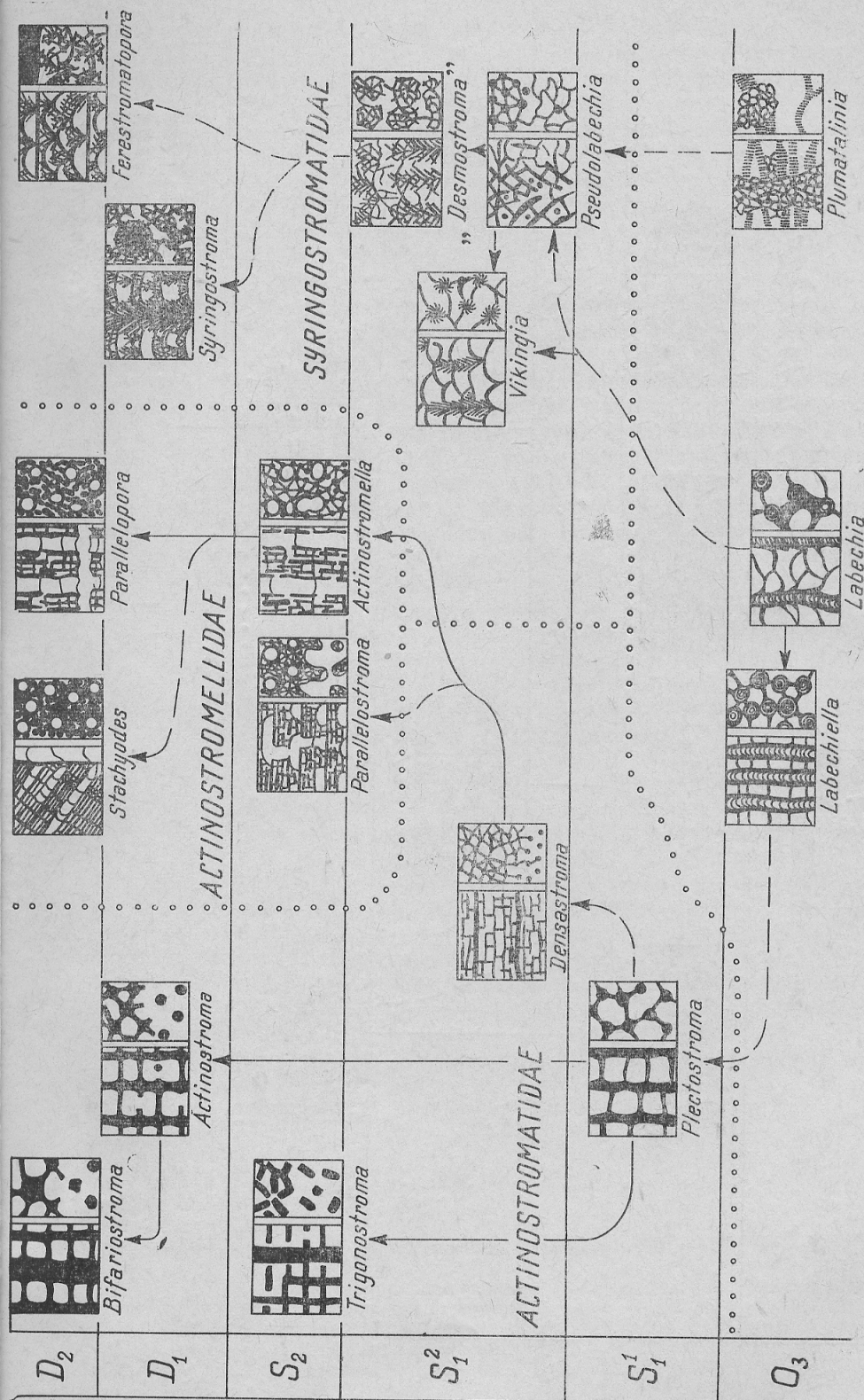


Рис. 5. Схема филогении надсемейства Actinostromataceae.

