

В.И. Полетаев

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ НЕКОТОРЫХ РОДОВ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ СПИРИФЕРИД ПАЛЕОТЕТИСА

V.I. Poletaev

GENERAL STAGES OF THE EVOLUTION OF THE INNER STRUCTURE OF SOME CARBONIFEROUS SPIRIFERID GENERA FROM PALEOTHETYS

Простежені найважливіші зміни у будові головним чином внутрішніх структур деяких спіриферид Палеотетиса протягом карбонового часу: поява поперечних борозенок на поверхні черевної ареї; поява і розвиток васкулярної системи; редукція поля оваріальних відбитків та еволюція зубних пластин тощо. На цій основі зроблено припущення про філогенетичний зв'язок деяких родів кам'яновугільних спіриферид та розглянуто головні рубежі зміни систематичного складу спіриферид карбону Палеотетиса.
Ключові слова: еволюція, внутрішня будова, спіриферида, карбон, Палеотетис.

Прослежены самые важные изменения в строении главным образом внутренних структур некоторых спириферид Палеотетиса в течение каменноугольного периода: появление поперечных бороздок на поверхности брюшной ареи; появление и развитие васкулярной системы; редукция поля оварияльных отпечатков; эволюция зубных пластин и др. На этом основании сделано предположение о филогенетических связях некоторых родов и рассмотрены основные рубежи смены систематического состава каменноугольных спириферид Палеотетиса.

Ключевые слова: эволюция, внутреннее строение, спирифериды, карбон, Палеотетис.

The main changes of the inner structure of some spiriferid genera from Paleothetis in Carboniferous time were investigated: these were an appearance of the cross fissures on the area of pedical valve; appearance and evolution of the vascular system; reduction of the field of ovarian pits and evolution of the tooth plates and other. On that base the assumption about hypothetical phylogenesis of the some Carboniferous spiriferid genera was done and the general borders where the Carboniferous spiriferid system was changed were observed.

Key words: evolution, inner structure, spiriferids, Carboniferous, Paleothetys.

Исследователи ископаемых брахиопод всегда уделяли особое внимание признакам внутреннего строения раковин, поскольку было отмечено, что они менее лабильны, чем изменчивые внешние признаки створок. Относительная устойчивость первых при разнообразии вторых позволяла объединять различные формы с общим внутренним строением в роды, семейства и т. д. Хотя следует заметить, что характер и степень развития структур, определяющих форму и орнаментацию раковин, также используется для объединения форм, обладающих общими признаками, в таксоны часто даже более высокого ранга, чем род. Для спириферид это такие признаки, как характер ареи, ее соотношение с шириной раковины, тип ребристости, ее полное или частичное отсутствие, микроскульптура и др. Последовательное накопление фактических материалов совместно с модернизацией методов и технических средств изучения брахиопод

значительно расширили набор признаков внутреннего строения раковин и структур, используемых сейчас в качестве диагностических для отдельных родов. В частности, если для спириферид первоначально учитывались лишь скелетные элементы строения апикального аппарата (зубные пластины, септы, круры), относительно легко обнаруживаемые при шлифовке макушек, то уже с середины прошлого века в диагностике и систематике стали использовать такие трудно или редко наблюдаемые признаки, как отпечатки мягких органов или органелл на внутренней поверхности створок. К последним относятся мускульные отпечатки, следы васкулярной (сосудистой) и оварияльной (генитальной) систем, видимые на поверхности внутренних ядер раковин или внутренней поверхности створок. Несмотря на отрывочность отдельных свидетельств о характерных особенностях названных систем, в сумме эти данные позволяют по-

лучить для некоторых групп европейских спириферид довольно полную картину их эволюции на протяжении каменноугольного периода и на этом основании сделать предположения о филогенетических связях ряда родов. В частности, тех родов, корневым или предковым для которых, по мнению автора, является род *Unispirifer* Campbell.

