

Б. ПРЕОБРАЖЕНСКИЙ, Э. КЛААМАНН

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РОДАМИ

SARCINULA, CALAPOECIA и LYOPORA (TABULATA)

Представители родов *Sarcinula*, *Calapoecia* и *Lyopora* принадлежат к наиболее характерным табулятам среднего и верхнего ордовика северного полушария. Особенно широки ареалы распространения калапециид и сарцинулид: западное побережье Северной Америки, Европа, Восточная Сибирь, Казахстан, Китай, бассейн р. Колымы и Чукотский п-ов. Сравнительное изучение морфологии скелета этих кораллов по богатым коллекциям с Северо-Востока СССР, из Прибалтики и Скандинавии, а также критический пересмотр их типовых видов позволили авторам с новых позиций рассмотреть взаимоотношения между родами *Sarcinula*, *Calapoecia* и *Lyopora* и прийти к выводу о необходимости ревизии объема названных родов.

Авторы искренне признательны доктору В. Яануссону (Государственный музей истории природы, Стокгольм) за предоставленный топотипический материал *Lyopora favosa* из известняка Крайгхед Шотландии.

К роду *Sarcinula* Lamarck обычно относят кораллы, удовлетворяющие следующему диагнозу. Полипник массивный, вздутый или уплощенный, образован крупными цилиндрическими кораллитами, сообщаемыми друг с другом с помощью плоских горизонтальных полых пластин, в которые открываются венчики расположенных на одном уровне крупных пор, переходящих в поровые каналы. Пластины проходят поэтажно через всю колонию, как у современного коралла *Madrepora organum*. Септальный аппарат представлен зазубренными септами или рядами шипов, которым за пределами кораллитов соответствуют их «экстра-текальные продолжения». Следует, однако, отметить, что как септальные образования, так и их «экстра-текальные продолжения» полностью отсутствуют в тех местах, где кораллиты свободны от соединительных образований. Между рядами септальных элементов горизонтальными венчиками размещаются крупные круглые или овальные поры, переходящие в ореол поровых каналов, которые открываются в полость соединительной пластины.

Для рода *Calapoecia* Billings характерны выпуклые и полусферические полипники, образованные более или менее тесно сближенными субцилиндрическими или призматическими кораллитами, радиально расходящимися от довольно широкого основания колонии. Стенка кораллитов состоит из слившихся септальных клиньев, между которыми располагаются ориентированные в вертикальные ряды и горизонтальные венчики крупные поры, в результате чего стенка имеет решетчатое строение.

Согласно Б. С. Соколову (1955, с. 212), основные различия между родами *Calapoecia* и *Sarcinula* заключаются в следующем: «Эти роды сильно отличаются по строению кораллитов — резко обособленных и покрытых эпитекой у *Sarcinula* и характеризующихся решетчатой стенкой, намеченной лишь изолированными септальными трабекулами у *Calapoecia*; по характеру развития септального аппарата — хорошо выраженного внутриващечного и экстратекального у *Sarcinula* и только чашечного, представленного шипами у *Calapoecia*». И далее «... по характеру цененхимальных образований — всегда имеющих вид пластин у *Sarcinula* и совершенно сливающихся в цененхимальную массу у *Calapoecia*». Рассмотрим подробнее характер этих отличий.

1. Строение кораллитов. Кораллиты *Sarcinula* резко обособлены, покрыты эпитекой; расположение кораллитов *Calapoecia* компактное, стенка решетчатая, сложена из септальных трабекул. Отсутствие эпитекального слоя в строении стенки кораллитов у рода *Calapoecia*, как и у некоторых других родов табулятоморфных кораллов, на наш взгляд, является следствием предельного уплотнения колонии и поэтому не может служить признаком для разделения крупных таксонов. Наиболее уплотненные колонии сарцинул также имеют кораллиты, почти лишенные эпитекального слоя. То же самое можно сказать и о представителях некоторых других родов, обладающих изменчивым по компактности строением полиняка, например, о родах *Vacuopora* Sokolov et Tesakov, *Tollina* Sokolov.

