

УДК 564.7

Г. В. КОПАЕВИЧ

РОДЫ STICTOPORA И RHINIDICTYA СЕМЕЙСТВА RHINIDICTYIDAE (BRYOZOA, CRYPTOSTOMATA)

Рассматриваются признаки, которыми различаются роды в семействе Rhinidictyidae. Обосновывается самостоятельность *Stictopora* Hall и *Rhinidictya* Ulrich и приводится их описание.

Раннепалеозойское семейство Rhinidictyidae подотряда Ptilodictyoidea (отряд Cryptostomata) включает древнейшую группу родов, по всей вероятности, исходную для всех последующих ветвей подотряда. Появившись во второй половине раннего ордовика, ринидиктииды уже к среднему ордовика достигли наибольшего распространения и систематического разнообразия, а в течение позднего ордовика и раннего силура постепенно сокращались в числе и полностью вымерли до начала позднего силура. Вся эта группа древних криптостомат имела своеобразную организацию, отличавшуюся известной примитивностью. Последняя проявлялась в отсутствии полиморфизма зооидов и своеобразном способе осуществления интеграции зоария. Зоарии ринидиктиид мономорфны и состоят из морфологически одинаковых зооциев, объединенных общезоариальной скелетной тканью (морфофункционально аналогичной, по всей вероятности, цепенхиме кишечнополостных) с разветвленной системой каналов. Об общезоариальном функциональном значении этих структур, так же как целостности зоариев у этих мшанок, косвенно можно судить по появлению на отдельных участках поверхности зоариев беспорядочно расположенных пятен из плотных известковых отложений с окончаниями зоариальных каналов, как бы замещавших здесь зооциии (Копачевич, 1970). Очевидно, их формирование было связано с восстановительными процессами, направленными на сохранение зоария как целого при гибели или нарушении развития отдельных групп зооидов.

Общезоариальная скелетная ткань у ринидиктиид выполняла пространства между слоями зооциев и смежными зооциями в каждом слое; расширяясь в краевых участках, она выступала на поверхность в виде краевых окаймлений («неячеистые края»). Общезоариальная скелетная ткань пронизана разветвленной системой зоариальных каналов (рис. 1).

Название «зоариальные каналы» применено здесь к трубчатым структурам, давно известным в зоариях Rhinidictyidae и называвшимся прежде «кашилярами» или порами (Шульга-Нестеренко, 1949). Однако в отличие от типичных пор Bryozoa эти трубчатые образования имеют собственную стенку. Они отличаются также сложной ориентировкой в зоарии. Один ряд этих структур располагается исключительно во внутренних участках зоария между двумя слоями зооциев. От него ответвляется другая группа каналов, которая выходит на поверхность зоария между устьями, образуя продольные ряды или беспорядочные скопления (рис. 2). Зоариальные каналы Rhinidictyidae, по всей видимости, имели

сложные функции, обеспечивая связь зооциев как с внутренней, так и с внешней средой (Астрова, 1965).

Понимание морфологии Rhinidictyidae важно для выявления главных направлений расхождения признаков, которые привели к обособлению родов. В процессе развития представители семейства, сохраняя в целом общие черты организации, расхолись, приобретая различия в деталях морфологии зооцеия и общезоариальных структур. К основным морфологическим признакам, в пределах которых проявляются различия между

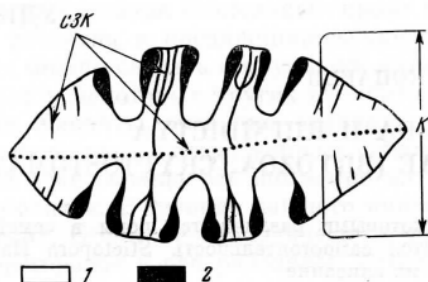


Рис. 1. Строение зоария у мшанок семейства Rhinidictyidae: 1 — общезоариальная скелетная ткань, 2 — зооциальные стенки. Условные обозначения: *к* — зоариальные края, *сзк* — система зоариальных каналов

родами ринидиктиид, относятся: внешняя форма зоария, тип зооцеия и, очевидно, тесно связанные с ним внутриззооциальные структуры, а также детали строения общезоариальной скелетной ткани и системы зоариальных каналов.