В данной статье рассматривается только часть представителей надсемейства Spiriferoidea, относящихся в рамках современной систематики к семействам Spiriferidae, Angiospiriferidae, Trigonotretidae и Spiriferellidae. Все они унаследовали от предковых девонских спириферид генитальную систему в виде многочисленных овариальных ямок на внутренней поверхности брюшной створки либо только на некоторой части ее. В целом такая генитальная система оказалась очень устойчивой. Изменения в ней коснулись лишь представителей подсемейств Angiospiriferinae и Choristitinae. Что касается васкулярной системы представителей отряда Spiriferida, то ее простейший вариант в виде линейных следов на внутренней поверхности брюшной створки, радиально расходящихся от макушки (тип *pinnata*), впервые зафиксирован у некоторых раннекаменноугольных представителей семейств Martiniidae (род *Martinia* McCoy) и Brachythyrididae (род *Brachythyris* McCoy). В среднем и позднем карбоне васкулярная система мартиниид значительно усложнилась (роды *Tiramnia* Grunt, *Jilinmartinia* Li et Gu и др.). Начало эволюции сосудистой и генитальной систем спириферид приурочено к середине визейского времени, а расцвет – к среднему и позднему карбону. С появлением усложненной васкулярной системы связано выделение подсемейства Angiospiriferinae [4]. Развитие в позднем серпухове у части ангиоспириферид характерных для хориститов субпараллельных брюшных админикул определило выделение подсемейства Choristitinae и отчасти облик комплекса спириферид, процветавших в среднем и позднем карбоне Палеотетиса. Становление рамиформной (ветвистой), ретикулянтной (сетчатой), а затем и более сложной системы васкуляров у части представителей семейства Spiriferidae (хориститов и брахитирин) одновременно сопровождалось редукцией области, занимаемой генитальной системой. В целом, на протяжении камен-

ноугольного периода можно выделить ряд возрастных уровней, на которых произошли наиболее существенные необратимые изменения внешних признаков, а также внутреннего строения отдельных ветвей спириферид, которые отразили их эволюцию и определили построение системы (рис. 1).

Первым наиболее существенным эволюционным изменением строения раковин спириферид, произошедшим вблизи рубежа девона и карбона, является появление у большинства каменноугольных спириферов поперечных желобков на поверхности ареи, которые отсутствовали у силурийских и девонских спириферид. В карбоне «гладкоарейными» спириферидами остаются представители надсемейств Martinioidea, Reticularioidea и семейства Ambocoelioidae. Появление желобков на арее спириферид связывают с изменением способа прикрепления раковин к грунту – переходом от крепления ножкой, проходящей через треугольное отверстие в арее брюшной створки (дельтирий), к креплению всей ареи к поверхности субстрата биссусом (расщепившейся на отдельные нити ножкой?) [1, рис. 18] (табл. I, фиг. 2а). Однако, в отличие от Е.А. Ивановой, мне представляется, что нити биссуса отходили не от боковых краев ареи, а располагались равномерно вдоль всего смычного края ареи (табл.1, фиг. 2б) аналогично характерному ряду игл вдоль внешнего края брюшной ареи хонетид и некоторых продуктид. Таким способом улучшалось сцепление с грунтом, что позволяло достаточно крупным и толстостенным раковинам не лежать на грунте, а сохранять, по-видимому, биологически более выгодное субвертикальное положение. Кроме того, места предполагаемого крепления биссуса на смычном крае брюшной ареи отмечены мелкими бугорками или «зубчиками», которые входили в ямки того же размера на краю спинной ареи, образуя так называемое «двойное сочленение» [2] (табл. I, фиг. 1). Очевидно, что взаимная фиксация створок таким образом значительно улучшается. У некоторых представителей семейств Imbrexiidae и Trigonotretidae ножка функционировала лишь на ранней стадии онтогенеза, а затем постепенно атрофировалась, но при этом дельтирий оставался прикрытым. Закрыванию дельтирия способствовало либо разрастание в макушке вторичного

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ НЕКОТОРЫХ РОДОВ...