2. Септальные образования. У рода *Calapoecia* септальный аппарат представлен 20—22 пластинами клиновидного очертания, расщепленными на шипы; между ними вертикальными рядами и горизонтальными венчиками располагаются поры, открывающиеся в губчатую цененхиму или непосредственно в соседний кораллит. У рода *Sarcinula* септальный аппарат устроен аналогичным образом, но стенки соседних поровых каналов, открывающихся в соединительные пластины, при своем слиянии образуют расходящиеся радиальные ореолы, принимаемые обычно за экстратекальные продолжения септ. При этом характерно, что на участках, где кораллиты свободны от соединительных пластин, а следовательно, и от поровых каналов, экстратекальные септальные образования также отсутствуют. Вполне понятно, что они являются элементом соединительных образований. В пользу этого свидетельствует и наличие внутри них темных швов, образовавшихся в результате слияния стенок соседних поровых каналов.

3. Характер цененхимальных образований — единственное принципиальное основание для разграничения обоих родов.

Большинство исследователей считают, что *Calapoecia* и *Sarcinula* следует относить к различным семействам. Разбор таксономических признаков приводит во всяком случае к выводу о том, что все различия между рассматриваемыми родами обусловлены неодинаковым строением цененхимальной ткани: расслоенной у *Sarcinula* и губчатой у *Calapoecia*. Недооценка этого различия и привела к тому, что род *Calapoecia* в современном понимании представляется явно неоднородным, т. к. объединяет в себе морфологически различные формы.

Все представители рода *Calapoecia*, описанные в литературе, могут быть разделены на две резко различные по строению группы.

1) Для группы «*Calapoecia anticostiensis*» характерны горизонтальное расслоение соединительной ткани, участками сарцинулоидного строения, и хорошо развитые септальные образования, имеющие «экстратекальные продолжения». Отличие от типичных *Sarcinula* заключается в более сильном уплотнении колонии и в предельном сближении горизон-

тальных соединительных пластин, обусловивших исчезновение эпитеки у кораллитов. Все это свидетельствует о том, что группа, несомненно, генетически близка к сарцинулидам. Именно из этой группы Г. Линдстрем (Lindström, 1883) избрал типовой вид для рода *Calapoecia* — *C. anticostiensis* Billings, 1865.

2) Для группы «*Calapoecia canadensis*» свойственно губчатое строение соединительной ткани между кораллитами, которая у некоторых представителей группы очень слабо развита. Строение стенки сетчатое, септальные образования развиты в виде вертикальных рядов острых шипов. Эпитека полностью отсутствует. Из этой группы С. Миллер (Miller, 1889), изучивший коллекцию Е. Биллингса, предложил принять в качестве типового вида рода *Calapoecia* — *C. canadensis* Billings, 1865.

На родственность («конгенерность» по Е. Биллингсу) *Calapoecia anticostiensis* и *Sarcinula organum* указывал еще сам Е. Биллингс (Billings, 1865). Позднее Х. Никольсон (Nicholson, 1879) также отметил полную самостоятельность *C. anticostiensis* и резкое отличие его от *C. canadensis* и других родственных последнему видов. Это же обстоятельство особо подчеркивал И. Кокс (Cox, 1936), проводивший ревизию рода *Calapoecia*. Однако наиболее веским аргументом в пользу родства калапещид группы «*C. anticostiensis*» и сарцинул служат последние находки сирингофиллид на Северо-Востоке СССР. В сборах из одних и тех же слоев там встречаются типичные представители *Calapoecia anticostiensis* и виды, характеризующиеся одновременно признаками типичных *Sarcinula* и *Calapoecia anticostiensis*. Из этого можно заключить, что валидный типовой вид рода *Calapoecia* должен быть отнесен к сарцинулидам (семейство Syringophyllidae), хотя такой вывод в известной мере противоречит тому содержанию, которое вкладывал в понимание рода *Calapoecia* Е. Биллингс и все последующие исследователи.

