

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В ИЮЛЕ 1959 г.

ВЫХОДИТ 4 РАЗА В ГОД

№ 4

ОКТЯБРЬ, НОЯБРЬ, ДЕКАБРЬ

1991

УДК 563.61 (113.3) (574)

© 1991 г.

СУЛТАНБЕКОВА Ж. С.

ЗНАЧЕНИЕ МИКРОСТРУКТУРЫ СКЕЛЕТА ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ДРЕВНИХ СТРЕПТЕЛАЗМАТИД (РУГОЗЫ)

Изучение древних ордовикских диафрагматофорных ругоз семейства *Streptelasmatidae* представляет большой интерес, так как эта группа является предковой для целого подотряда ругоз, представленных многочисленными силурийско-девонскими родами с пластинчатыми септами как диафрагматофорного, так и плеонофорного строения. До сих пор не существует у исследователей единого мнения о системе

древних диафрагматофорных ругоз. Нет однозначного понимания объемов семейств и родов, многообразие морфологических и микроструктурных особенностей стрептелазматид не уложились в законченную картину исторического развития группы.

Исследованиям древних диафрагматофорных ругоз посвящено немало работ зарубежных и отечественных авторов [10, 11]. Однако, проанализировав точки зрения разных исследователей на систему древних стрептелазматид, можно прийти в целом к следующему выводу.

Как нам представляется, одной из главных причин трудности создания правильной системы древних одиночных диафрагматофорных ругоз (и не только древних) является односторонний, чисто морфологический подход многих исследователей к изучению скелета ругоз. Несомненно, морфологические особенности скелета являются одним из главных таксономических признаков. Но морфогенез скелета находится в прямой зависимости от его микроструктуры, различных взаимоотношений мельчайших скелетных элементов (фибры, трабекулы). К сожалению, исследователи, не изучавшие детально микроструктуру скелета ругоз, рассматривают последнюю как явление хаотическое и делают преждевременные выводы о том, что микроэлементы скелета не имеют таксономического значения.

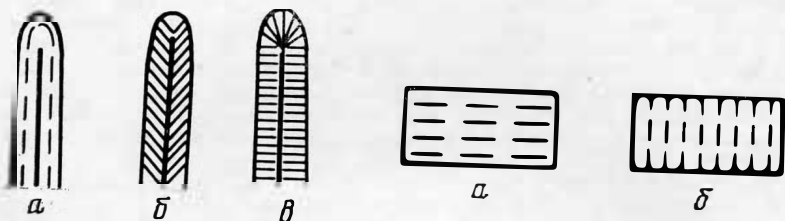


Рис. 1. Слева типы микроструктур вертикальных элементов (септы): а — ламеллярный, б — фиброзный, в — фибронормальный; справа — типы склеренхим: а — ламеллярный, б — фиброзный

Многолетнее изучение микроструктуры скелета ругоз [1–5, 9, 12–15, 17, 18], особенно детальные исследования последних лет при помощи электронного микроскопа, показывают обратную картину. И в настоящее время можно определенно сказать, что таксономическое значение микроструктуры скелета, его отдельных микроэлементов несомненно. По палеозойским ругозам особенно наглядны работы Т. Г. Ильиной [2–5]. Ей удалось при детальном исследовании микроэлементов скелета разных родов пермских ругоз установить, что форма трабекул (простые или сложные), их размер (мелкие или крупные), угол наклона и расположение трабекул в плоскости септальной пластинки (моноклиналиное или веерообразное) являются определенными таксономическими признаками, по которым диагностируются роды и виды. При этом отмечается, что большее таксономическое значение имеют формы трабекул и порядок их расположения в плоскости септальной пластинки, нежели диаметр трабекул. Таксономическое значение имеет также и порядок расположения фибр кальцита параллельное или пучкообразное. Указанные примеры говорят о том, что морфология скелета находится в прямой зависимости от морфологии микроэлементов. Последняя может выступать как таксономический признак категорий вида, рода и имеет большое значение при выяснении разногенетической основы морфологически сходных форм.

Наблюдается единая эволюционная линия в микроструктуре скелета ранне- и позднепалеозойских ругоз. Микроэлементы изменялись от простых к сложным, усложнялось расположение трабекул в плоскости септальной пластинки. Например, у раннепалеозойских ругоз трабекулы были в основном простыми, а расположение их в осевой плоскости септы моноклиналиным. У раннепалеозойских ругоз не наблюдается пучкообразное расположение фибр по отношению к срединной плоскости септы. Фибры всегда параллельны между собой, независимо от их ориентации к выделяющей поверхности.