STROMATOPORIDAE

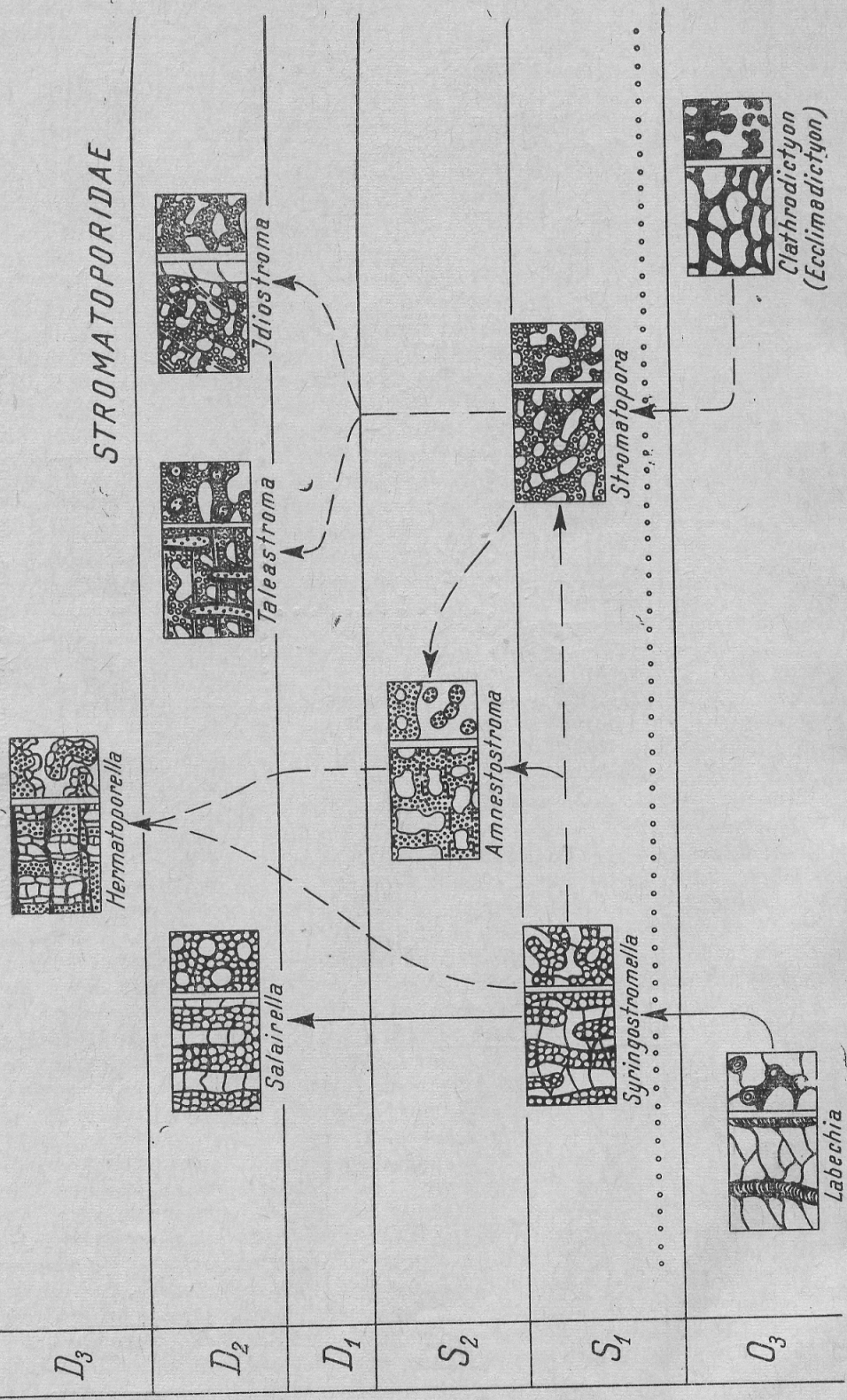


Рис. 6. Схема филогении надсемейства Stromatoporacea.

шедшие от *Plumatolina* и вследствие уплотнения колонн и редукции горизонтальных связей, давшие *Vikingia*. Такое предположение достаточно правдоподобно, но нельзя упускать из виду и противоположную возможность — происхождение *Vikingia* от лабехиаподобных предков и его дальнейшую эволюцию в направлении распада плотных столбиков в клиноретикулятные колонны, встречающиеся у *Pseudolabechia* и «*Desmostroma*». Аргументом в пользу последней возможности является характер горизонтальных скелетных элементов в межколонном пространстве: у *Vikingia* встречаются сравнительно регулярные диссепименты, у *Pseudolabechia* — сильно редуцированная беспорядочная сетка.

У девонских *Syringostroma* и *Ferestromatopora* усиливается ламинарность в расположении диссепиментов и клиноретикулятной ткани. Кроме того, у *Ferestromatopora* образуются параламины, а у *Syringostroma* — дополнительные длинные колонны.

В результате отделения тонкорешетчатых строматопороидей был значительно сокращен объем *Stromatoporacea*. Оставшиеся роды характеризуются первично пористой микроструктурой скелетной ткани. Но даже в таком объеме *Stromatoporacea*, очевидно, включают две различные по своему происхождению группировки (рис. 6). *Stromatopora* (= *Angulostroma*) скорее всего произошли от клатродикциид. Структура ценостеума типового вида этого рода напоминает диагональный каркас *Ecclimadictyon*, претерпевший утолщение скелетных элементов, переход от плотной микроструктуры к пористой и образование сложной системы извилистых каналов. Дивергенция *Stromatopora* дала *Taleastroma* и *Idiostroma* s. str.