Из всего сказанного следует, что если *Calapoecia anticostiensis* (тип рода) отвечает диагнозу семейства Syringophyllidae, то сам род *Calapoecia* должен стать равноправным членом этого семейства. Но этот вывод будет справедлив лишь для первой группы — «*C. anticostiensis*». Вторая группа — «*C. canadensis*» — отвечает диагнозу семейства Calapoeciidae Radugin (Радугин, 1938), однако, потеряв свой типовой вид, перешедший в состав сирингофиллид, она теряет право носить родовое

Таблица I

Sarcinula lata Sokolov

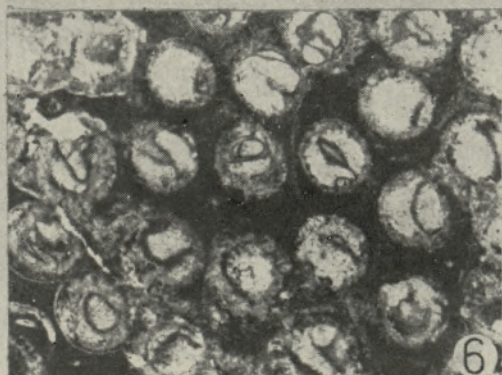
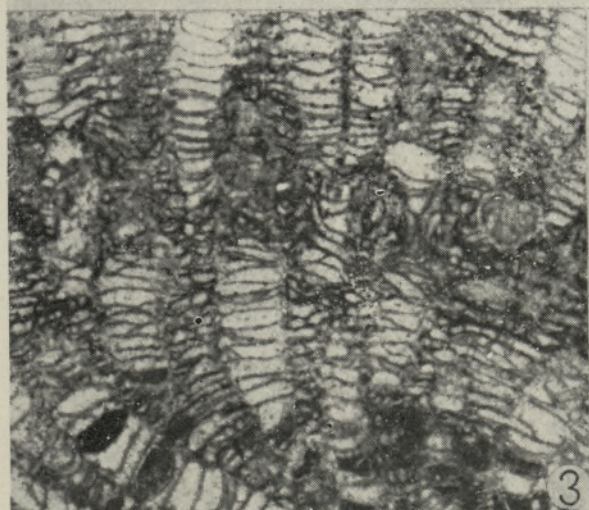
Фиг. 1, 2. Со 2003. ×5. Если поперечный разрез (1) проходит по уровню соединительных пластин, хорошо видны «экстратекальные септы», если между ними (левый верхний угол) — то их нет. Продольный разрез (2) показывает свойственное для *Sarcinula* расположение полых соединительных пластин этажами, между которыми остаются пустые пространства.

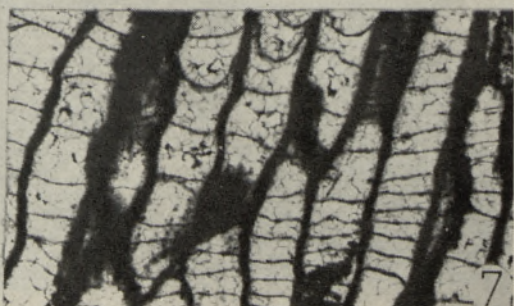
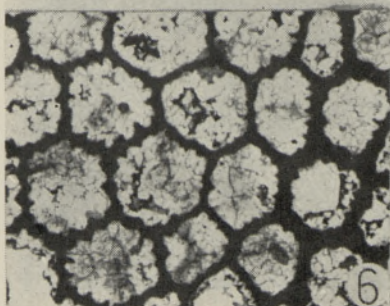
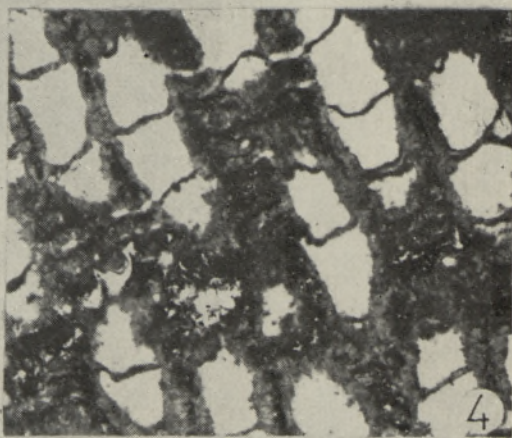
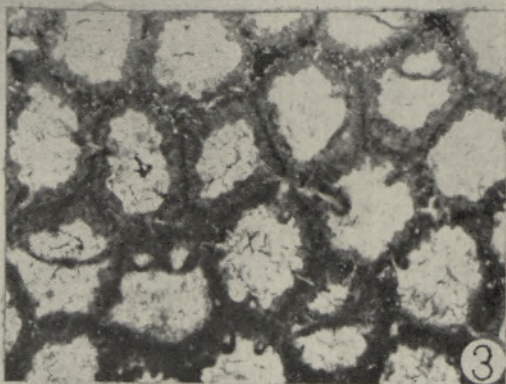
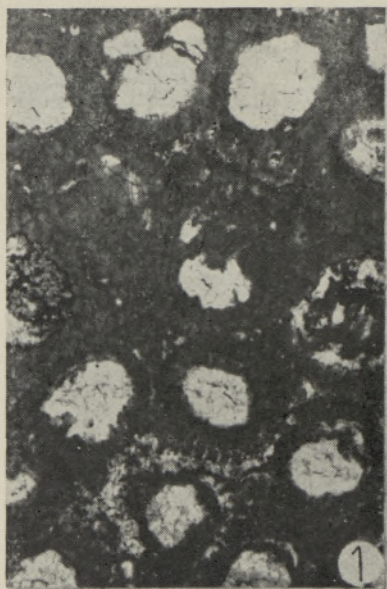
Эстония, каменоломня Нийби. Верхний ордовик, вормсиский горизонт. Коллекция Э. Клааманна.