Среди ринидиктиид наибольшее распространение имеют роды, отличающиеся простым зооцием с диафрагмами, чаще редкими, и менее — роды с дифференцированным зооцием, разделенным верхней гемисептой на отделы — основание и вестибюль. Кроме того, здесь часто имелись и нижние гемисепты. Различия отдельных элементов известкового скелета, таких как стенки зооциев, межустьевые пространства, зоариальные края, некоторые типы пятен, обусловлены строением общезоариальной скелетной ткани, которая у одних была пузырчатая, у других — слитная. Роды этого семейства также существенно различались между собой особенностями ветвления зоариальных каналов.

Сравнение некоторых родов этого семейства показало, что их обособление происходило в результате изменения как одной из этих морфологических структур, так и нескольких одновременно. Роды *Pachydictya* Ulrich и *Carynodietya* Astrova с пузырчатым строением общезоариальной скелетной ткани, кроме наиболее характерной для каждого из них формы зоария, существенно отличаются особенностями зооцеия, типом внутриззооциальных структур и строением системы зоариальных каналов. Род *Pachydictya* имеет простые зооцеии, чаще с редкими диафрагмами, и зоариальные каналы, распадавшиеся в зрелой зоне зоария на пучки из нескольких каналов. Последние выходили на поверхность несколькими рядами между устьями зооциев. Род *Carynodietya*, наоборот, отличается слабо дифференцированными зооцеиями и отсутствием ветвления зоариальных каналов в зрелой зоне. Зоариальные каналы у этого рода выступают на поверхность зоария на приподнятых гребнях в один ряд. Род *Hemipachydictya* Коражевич, в целом сходный с *Pachydictya* по форме зооцеия, внутриззооциальным структурам и строению системы зоариальных каналов, существенно отличается от последнего слитным характером общезоариальной скелетной ткани и наличием наряду с ветвистым сетчатого зоария. В отличие от других родов ринидиктиид *Stictopora* и *Rhinidictya* имеют пластинчатое строение скелетной ткани. В остальном им присущи все особенности семейства Rhinidictyidae.

Самостоятельность родов *Stictopora* и *Rhinidictya* дискуссионна и обсуждалась в ряде работ отечественных и зарубежных исследователей (Нехорошев, 1962; Астрова, 1965; Нехорошева, 1966; Phillips, 1960; Phil-

lips Ross, 1966). Основная суть этого вопроса заключается в том, что в свое время были выделены род *Stictopora* (Hall, 1847) без указания типового вида и род *Rhinidictya* (Ulrich, 1882) с типовым видом *Rh. nicholsoni*. Впоследствии (Ulrich, 1886) из шести видов Дж. Холла в качестве типового вида *Stictopora* был выбран вид *S. fenestrata*. Оба типовых вида были очень кратко описаны и неудовлетворительно изображены. Филлипс, специально переизучившая в шлифах типовой материал этих видов (Phillips, 1960), пришла к выводу, что отличия между ними только