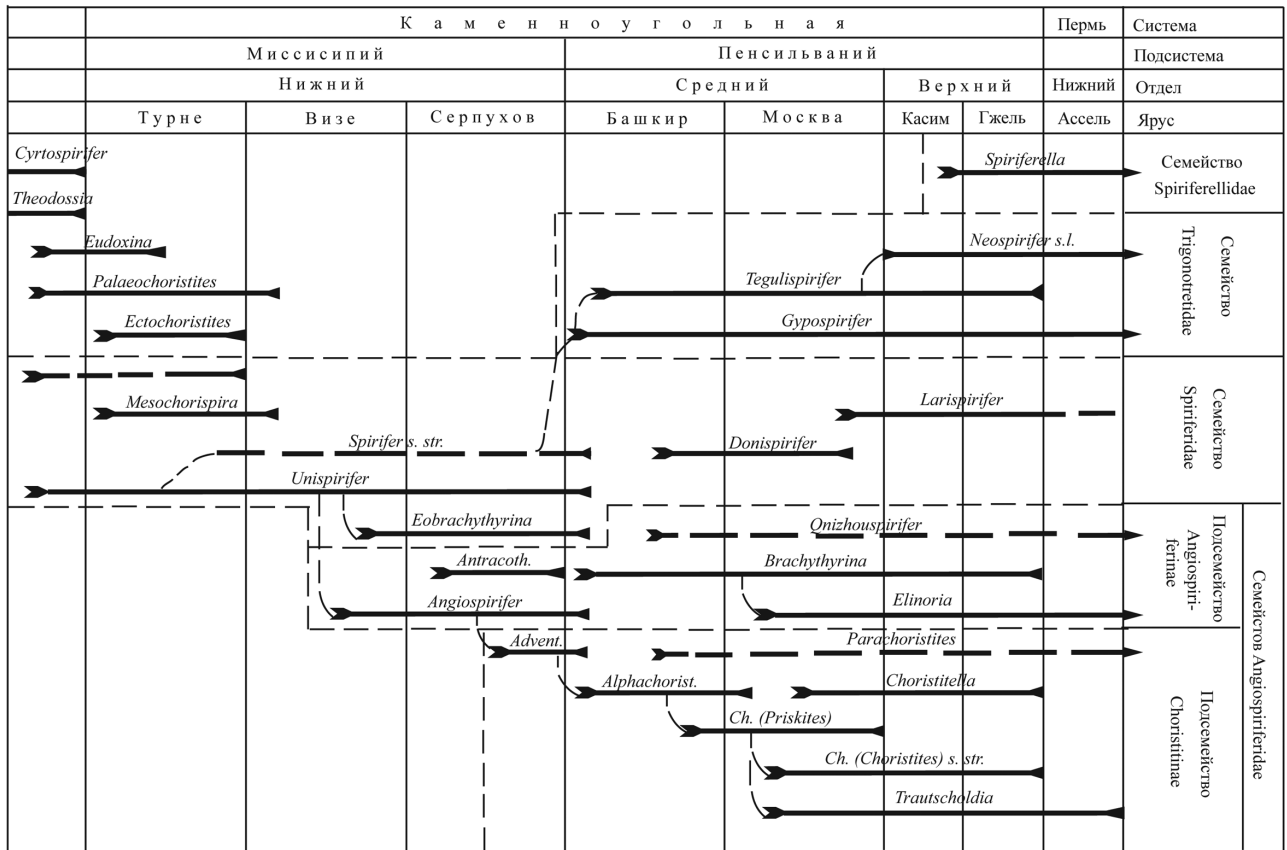


Рис. 1. Основные этапы эволюции и предполагаемые филогенетические связи некоторых родов каменноугольных спириферид Палеотетиса

слоя раковины (каллус), либо появление пачки относительно свободных пластинок, прикрывающих дельтирий снаружи (стегидий). Последний иногда непосредственно обнаруживается при пришлифовке макушек брюшных створок. Чаще на его присутствие указывает наличие неглубоких борозд вдоль зубного края внешней поверхности дельтириальных килей, в которые упирались боковые края пачки стегидиальных пластин. У хориститин при отсутствии ножки, стегидия и редукции дельтириальных килей отверстие дельтирия закрывалось, очевидно, за счет сильного утолщения сближенных и субпараллельных брюшных админикул.