Calapoecia anticostiensis Billings

Фиг. 3—6. Экз. 276-1. ×5. Продольный разрез (3) показывает предельно уплотненный участок колонии, сохраняющий, однако, многие сарцинулоидные черты. В поперечном срезе, проходящем на уровне соединительной пластины (4, центр), стенка кораллитов распадается на клинья; в другом срезе (5) заметен шов внутри стенок поровых каналов, открывающихся в соединительные пластины («экстратекальные септы»). Поперечный срез (6, экз. 276-10) прошел там, где нет соединительных пластин. Поэтому и «экстратекальные септы» отсутствуют.

Все экземпляры, изображенные на фиг. 3—6, происходят из ашгилльского яруса: ирюдийская свита, тирехтяхский горизонт. Бассейн р. Колымы, речка Ирюди, правый приток р. Ясачной. Коллекция Б. Преображенского, 1961.





имя «*Calapoecia*». Поэтому указанную группу видов следует выделить в особый род в составе семейства *Calapoeciidae* Raduguin. В связи с этим рассмотрим взаимоотношения группы «*C. canadensis*» и рода *Lyopora*.

Представления о роде *Lyopora* основываются на кратком описании и схематическом рисунке *Palaeopora favosa*, помещенных в работах Ф. Мэк Кой (McCoy, 1850, 1851). На этом материале Х. Никольсон и Р. Эзеридж (Nicholson, Etheridge, 1878) установили род *Lyopora*, для которого считали характерными следующие признаки: в различной степени плотная кустистая или массивная колония, почти трубчатые или полигональные, необычно толстостенные кораллиты, более или менее слившиеся друг с другом; отсутствие соединительных образований и наличие толстых, сравнительно редких днищ. В последние десятилетия на основе изучения прибалтийского материала диагноз *Lyopora* был дополнен еще такими характерными чертами, как полное отсутствие цененхимальной ткани и наличие случайных межтрабекулярных просветов (Соколов 1951, 1955, 1962). Таким образом, к настоящему времени укоренилось представление о лиопоридах как о типичных инкоммуникатных кораллах, образующих самостоятельное подсемейство в составе отряда Lichenariida. Останемся на этой точке зрения подробнее.

Уже в первоописании *Palaeopora favosa*, избранного позднее в качестве типового вида для рода *Lyopora*, Ф. Мэк Кой отметил присутствие полигональных промежуточных трубок в стенках кораллитов (McCoy, 1851, табл. Ic, фиг. 36, 3a). Исследования Х. Никольсона и Р. Эзериджа (Nicholson, Etheridge, 1878) этого не подтвердили. Однако Г. Линдстрем (Angelin, Lindström, 1880) опять вполне определенно говорит о соединительных образованиях, наличие которых послужило ему основанием для полной идентификации *Lyopora* и *Calapoecia*. Позднее Д. Хилл (Hill, 1953), изучавшая лиопоры Скандинавии и Англии, опубликовала целый ряд фотографий, не оставляющих сомнения в том, что стенки кораллитов *Lyopora* действительно пронизаны многочисленными порами, ориентированными в правильные этажи (см. табл. II, фиг. 5 настоящей работы). На этом основании род *Lyopora* был причислен Д. Хилл к калапецидам.