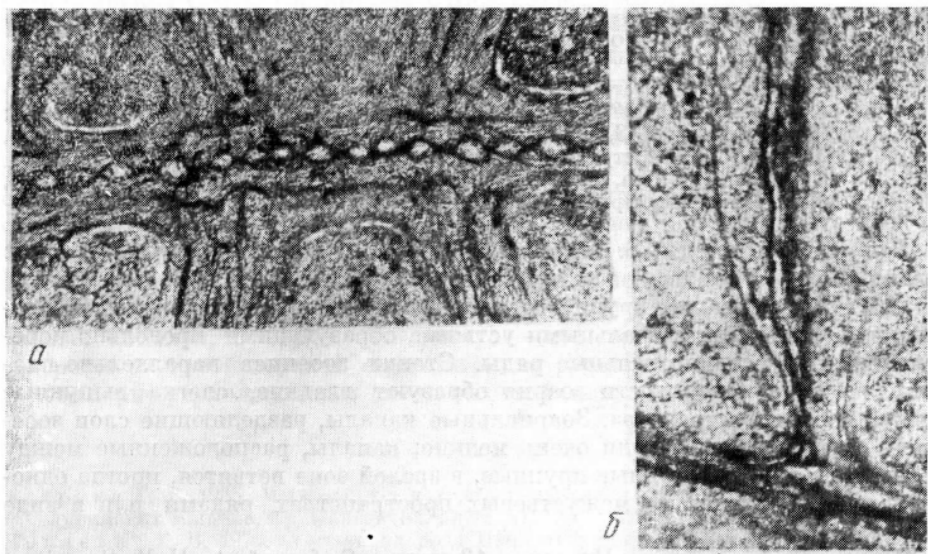


Рис. 2. *Nemipachydictya copiosa* Korajevich; ПИН, экз. № 2504/137, система зоариальных каналов ($\times 125$); а — поперечное сечение, б — продольное сечение: Эстонская ССР; нижний силур

видового, но не родового порядка. Это послужило основой для заключения, что оба они принадлежат одному роду, которым по закону приоритета был признан род *Stictopora*, а род *Rhinidictya* стал рассматриваться при этом как младший синоним (Phillips Ross, 1966).

Однако это исследование по существу впервые вскрыло основные черты внутренней морфологии зоариев обоих типовых видов. Проведенное нами сравнение *Stictopora fenestrata* и *Rhinidictya nicholsoni* по материалу Филлипс (Phillips, 1960) позволяет указать на существование между ними различий, которые касаются формы зооциев, типа внутривооциальных структур и, что особенно важно, строения системы зоариальных каналов. *S. fenestrata* имеет простые зооциии с редкими диафрагмами; зоариальные каналы в зрелой зоне зоария разветвляются и выходят на поверхность между устьями продольными рядами или скоплениями. *Rh. nicholsoni* имеет дифференцированные зооциии, с верхней и нижней гемисептами; зоариальные каналы в зрелой зоне не разветвляются и выходят на поверхность зоария одним рядом на приподнятых гребнях. Таким образом, сравнение типовых видов обнаруживает их морфологическую обособленность по таким важным признакам, как тип зооциии, внутривооциальные структуры, система зоариальных каналов, которые у *Rhinidictyidae* являются различиями родового ранга.

Изучение видов (в основном по литературным данным), относимых к родам *Stictopora* и *Rhinidictya*, позволяет кроме этого указать на ряд дополнительных, часто более мелких, различий между этими родами, например строение зооциальной стенки. У рода *Stictopora* известковые слои

пластинчатых стенок зооциев в зрелой зоне располагаются параллельно поверхности зоария на всем протяжении стенки. У *Rhinidictya* ориентировка известковых пластин стенки различна: во внутренних участках они направлены под углом к поверхности зоария, а во внешних — параллельно ей. Отсюда более сложное строение пластинчатой стенки: во внутренних участках косопластинчатое, во внешних — параллельно-пластинчатое.

Из сказанного становится очевидной необоснованность трактовки рода *Rhinidictya* как младшего синонима *Stictopora*. Оба рода были самостоятельны.

Род *Stictopora* Hall, 1847

Stictopora: Ulrich, 1886, стр. 67; 1890, стр. 492; Phillips Ross, 1963, стр. 591.

Stictopora (pars); Hall, 1847, стр. 73; Eichwald, 1855, стр. 300; Ulrich, 1882, стр. 168; 1890, стр. 388; Dreufuss, 1948, стр. 35; Phillips, 1960, стр. 7; Phillips Ross, 1961a, стр. 76; 1961b, стр. 336; 1964, стр. 24; 1966a, стр. 128; Karklins, 1969, стр. 35.

Rhinidictya (pars): Ulrich, 1893, стр. 124; Bassler, 1911, стр. 131; Нехорошев, 1961, стр. 142; Ярошинская, 1960, стр. 398; Нехорошева, 1966, стр. 10.

Типовой вид — *S. fenestrata* Hall, 1847; средний ордовик, ярус Чези; США.

Диагноз. Зоарии крупноветвистые, зооциии простые, иногда с редкими диафрагмами, с овальными устьями, образующими продольно чередующиеся и косодигональные ряды. Стенки зооциев параллельно-пластинчатые, на поверхности зоария образуют гладкие, слегка выпуклые межустьевые пространства. Зоариальные каналы, разделяющие слои зооциев, частые, крупные или очень мелкие; каналы, расположенные между зооцииями, многочисленны, крупные, в зрелой зоне ветвятся, иногда односторонне, и выходят на межустьевых пространствах рядами или в виде скоплений.