Интересно также отметить, что у раннепалеозойских ругоз встречаются виды, у которых в поперечном сечении септальной пластинки наблюдается темная срединная линия, а не трабекулярное тело (*Petrozium contortus* Sytova, *Cystiphalphyllum balkhaschicum* Sultanbekova, *C. kimi* Lavrusewitsh, *Helicelasma prisca* Sultanbekova). Структура скелета у них ламеллярная. Срединное трабекулярное тело отсутствует и у *Densiphyllidae*, имеющих фиброзный тип структуры скелета. Такие типы септ В. А. Сытова [13] называет бифильными (рис. 1, а, б). У позднепалеозойских ругоз аналогичные типы септ называются фибронормальными [15] (рис. 1, в), и происхождение срединной линии (трабекулярное или нетрабекулярное) остается пока неясным.

По отношению к фибронормальным септам Ильиной [4, 5] и другими исследователями доказывается трабекулярное происхождение темной срединной линии. Однако подобные выводы делать и в отношении раннепалеозойских видов с аналогичным строением септ, очевидно, нельзя. У раннепалеозойских ругоз в строении пластинчатой септы обычно принимают участие крупные трабекулы, облекающиеся ламеллярной склеренхимой. Именно крупные трабекулы и создавали прочность ске-

лета. Допускать, что у бифильных септ осевую плоскость также слагают мелкие трабекулы, не совсем логично. Например, у *Helicelasma prisca* [12] на ранней стадии роста толстые, плотно прилегающие друг к другу пластинчатые септы имеют бифильное строение. На поздней стадии роста бифильное строение не наблюдается, но хорошо видна трабекулярность септ, причем трабекулы крупные. В данном случае, как нам представляется, на ранней стадии роста у *H. prisca* в септальных складках для образования скелета достаточно было выделения обильной стереоплазмы без образования трабекул. И важным здесь является то, что такие септы в поперечном сечении имеют темную срединную линию. Таким образом, природа бифильных и фибронормальных септ требует дальнейшего изучения. Вполне можно допустить мысль, что у ругоз, особенно у раннепалеозойских, могли существовать формы, у которых вертикальные скелетные элементы строились либо ламеллярной, либо фиброзной тканью (*Densiphyllidae*) без образования трабекул на всех стадиях роста. Таким образом, изучение структуры скелета ругоз как отражения строения мягкого тела полипа играет также большую роль и в познании биологической основы вида.

Таким образом, микроструктура скелета ругоз является одним из таксономических критериев, необходимых для создания правильной системы ругоз. И мы далеки от понятия, что систему ругоз надо строить только по микроструктуре скелета, так как это приведет только к повторению ошибки Ван Хунция [18]. Необходим комплексный подход, и прежде всего изучение эволюции группы, которая должна базироваться на углубленном познании и раскрытии биологической основы вида. В этом нам поможет детальное исследование структуры скелета. Основными критериями при установлении родственности таксонов помимо морфологических средств должны быть микроструктурные сходства, онтогенетические связи, изменчивость вида (присутствие мутантных форм). Последнее нередко становится связующим звеном в филогении таксонов.

При исследовании структуры скелета раннепалеозойских ругоз Казахстана мы попытались проследить ее историческое развитие и выявить существующие закономерности [12]. Важным моментом в этом отношении следует признать характер кристаллизации. Давно установлено, что у раннепалеозойских ругоз было только два типа склеренхимы — ламеллярная и фиброзная (рис. 1, а, б). Именно эти два типа скелетной структуры и лежат в основе двух главных линий в эволюции ругоз. Для раннепалеозойских ругоз более характерен ламеллярный тип. Параллельно возникший фиброзный тип более широкого развития получил у позднепалеозойских ругоз. Поэтому, я полагаю, что характер склеренхимы является важным систематическим признаком, определяющим таксоны высокого ранга, возможно, подотряды.

Изучение разных вариантов взаимоотношений структурных элементов скелета (трабекулы, фибры), их морфогенеза на примере Казахстанского материала, с привлечением литературных данных, позволило нам выделить три типа микроструктуры скелета — ламеллотрабекулярный, фибротрабекулярный и кунгейофильный. Подробное описание их дано мной ранее [12].

Возвращаясь непосредственно к микроструктуре скелета древних стрептелазматид, хочу отметить следующее. На сегодняшний день отсутствует разработанная общепринятая терминология по микроструктуре скелета ругоз, что создает трудности у исследователей в однозначном понимании тех или иных употребляемых терминов. Поэтому мы будем придерживаться вышепредложенных терминов при рассмотрении структуры скелета древних стрептелазматидных ругоз.