Следующим заметным уровнем изменения систематического состава каменноугольных спириферид является конец турнейского и начало визейского ярусов, отмеченные не столько возникновением новых, сколько исчезновением ряда характерных турнейских родов, часть которых появилась еще в конце девона. Наиболее характерны здесь роды *Atylephorus* Sartenaer, *Palaeochoristites* Sokolskaya, *Mesochorispira* Carter (рис. 1). Однако род

Unispirifer Campbell, первые представители которого известны в Европе с этреньского времени, преодолел рассматриваемый рубеж, расселился вплоть до Австралии и успешно развивался далее, сформировав в европейских бассейнах цепочку видов, последний из которых прекратил существование в раннебашкирское время. По нашему мнению, род *Unispirifer* Campbell является, как бы стержневым для раннекаменноугольных (миссисипских) Spiriferidae.

В середине визейского века отмечается новый важный этап эволюции спириферид. Если верно наше предположение относительно роли рода *Unispirifer* в филогении миссисипских спириферид карбона Палеотетиса, то в середине визе именно у части его представителей стал неустойчивым такой прежде стабильный признак, как развитие зубных пластин. У одних видов зубные пластины полностью редуцировались, и возник род *Eobrachythyrina* Poletaev et Lazarev, просуществовавший до конца миссисипия, а у других (группа «*Spirifer trigonalis*») появилась очень важная особенность внутреннего строения – система мантийных сосудов