Вторая филогенетическая ветвь нерегулярных строматопороидей произошла от лабехид. Представители *Labechia* с плотными столбиками превратились в венлоке в *Syringostromella*, имеющих пористые ценостеллы. Далее следовало развитие меандрических ценостелл во все более замкнутые петли и одновременная редукция диссепиментов. Этот процесс завершает *Salaitrella*.

В. Г. Хромых (1969) указал и на другое направление эволюции *Syringostromella*, заключающееся в выпрямлении диссепиментов, превращающихся в тонкие ровные ламины. Это вело к возникновению *Hermatoporella*. Возможным промежуточным звеном являются *Amnestostroma*.

Обобщая весь рассмотренный материал, отметим общие морфогенетические тенденции в эволюции строматопороидей в разных ветвях:

- 1) переход от нерегулярного роста ценостеума к ламинарному;
- 2) удлинение вертикальных скелетных элементов;
- 3) усложнение поперечного сечения вертикальных элементов;
- 4) переход от плотной микроструктуры скелетной ткани к поперечно-волоконистой, пористой или микроретикулятной;
- 5) переход от массивного ценостеума к цилиндрическому или дендронидному.

ЛИТЕРАТУРА

- Богоявленская О. В. 1969. К построению классификации строматопороидей.—«Палеонтол. ж.», № 4.
- Нестор Х. Э. 1966а. Строматопороидей венлока и лудлова Эстонии. Таллин, «Валгус».
- Нестор Х. Э. 1966б. О древнейших строматопороидеях.—«Палеонтол. ж.», № 2.
- Хромых В. Г. 1969. Строматопороидей из среднедевонских отложений Омолонского массива.— В кн.: Верхний палеозой Сибири и Дальнего Востока. М., «Наука».
- Birkhead P. K. 1967. Stromatoporoidea of Missouri.—«Bull. Amer. Paleontol.», v. 52, № 234.
- Galloway J. J. 1957. Structure and classification of the Stromatoporoidea.—«Bull. Amer. Paleontol.», v. 37, № 164.
- Galloway J. J., St. Jean J. 1961. Ordovician Stromatoporoidea of North America.—«Bull. Amer. Paleontol.», v. 43, № 194.

- Lecompte M. 1951—1952. Les Stromatoporoides du Dévonien moyen et supérieur du bassin de Dinant.—«Mem. Inst. Roy. Sci. natur. Belg.», 116, 117
- Tripp R. 1929. Untersuchungen über den Skelettbau von Hydractinien zu ihrer vergleichenden Betrachtung der Stromatoporen.—«Neues Jahrb. Mineral und Geol. Paläont.», Abt. B. Beil. Bd. 62.
- Tripp R. 1932. Die Baupläne der Stromatoporen.—«Paläontol. Z.», Bd. 14.

ON THE PHYLOGENY OF PALAEOZOIC STROMATOPOROIDS

H. A. NESTOR

(Tallin)

SUMMARY

The basic phylogenetic branches of the order Stromatoporoidea ought to be defined according to the type of growth of the coenosteum. It depends on the arrangement of the soft tissue in respect to the coenosteum.

1. Vesicular stromatoporoids — Labechiacea. The soft tissue cover only the surface of the coenosteum whereas its lower surface secreted irregularly the convex plates.

2. Massive stromatoporoids — Lophiostromatacea. The relationship between the soft tissue and the skeleton is the same, but skeleton intensity remained the same on the whole surface of the coenosteum.

3. Laminated stromatoporoids — Clathrodictyacea. The coenosarc evolved evidently from continuous layer into a stolonal, beginning to secrete the skeleton in layers. The soft tissue besides the surface of coenosteum occupied some of interlaminar spaces also. The layers of coenosarc were communicated by means of vertical astrorhizal systems.

4. Reticular stromatoporoids — Actinostromacea. The vertical connection is more perfect and the soft tissue occupies a deeper zone within the coenosteum.

5. Irregular stromatoporoids — Stromatoporacea. The skeleton is poorly differentiated into vertical and horizontal elements, between which there are vermicular coenosarc passages.

Common morphogenetic evolutionary trends of stromatoporoids are as follows:

1. Transition from coenosteum irregular growth to laminar one.
2. Transition from a compact microstructure to a transversely fibrous, porous, microreticulate.
3. Transition from a massive coenosteum to cylindrical or dendroid.
4. Complication of the cross-section of the vertical skeletal elements.
5. Lengthening of vertical skeletal elements.