Изучение коллекции шлифов по прибалтийским стрептелазматидам показало, что ордовикские стрептелазматиды имеют разную микроструктуру скелета. Например, у ордовикских *Streptelasma* («*Brachyelasma*» в старом понимании [6]) — *Brachyelasma oanduensis* Kaljo, *V. cylindricum* (Troedsson), *V. convaxa* Kaljo, *V. fervida* Kaljo — микроструктура скелета фибротрабекулярная. Не ясна структура скелета *V. duncani* Dybowski и *V. prima* (Wedekind), причем *V. concava*, *V. fervida*, *V. oanduensis* морфологически очень сходны и, возможно, являются представителями одного вида. Различия между ними в пределах внутривидовой изменчивости. Микроструктура скелета ордовикских стрептелазматид [7, 8] *Streptelasma* (*Kenophyllum*) *subcylindricum* Dybowski, *S. (Grewingia) europaeum hosholmense* Kaljo, *S. (Streptelasma) rusticum* Billings, *S. (Grewingia) europaeum europaeum* Roemer, *S. (Streptelasma) orientalis* Kaljo также фибротрабекулярная. У *S. (Streptelasma) rusticum* микроструктура почти ничем не отличается от микроструктуры скелета *Densiphyllum thomsoni* Dybowski. В работе Wang [18, табл. 5, фиг. 22], микроструктура *S. rusticum* показана так же как фибротрабекулярная. У *S. gigantea* Kaljo — структура скелета похожа на ламеллотрабекулярную. Просмотр шлифа типового вида *Kenophyllum subcylindricum* Dybowski показал ламеллотрабекулярный тип структуры скелета. Следует оговориться, что автор данной статьи [12, с. 47] ошибочно относил микроструктуру скелета *Kenophyllum* к фибротрабекулярному типу и связал эволюцию лландоверийских денсифиллид с указанным родом. *Kenophyllum*, имеющий ламеллотрабекулярный тип структуры скелета, в эволюции ругоз может рассматриваться как родоначальник таксонов с ламеллотрабекулярным типом структуры скелета. Следовательно, этот таксон не может относиться к семейству *Densiphyllidae* Dybowski, 1873.

С выводами Ю. Я. Латышова [10] о синонимичности *Bighornia* Duncan, *Bodophyllum* Neuman, *Dalmanophyllum* Lang et Smith, пожалуй, можно согласиться, хотя у *Bodophyllum* микроструктура неизвестна. У *Bighornia orvikii* Kaljo микроструктура скелета фибротрабекулярная. У *Dalmanophyllum dalmani* (Milne-Edwards et Haime), приводимого в работе Wang [18, табл. 5, фиг. 27], структура скелета также фибротрабекулярная.

Многими исследователями, как отмечает Латыпов [10, с. 55], высказывается мнение о родстве *Leolasma Kaljo* и *Kenophyllum Dybowski*. Латыпов, анализируя морфологические сходства представителей этих родов *L. pachycolumnaris* и *K. subcylindricum*, также приходит к аналогичному выводу и тем самым предлагает считать *Leolasma* младшим субъективным синонимом *Kenophyllum*. Просмотр шлифов указанных родов и изучение микроструктуры скелета показали обратную картину. У *L. reimani Kaljo* и *L. sociale Kaljo* микроструктура фибротрабекулярная, тогда как у *K. subcylindricum* ламеллотрабекулярная, как об этом уже было сказано выше. Следовательно, эти роды нельзя помещать в родственные линии, а морфологические сходства, отмечающиеся у представителей их, очевидно, можно объяснить явлениями гомеоморфии. Следует отметить, что Нейман [16], изучая стрептелазматид Скандинавии, не обращал внимания на микроструктуру их скелета. Таксоны, объединенные им в группы (семейство, род), вполне могут иметь разную структуру скелета, а соответственно и разную генетическую основу. Следовательно, мы не должны механически все древние ордовикские «*Brachyelasma*» относить к роду *Streptelasma*. Учитывая их морфологические и микроструктурные особенности, желательно для этой группы создать отдельный самостоятельный род.