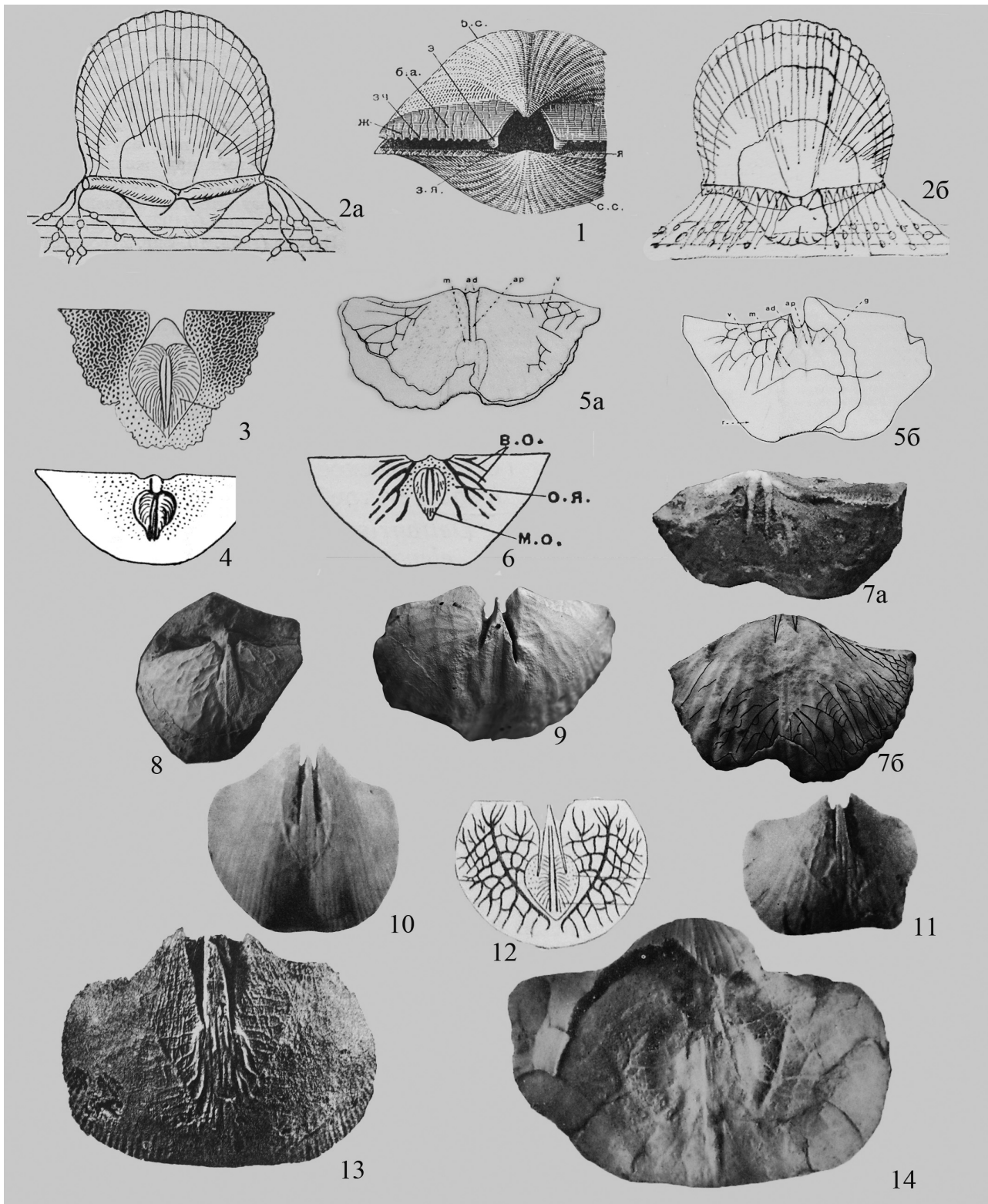


Таблица I

Фиг. 1 *Choristites* sp., вид с макушки (б.с. – брюшная створка; з – зуб; б.а. – брюшная арка; зч – зубчики; ж – желобки).
 Фиг. 2 Способ прикрепления *Choristites* s.l. к субстрату (2а – по Е.А. Ивановой; 2б – по автору). Фиг. 3 Внутреннее строение брюшной створки *Spirifer* s.l. Фиг. 4 Внутреннее строение брюшной створки *Eobrachythyryna* Poletaev et Lazarev. Фиг. 5 Внутреннее строение брюшной створки *Angiospirifer trigonalis* (Martin) по Legrand-Blain; 5а – морфа 1; 5б – морфа 2. Фиг. 6 Внутреннее строение брюшной створки *Brachythyryna* (Frederiks) (в.о. – васкулярные отпечатки; о.я. – овариальные ямки; м.о. – мускульные отпечатки). Фиг. 7а, б Брюшная створка *Adventochoristites abavus* Poletaev в двух положениях. Фиг. 8, 9 Внутреннее строение брюшной створки *Alphachoristites* sp. Фиг. 10-12 Внутреннее строение брюшной створки *Choristites* (*Choristites*) sp. (фиг. 12 – схема). Фиг. 13 Внутреннее строение брюшной створки *Choristites* (*Priskites*) sp. Фиг. 14 Внутреннее строение брюшной створки *Trautscholdia* sp.

(vascula или angios), роль которых в физиологии ископаемых брахиопод окончательно не выяснена. Формирование ретикулярной (сетчатой) васкулярной системы, начатое в рамках группы «*Spirifer trigonalis*», предопределило дальнейшие пути развития значительной части средне- и верхнекаменноугольных (пенсильванских) спириферид Палеотетиса. Вслед за образованием «продвинутой» сосудистой системы у представителей выделенного на основе вида «*Spirifer trigonalis*» рода *Angiospirifer* Legrand-Blain [4] обнаружилось эволюционные тенденции, в соответствии с которыми сформировались две крупнейшие ветви каменноугольных спириферид. Тенденция части представителей типового вида к редукции (до исчезновения) брюшных админикул (*Angiospirifer trigonalis* – морфа 1; табл. I, фиг. 5а) [4] привела к формированию серпуховского рода *Anthracothyrina* Legrand-Blain. Этот род положил начало брахитиридной ветви ангиоспириферид и стал предшественником родов *Brachythyrina* Frederiks и *Elinoria* Cooper et Muir-Wood, представленных большим количеством видов, широко распространенных в пенсильвании Европы и Азии. У другой части представителей типового вида (*Angiospirifer trigonalis* – морфа 2: табл. I, фиг. 5б) [4] наоборот редуцировались дельтириальные кили, а брюшные админикулы преобразовались в двухслойные пластины. Последние были вначале короткими, не выходящими за пределы макушки [4, сечение а], а в позднем серпухове они, удлиняясь, превратились в типичные зубные пластины «хориститового типа». Обладатели хориститовых зубных пластин в позднесерпуховское время обрели васкулярную систему весьма своеобразного типа, что позволило выделить здесь новый предковый для Choristitinae род *Adventochoristites* Poletaev gen. nov. (табл. I, фиг. 7а, б).