Обоснованность такого заключения была подтверждена нашими исследованиями топотипического материала *Lyopora favosa* из известняка Крайгхед Шотландии и по всем деталям идентичного с ним мате-

Таблица II

Lyopora favosa (McCoy)

Фиг. 1, 2. Сп 44687. Шотландия, Гирван. Средний ордовик, известняк Крайгхед. Поперечный и продольный разрезы. $\times 5$. Коллекция Государственного музея истории природы, Стокгольм.

В процессе перекристаллизации скелетного вещества стенки сильно утолщены и охватывают также окружающую первоначально кораллиты узкую зону цененхимальной ткани. Поры почти полностью заполнены вторичным минеральным веществом.

Фиг. 3, 4. Сп 57205. Норвегия, Хельгейа, Бергвика. Каменоломня в рифе известняка Мьёза. Средний ордовик. Поперечный и продольный разрезы. $\times 5$. Коллекция В. Яанусона.

Фиг. 5. Экземпляр из того же местонахождения (Hill, 1953). Продольный разрез. $\times 5$. Отчетливо видны поры, пронизывающие этажами стенки кораллитов.

«*Lyopora*» *tulaensis* Sokolov

Фиг. 6, 7. Со 1844. Эстония, Вазалемма. Средний ордовик, оандуский горизонт. Поперечный и продольный разрезы. $\times 5$. Коллекция Э. Клааманна.

Соединительные образования полностью отсутствуют.

риала из среднеордовикского известняка Мьёза Скандинавии. Сделанные шлифы отчетливо показали принадлежность типового вида лиопор к коммуникатным табулятам, поскольку стенки его кораллитов густо перфорированы. Строгое расположение пор этажами, плотно примыкающими друг к другу, исключает возможность того, что в данном случае мы имеем дело со случайными просветами в стенке кораллитов. Есть и еще одна важная деталь: на участках полипняка, где контуры кораллитов округляются, вокруг них наблюдается узкая зона (не более 0,5 мм) цененхимальной ткани. При достаточно сильной перекристаллизации материала она становится нечеткой и может быть принята за внешний слой стенки. В этих же местах поры нередко полностью заполнены вторичным минеральным веществом. По этой причине истинные признаки *Lyopora* и остались для многих исследователей неразгаданными.

Из предыдущего разбора вытекает, что типовой вид лиопор не обнаруживает сколько-нибудь принципиальных морфологических отличий от калапециид. По особенностям строения скелета он вполне обоснованно может быть рассмотрен как типичный представитель группы «*Calapoecia canadensis*» со слабым развитием промежуточной ткани, особенно сильно напоминающий *C. coxi* (Bassler, 1950; с. 276, табл. 20, фиг. 5, 6; табл. 17, фиг. 20). С переводом *Lyopora favosa* (типового вида *Lyopora*) в состав группы «*Calapoecia canadensis*» отпадает необходимость во введении нового родового названия для обозначения этой группы, т. к. на нее автоматически распространяется название *Lyopora*. В связи с этим уже попавшее в литературу название «*Coxia*» должно быть аннулировано. Что касается некоторых других форм, описанных в литературе как лиопоры, но не имеющих ни соединительных образований, ни цененхимальной ткани (*L. tulaensis* Sokolov из Прибалтики, *L. unica* Vondarenko из Казахстана и др.), то их следовало бы выделить либо в новый род в составе отряда Lichenariida, либо причислить к роду *Saffordophyllum*. Для представителей именно этой группы характерно закономерное развитие структуры стенок кораллитов в последовательности стадий *Lichenaria* — *Nyctopora* — *Lyopora* (Bassler, 1950; Hill, 1953), установленное этими исследователями при наблюдении роста полипняков. Мнение о том, что в конечном счете это развитие могло бы привести к возникновению настоящей калапециевой структуры, нашими материалами не подтверждается.