Видовой состав. Известно 13 видов: *S. fenestrata* Hall, *S. exigua* Ulrich, *S. laburinthica* Hall, *S. paupera* Ulrich, *S. grandis* (Ulrich), *S. neglecta* (Ulrich), *S. lita* Karklins из среднего ордовика США, *S. mutabilis* Ulrich из среднего ордовика СССР и США, *S. exerta* (Eichwald) из среднего ордовика СССР, *S. belubulensis* Ross из среднего ордовика Австралии, *S. quandanensis* Ross из среднего и верхнего ордовика Австралии, *S. altaica* (Jaroshinskaja) из верхнего ордовика СССР, *S. markhensis* (Nekhoroshev) из верхнего ордовика и нижнего силура СССР.

Сравнение. От всех родов семейства отличается пластинчатым строением стенки; от родов *Pachydictya*, *Nemipachydictya* и *Sibiredictya*, кроме того, исключительно ветвистым зоарием, непостоянством развития зоариальных каналов между слоями зооциев и их односторонним ветвлением в стенках; от рода *Carinodictya* — простым зооцием и отсутствием гребней с одним рядом зоариальных каналов, от *Eurydictya* — зооцием без гемисепт и отсутствием закономерного развития пятен.

Род *Rhinidictya* Ulrich, 1882

Rhinidictya: Ulrich, 1882, стр. 152; Астрова, 1965, стр. 279; Нехорошева, 1966, стр. 10.

Rhinidictya (pars): Ulrich 1893, стр. 124; Ярошинская, 1960, стр. 398; Нехорошев, 1961, стр. 142.

Stictopora (pars); Ulrich, 1890, стр. 388; Phillips, 1960, стр. 7; Phillips Ross, 1961a, стр. 76; 1964, стр. 24.

Hemidictya: Coryell, 1921, стр. 300; Phillips Ross, 1961b, стр. 336.

Типовой вид — *Rh. nicholsoni* Ulrich, 1882; средний ордовик, подъярус Трентон; США.

Диагноз. Зоарии мелковетвистые, зооциии дифференцированные, с верхними, иногда также нижними гемисептами и овальными устьями, образующими правильные продольно чередующиеся ряды. Межустьевые

пространства с узкими, хорошо выраженными гребнями. Стенки зооциев косопластинчатые во внутренних участках и параллельно-пластинчатые — во внешних. Зоариальные каналы, разделяющие слои зооциев, частые и крупные; те из них, которые лежат между зооциями, крупные и многочисленные, в зрелой зоне не разветвляются и выходят на поверхность зоария на приподнятых гребнях в один ряд.

Видовой состав. Известно 11 видов: *Rhinidictya nicholsoni* Ulrich, *Rh. fidelis* Ulrich, *Rh. blackensis* (Ross), *Rh. lebanonensis* (Coryell) из среднего ордовика США; *Rh. minima* Ulrich из среднего ордовика СССР и США; *Rh. pseudolebanonensis* Astrova, *Rh. maculata* L. Nekhorosheva из среднего ордовика СССР; *Rh. zeehanensis* (Ross) из среднего и верхнего ордовика Австралии; *Rh. lebedensis* Jaroshinskaja, *Rh. bifurcata* Nekhoroshev из верхнего ордовика СССР.

Сравнение. От рода *Stictopora* отличается дифференцированным зооцием, отсутствием ветвления зоариальных каналов в стенках зооциев, выходом их на поверхность зоария на приподнятых гребнях, более сложным строением стенки; от остальных родов семейства отличается пластинчатым характером зооциальных стенок; от родов *Pachydictya*, *Nemipachydictya* и *Sibiredictya*, кроме того, — исключительно ветвистым зооцием, дифференцированным зооцием, отсутствием ветвления зоариальных каналов; от рода *Carinodictya* — дифференцированным зооцием с хорошо развитой верхней гемисептой; от рода *Eurydictya* — отсутствием закономерно расположенных пятен на поверхности зоария.