Завершая характеристику средневизейского этапа эволюции спириферид, отмечу, что появление здесь сосудистой системы, характерной как для «беззубых» представителей подсемейства Angiospiriferinae, так и для «зубастых» Choristitinae, является признаком более высокого ранга, чем появившиеся в позднем серпухове признаки хориститид. Отсюда следует, что первичный ранг подсемейства Angiospiriferinae должен быть повышен до семейственного. Подсемейства

Angiospiriferinae и Choristitinae следует относить к семейству Angiospiriferidae, а не к Choristitidae, как это принято в современном «*Treatise on Invertebrate Paleontology*» [5].

Очередной уровень существенных изменений в составе спириферид карбона примерно соответствует принятой границе нижнего и среднего отделов традиционной для Восточной Европы региональной шкалы или миссисипской и пенсильванской подсистем МСШ. Исчезновение ряда характерных для раннего карбона родов спириферид (в том числе и рода *Unispirifer* Campbell), по крайней мере, там, где это возможно, зафиксировано несколько выше принятой границы (в Донбассе в верхней части вознесенского горизонта). Одновременно примерно к этому уровню приурочено и появление новых типичных для раннего пенсильвания родов *Alphachoristites* Gatinaud и *Brachythyrina* Frederiks. В семействах Spiriferidae и Trigonotretidae у раковин родов *Donispirifer* Poletaev, *Gypospirifer* Cooper et Grant, *Tegulispirifer* Poletaev и группы *Neospirifer* s.l. в виде эволюционного тренда наблюдается прогрессирующее развитие черепитчатой микроскульптуры и пучковатости ребер. Отмечается появление хориститоподобных родов спириферид – *Parachoristites* Barkhatova и *Larispirifer* Enokian et Poletaev. В эволюции признаков внутреннего строения представителей семейства Angiospiriferidae (ex Angiospiriferinae Legrand-Blain, 1985) с этого времени наблюдается общая редукция зоны развития овариальных ямок, концентрирующихся преимущественно в виде узкой полосы вокруг мускульного поля и наличие васкуляров только ретикулярного типа (роды *Brachythyrina* Frederiks и *Alphachoristites* Gatinaud).

Следующий относительно мало заметный рубеж в эволюции ангиоспириферид приходится на середину московского века и связан с появлением, а затем доминированием в составе ангиоспириферин крупных толстостенных раковин рода *Elinoria* Cooper et Muir-Wood, переходящих в раннюю пермь. Для внутреннего строения сосудистой системы хориститин характерно появление на этом уровне специфических парных *vascula arcuata* (*vascula saccata* некоторых авторов), которые отличают позднепенсильванские роды *Choristites* Fischer de Waldheim и *Trautscholdia* Ustritzky от башкирского рода *Alphachoristites* Gatinaud.

Особенностью последнего рубежа в развитии каменноугольных спириферид является исчезновение большинства родов этого надсемейства вблизи границы с пермью. Этот рубеж преодолевают и успешно развиваются лишь представители елинорий, гипоспириферов, спириферелл и неоспириферов.

1. *Иванова Е.А.* Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 152 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 21).
2. *Иванова Е.А.* Введение в изучение спириферид (сравнительная морфология). – М.; Изд-во На-
ука. – 1971. – 104 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 126).
3. *Семихатова С.В.* «Группа *Spirifer trigonalis* Martin» в надугленосных слоях нижнего карбона Подмосковного бассейна. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 12, вып. 3). – 175 с.
4. *Legrand-Blain M.* A new genus of Carboniferous Spiriferid Brachiopod from Scotland // *Palaeontology*. – 1985. – Vol. 28, part 3. – P. 567-575.
5. *Treatise on Invertebrate Paleontology* // Pt. H, Brachiopoda, Revised. / Ed. R. L. Kaesler. – Geol. Soc. America & Univer. Kansas Press. – 2006. – Vol. 5. – P. 1689-1937.

Институт геологических наук НАН Украины, Киев
E-mail: Vlad_Poletaev@ukr.net