На основе всего изложенного выше авторы представляют таксономию и видовой состав рассмотренных родов следующим образом.

СЕМЕЙСТВО SYRINGOPHYLLIDAE РОСТА, 1902.

Род *Sarcinula* (типовой вид *Madrepora organum*) — *Sarcinula lata* Sokolov, *S. organum* (Linnaeus), *S. partita* Sokolov, *S. rakverense* Sokolov, *S. venusta* Sokolov.

Род *Calapoecia* (типовой вид *Calapoecia anticostiensis*); кроме типового вида, сюда следует включить *C. arctica* Troedsson, *C. borealis* [изображен Г. Трудссоном (Troedsson, 1928, табл. 37 и 38)]; *Sarcinula luhai* Sokolov, *Calapoecia ungava* Cox.

СЕМЕЙСТВО CALAPOECIIDAE RADUGUIN, 1938.

Род *Lyopora* (типовой вид *Palaeopora favosa*) — *Calapoecia altaica* Dziubo, *C. borealis* Whitfield, *C. canadensis* Billings, *C. cosvaensis* Ivanov, *C. coxi* Bassler, *Lyopora favosa* (McCoy), *Calapoecia huronensis* Billings.

Из рода *Lyopora* следует исключить (вероятнее всего — отнести к семейству Billingsariidae Okulitch, 1936) *Lyopora tulaensis* Sokolov, *L. crassa* Sokolov et Tesakov, *L. polygonalis* Bondarenko, *L. tenuis* Hill, *L. unica* Bondarenko, *L. sueta* Poltavzeva, *L. dentata* Poltavzeva.

Проведенная ревизия позволяет считать вполне вероятным родство родов *Sarcinula*, *Calapoecia* и *Lyopora*. Возможно, что между ними могли существовать взаимные переходы. Не исключено, что одним из таких звеньев в цепи переходов и был род *Calapoecia*. Вероятно, развитие ряда *Lyopora* — *Calapoecia* — *Sarcinula* шло по линии разуплотнения полипняка и расслоения цененхимальной ткани с образованием отдельных пластин. Родиной этого ряда была Северо-Американская провинция, откуда его представители мигрировали в западном направлении. В процессе миграции происходило развитие форм; формы со свободным строением полипняка в пространстве и во времени сменялись все менее компактными. Это видно из факта различного стратиграфического и географического распространения этих родов. Так, если *Lyopora* в Северной Америке встречается очень часто начиная со среднего ордовика, то на территории Азии он присутствует лишь в редких разрозненных местонахождениях из отложений верхнего ордовика, а уже в Прибалтике он совершенно не известен. Род *Calapoecia*, наиболее обычный в Северной Америке, Гренландии и Восточной Азии, постепенно сокращается в количественном отношении при движении на запад и уже в Прибалтике ему на смену приходит род *Sarcinula*, хотя изредка представители рода *Calapoecia* здесь еще встречаются. Такой миграцией, возможно, и объясняется постепенное замещение лиопор сирингофиллидами с востока на запад и снизу вверх по разрезу.

ЛИТЕРАТУРА

- Радугин К. В. 1938. Некоторые целентераты из нижнего силура Горной Шории. Матер. по геол. Зап.-Сиб. края, № 37.
- Соколов Б. С. 1951. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. I. Ордовик западного Урала и Прибалтики. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., 48.
- Соколов Б. С. 1955. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят (с характеристикой морфологически близких групп). Тр. ВНИГРИ, нов. сер., 85.
- Соколов Б. С. 1962. Подкласс Tabulata. Табуляты. В кн.: Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М.
- Angelin N., Lindström G. 1880. Fragmenta Silurica. Stockholm.
- Bassler R. 1950. Faunal lists and descriptions of Paleozoic corals. Mem. Geol. Soc. Amer., 44. Baltimore.
- Billings E. 1865. Notice on some new genera and species of Palaeozoic fossils. Canad. Nat. Geol., n. ser., 2.
- Cox I. 1936. Revision of the genus *Calapoecia* Billings. Nat. Mus. Canada, 80, Geol. Ser., No. 53.
- Hill D. 1953. The Middle Ordovician of the Oslo Region, Norway. 2. Some Rugose and Tabulate Corals. Norsk geol. tidsskr., 31.
- Lindström G. 1883. Index to the generic names applied to the Corals of the Palaeozoic formation. Bihang K. Svensk. Vet. Akad. Handl., 8(a).
- McCoy F. 1850. On some new genera and species of Silurian Radiata in the collection of the University of Cambridge. Ann. Mag. Natur. Hist., ser. 2, 6.
- McCoy F. 1851—1855. Systematic description of the British Palaeozoic Fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. In: Sedgwick A. Synopsis of the classification of the British Palaeozoic rocks, IV, X. London and Cambridge.
- Miller S. 1889. North American Geology and Palaeontology. Cincinnati.
- Nicholson H. 1879. On the structure and affinities of the Tabulate Corals of the Palaeozoic period. London.
- Nicholson H., Etheridge R. 1878. A monograph of the Silurian fossils of the Girvan District in Ayrshire. I. Edinburgh, London.