ЛИТЕРАТУРА

- Астрова Г. Г. 1965. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 106, стр. 1—432.
- Копачевич Г. В. 1970. О мшанках рода *Nemipachydictya* из семейства *Rhinidictyidae* (*Cryptostomata*). В сб.: Новые виды палеозойских мшанок и кораллов. «Наука», стр. 23—27.
- Нехорошев В. П. 1961. Ордовикские и силурийские мшанки Сибирской платформы. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 41, вып. 2, стр. 1—246.
- Нехорошев В. П. 1962. Не следует забывать права *nomen conservandum*. Палеонтол. ж., № 2, стр. 149—156.
- Нехорошева Л. В. 1966. Среднеордовикские ринидиктииды Таймыра. Уч. зап. Н.-и. ин-та геол. Арктики, палеонтол. и биостратигр., вып. 12, стр. 9—29.
- Шульга-Нестеренко М. И. 1949. Функциональное, филогенетическое и стратиграфическое значение микроструктуры скелетных тканей мшанок. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 23, стр. 1—66.
- Ярошинская А. М. 1960. Мшанки. В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Т. 1. Нижний палеозой. Тр. Сиб. н.-и. ин-та геол., геофиз. и минеральн. сырья, вып. 19, стр. 393—400.
- Bassler R. S. 1911. The Early Paleozoic Bryozoa of Baltic Province. Bull. Smith. U. S. Nat. Mus., vol. 77, p. 1—382.
- Coryell H. N. 1921. Bryozoan fauna of the Stones River group of Central Tennessee. Proc. Indiana Acad. Sci., p. 261—340.
- Dreufuss M. 1948. Contribution a l'étude géologique et paléontologique de l'Ordovicien supérieur de la Montagne Noire. Mém. Soc. géol. France, nouv. sér., t. 27, № 58, p. 1—63.
- Eichwald E. 1855. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie, Ancienne Périod. Stuttgart, vol. 1, p. 355—494.
- Hall J. 1847. Paleontology of New York, vol. 1. Albany, p. 1—338.
- Karllins O. L. 1969. The Cryptostome Bryozoa from the Middle Ordovician Decora shale, Minnesota. Geol. Surv. Minnesota, SP-6 Spec. Publ. Ser., p. 1—121.
- Phillips J. 1960. Re-study of types of seven Ordovician bifoliate Bryozoa. Paleontology, vol. 3, pt. 1, p. 1—25.
- Phillips Ross J. 1961a. Ordovician, Silurian and Devonian Bryozoa of Australia. Bull. Bur. Min. Res., Geol. and Geophys. Dept. Nat. Developm., Commonwealth Austral. № 50, p. 1—172.
- Phillips Ross J. 1961b. Large Cryptostome Bryozoa of the Ordovician and Silurian, Anticosti Island, Canada. Pt. 2. J. Paleontol., vol. 35, № 2, p. 331—344.
- Phillips Ross J. 1963. Ordovician Cryptostome Bryozoa, Standard Chazyan series, New York and Vermont. Bull. Amer. Geol. Soc., vol. 74, p. 577—608.
- Phillips Ross J. 1964. Champlianian Cryptostome Bryozoa from New York State. J. Paleontol., vol. 38, № 1, p. 1—32.

- Phillips Ross J. 1966a. The fauna of the Portrane limestone, IV: Polyzoa. Bull. Brit. Museum (Natur. History). Geol., vol. 12, № 3, p. 107—135.
- Phillips Ross J. 1966b. Nomenclatural note. *Stictopora* Hall, 1847 (Ectoprocta, Cryptostomata), a valid name. J. Paleontol., vol. 40, № 6, p. 1400—1401.
- Ulrich E. O. 1882. New Lower Silurian Bryozoa. American Paleozoic Bryozoa. J. Cincinnati Soc. Natur. History, vol. 5, p. 121—175.
- Ulrich E. O. 1886. Report on the Lower Silurian Bryozoa, with preliminary descriptions of some of the new species. Geol. Natur. History Surv. Minnesota, Fourteenth Ann. Rep., p. 57—103.
- Ulrich E. O. 1890. Paleozoic Bryozoa. Geol. Surv. Illinois, vol. 8, p. 285—688.
- Ulrich E. O. 1893. On Lower Silurian Bryozoa of Minnesota. Extract from Geology of Minnesota, vol. 3. Geol. Natur. History Surv., Minnesota, 1895, p. 96—332 (Author's 1893).

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
25 X 1971