Из всего сказанного следует, что систему древних диафрагматофорных ругоз, относимых к стрептелазматидам, правильнее строить по типам микроструктур с учетом всех морфологических особенностей, построенным отдельных филогенетических линий. В целом же изучение древних ордовикских ругоз как с пластинчатыми, так и с шиповидными септами согласно типам микроструктур (ламеллотрабекулярный, фибротрабекулярный) показало существование двух главных эволюционных линий. Представители первой линии (ламеллотрабекулярный тип) берут свое начало от таких форм, как *Primitophyllum*, *Kenophyllum*; представители второй линии (фибротрабекулярный тип) — от форм типа *Leolasma* и др. К сожалению, не удалось из-за плохой сохранности рассмотреть микроструктуру скелета *Lambeophyllum dybowski Kaljo*. Этот вид — один из древних представителей ругоз с пластинчатыми септами, и он имеет немаловажную роль в изучении эволюции ругоз. Б. Д. Вебби [19] из ордовикских известняков Нового Южного Уэльса описал род *Hillophyllum*, у представителей которого структура септ монакантинная. Этот род также является одной из предковых форм для колониальных ругоз с фибротрабекулярным типом структуры скелета.

Таким образом, у ордовикских видов ругоз существуют, с одной стороны, голакантинные и голапластинчатые септы, с другой стороны, монакантинные и монапластинчатые септы. По этим особенностям и выделены указанные типы микроструктур, но остается неизвестной их взаимосвязь: имеют ли они общего предка или возникли независимо друг от друга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ивановский А. В. Морфогенез септального аппарата ордовикских и силурийских ругоз // Новые данные по биостратиграфии нижнего палеозоя Сибирской платформы. М.: Наука, 1967. С. 117—143.
2. Ильина Т. Г. Типы микроструктуры ругоз и их эволюция // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46. Вып. 2. 140 с.
3. Ильина Т. Г. Морфогенез септального аппарата полициелин // Кораллы и рифы фанерозой СССР. М.: Наука, 1980. С. 148—156.
4. Ильина Т. Г. Историческое развитие кораллов. Подотряд *Polyscoellina* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 198. М.: Наука, 1984. 184 с.
5. Ильина Т. Г. Микро- и ультраструктура септ некоторых ругоз // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 81—83.
6. Кальо Д. Л. Некоторые новые и малоизвестные ругозы Прибалтики // Тр. Ин-та геол. АН ЭССР. Таллинн, 1958. Т. 3. С. 101—123.
7. Кальо Д. Л. К систематике рода *Streptelasma* Hall. Описание некоторых новых тетракораллов // Тр. Ин-та геол. АН ЭССР. Таллинн, 1958. Т. 2. С. 19—26.
8. Кальо Д. Л. Дополнение к изучению стрептелазматид ордовика Эстонии // Тр. Ин-та геол. АН ЭССР. Таллинн, 1961. Т. 6. С. 51—67.
9. Кадлец Н. М. Об онтогенезе ликофиллид (*Rugosa*) // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 61—64.
10. Латыпов Ю. Я. Одиночные диафрагматофорные кораллы Северной Азии. М.: Наука, 1982. 114 с.
11. Латыпов Ю. Я. Древнейшие одиночные кораллы и принципы их систематики. М.: Наука, 1984. 94 с.
12. Султанбекова Ж. С. Ругозы и биостратиграфия верхнего ордовика и нижнего силура. Алма-Ата: Наука, 1986. 122 с.
13. Сытова В. А., Улитина Л. М. Раннепалеозойские ругозы Монголии и Тувы. М.: Наука, 1983. 167 с.
14. Jell J. Septal microstructure and classification of the *Phillipsastraeidae* // Stratigraphy and Palaeontology: Essays in Honour of Dorothy Hill. Canberra, 1969. P. 50—73.
15. Kato M. Fine Skeletal Structures in *Rugosa*. // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. 1963. V. XI. P. 571—630.
16. Neuman B. Upper Ordovician streptelasmatid corals from Scandinavia // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala (N. S.). 1969. V. 1. № 70. 73 p.
17. Oekenthorp K. Microstructures of Palaeozoic corals // Древние Cnidaria. Т. I. Новосибирск: Наука, 1974. С. 14—19.

18. *Wang H. C.* A revision of the Zoantharia Rugosa in the light of their minute skeletal structures // Trans. Roy. Philos. Soc. London, 1950. V. 234. № 611. P. 175–246.
19. *Webby B. D.* The new Ordovician genus *Hillophyllum* and the early history of rugose corals with acanthine septa // *Lethaia*. 1971. V. 4. № 2. P. 153–168.

Институт геологических наук
АН КазССР, Алма-Ата

Поступила в редакцию
15.VIII.1989

SULTANBEKOVA Zh. S.

**THE SIGNIFICANCE OF SKELETAL MICROSTRUCTURE
FOR THE SYSTEMATICS OF THE OLDEST STREPTELASMATIDS (RUGOSA)**

The systematic position of some Ordovician streptelasmaticids is revised on the basis of features of the skeletal microstructure.