Troedsson G. 1928. On the Middle and Upper Ordovician faunas of Northern Greenland. Pt. II. Medd. Groenland, 72. København.

Институт биологии моря
ДВНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
11/X 1974

Институт геологии
Академии наук Эстонской ССР

B. PREOBRAZENSKI, E. KLAAMANN

PEREKONDADE *SARCINULA*, *CALAPOECIA* JA *LYOPORA*
(TABULATA) VASTASTIKUSED SUHTED

Genotüüpide võrdleva uurimise tulemusena jõutakse järeldusele, et perekond *Calapoecia* pole morfoloogiliselt ega geneetiliselt ühtne. Autorid käsitlevad *Calapoecia*'na ainult «*Calapoecia anticostiensis*'e» grupi liike, millede hulka kuulub ka 1883. a. G. Lindströmi poolt valitud genolektotüüp. Ülejäänud *Calapoecia* liigid («*C. canadensis*'e» grupp) loetakse perekonda *Lyopora*, sest nende ja *Lyopora* genotüübi *L. favosa* vahel ei ole printsiipiaalseid morfoloogilisi erinevusi. Topotüüpiliste *L. favosa* eksemplaride uurimine kinnitas, et ettekujutus nende inkommunikaatsest loomusest on ekslik. Küll kuuluvad aga inkommunikaatsete tabulaatide hulka nõukogude paleontoloogilises kirjanduses *Lyopora* nime all käsitletud korallid (*L. tulaensis* jt.), mida oleks õigem lugeda kas uude perekonda või ühendada perekonnaga *Saffordophyllum*.

Peetakse tõenäoliseks, et perekonnad *Lyopora*, *Calapoecia* ja *Sarcinula* moodustavad ühtse geneetilise rea, milles areng on kulgenud tsönehüümi kihistumise suunas.

B. PREOBRAZHENSKY, E. KLAAMANN

RELATIONS BETWEEN THE GENERA *SARCINULA*,
CALAPOECIA AND *LYOPORA* (TABULATA)

The authors conclude that in its present conception the genus *Calapoecia* is heterogeneous both morphologically and genetically. The species of the *Calapoecia anticostiensis* group are similar to Sarcinulids. Characteristically, both display horizontally stratified connecting tissue and well-developed septae with extrathecal connections. Namely this species group comprises the valid genotype of *Calapoecia*. *Calapoecia* and *Sarcinula* are included into the family Syringophyllidae Pošta, 1902. The species of the other group, *Calapoecia canadensis* are characterized by spongy coenenchymal tissue between corallites, perforated corallite walls and sharp septal spinules arranged into vertical rows. The genotype of the genus *Lyopora* (*L. favosa*) is a typical representative of the *Calapoecia canadensis* group and the fact automatically extends the generic name *Lyopora* to cover also the mentioned group. In this consideration the genus *Lyopora* belongs into the family Calapoeciidae Raduguin, 1938. The species presented in Soviet palaeontological literature under the name of *Lyopora* belong to incommunicated tabulates and a new family or they might belong to the family *Saffordophyllum*.

Obviously the genera *Lyopora*, *Calapoecia* and *Sarcinula* form a homogeneous evolutionary lineage with development towards less compact colonies.