

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЭПИФИТОНОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

В статье обсуждается широко известная в палеоальгологии проблема так называемых эпифитоновых водорослей, которые распространены в стратиграфическом интервале от верхов докембрия до среднего карбона включительно. Впервые сделана попытка анализа наиболее известных в настоящее время морфологических типов эпифитонов. Вопрос о положении группы в системе известковых водорослей затрагивается только в самом общем виде. Работа выполнена по программе РФФИ, проект 96-05-66358.

Род *Epiphyton* Vogtmann впервые был установлен в 1886 году в известняках нижнего кембрия о-ва Сардиния. За первую половину текущего столетия многократно подтвержден факт практически всесветного распространения этих водорослей в разновозрастных отложениях. Оказалось, что эпифитоновые водоросли вместе с группой *Renalcis - Chabakavia* и археоциатами играют ключевую роль в возведении кембрийских органогенных построек и рифов самых разных регионов мира. Они обнаружены даже в Антарктиде. Помимо первостепенной породообразующей роли выявилось большое биостратиграфическое значение эпифитонов, что потребовало детализации рода. В свое время Борнеман кратко описал только один вид - *Epiphyton flabellatum* Vogt., сопроводив описание неясным негативным фотоизображением. В дальнейшем работами, главным образом, К.Б. Кордэ, А.Г. Вологодина и других палеоальгологов число видов кембрийских эпифитонов было доведено до 60-70 [4], однако, по мнению многих исследователей, в частности В.А. Лучининой [5], это по большей части синонимы, не поддающиеся объективному разграничению. Действительное число видов рода *Epiphyton sensu stricto* едва ли превышает 10.

Название «эпифитоновые водоросли» чисто условно. У него нет сколько-нибудь четкого определения, и сейчас даже затруднительно сказать, кто его впервые применил. Смысл же его заключается в том, что под этим названием формально объединяется группа своеобразных проблематичных водорослей с однотипными морфологическими признаками. Все эпифитоновые и эпифитоноподобные формы представляют собой вертикально ориентированные кустики, состоящие из субдихотомически разветвленных нитей. К особому типу относятся сложные желвачковые формы эпифитонов, у которых отдельные кустики располагаются центробежно, отходя от некоторого центра в стороны. Общей, трудно объяснимой особенностью всех эпифитоновых водорослей является то, что у них обычно не наблюдается признаков прирастания кустика к субстрату, и они, сохраняя вертикальную или радиальную (центробежную) ориентировку, отделены от своей основы зоной вторичного кристаллического кальцита. Создается впечатление, что базальная «прикорневая» часть кустика не обызвествлялась вовсе или значительно хуже, чем крона. Внутри желвачковых форм наблюдаются щелевидные или звездчатые пустоты, также заполненные вторичным кальцитом. Один из редких случаев прирастания *Epiphyton* к обломку породы (песчинке или комочку) был описан в 1965 году Б.И. Чувашиновым.

Крона кустика эпифитона в зависимости от углов и интенсивности ветвления может быть густой или, наоборот, прореженной. По этому признаку представители разных видов довольно заметно различаются, но картина вуалируется благодаря обилию промежуточных форм. Первоначально считалось, что диаметр веточек по всей их длине одинаков, но позднее оказалось, что этот признак изменчив. У типового вида *Epiphyton flabellatum* и всех других представителей собственно эпифитонов веточки сложены плотным микрозернистым, темным в проходящем свете карбонатом. Никакие нитчатые или другие первичные структуры в веточках никогда не сохраняются. Интересно, что электронно-микроскопическое изучение продольных и поперечных сечений веточек эпифитонов обнаруживает довольно близкое подобие их микроструктуры с микроструктурой водорослей группы *Renalcis*, а также археоциат (!) и силурийских афросальпингат (данные И.Т. Журавлевой, Е.И. Мягковой и др.). Для всех органических остатков с такой микроструктурой харак-

терна повышенная устойчивость при перекристаллизации, доломитизации и других наложенных процессах.

По поводу систематического положения эпифитоновых водорослей существует обширная литература, анализ которой не входит в задачу настоящей статьи, хотя авторы рассчитывают на то, что излагаемые ниже материалы будут способствовать прогрессу в данном вопросе. Ограничимся только небольшой информационной справкой. Автор рода *Epiphyton* Борнеман считал свои формы сифоновыми зелеными водорослями. Такие известные палеоальгологи, как А.Г. Вологдин и К.Б. Кордз [2, 4], уверенно относили эту группу водорослей к *Rhodophyta*, В.А. Лучинина, В.Д. Салтовская [5, 6,] и многие другие исследователи (пожалуй, большинство из них) причисляли их к *Suaporhuta*. Некоторые авторы, например В.П. Маслов, колебались в данном вопросе. Б.И. Чувашов [7] предложил разделить эпифитоновых на две группы; одна со слоевищем явно неклеточного строения (собственно эпифитоны) была оставлена в составе *Suaporhuta*, а другая - с некоторыми признаками клеточного строения - отнесена к *Rhodophyta*. В.А. Лучинина в публикациях последних лет стала объединять эпифитоновых и все другие формы, традиционно включаемые в состав *Suaporhuta*, в особую группу вымерших водорослей под названием «*Calcibionta*». Анализ показывает, что под этим наименованием фактически скрываются те же сине-зеленые водоросли, и ничего более, поэтому особого смысла в нем нет. Имеются и некоторые другие версии о положении эпифитонов, иногда явно экзотического характера, например, предполагается, что они образуются в стадию диагенеза осадка на базе цианобактерий [9] или являются дендритами и т.д.

До начала 50-х годов эпифитоновые водоросли были известны только из кембрийских отложений и считались, наряду с такими родами, как *Renalcis*, *Chabakovia*, *Proauloroga* и др., наиболее характерным, неотъемлемым членом соответствующих по возрасту альгокомплексов. Сенсационным явилось открытие в 50-е и последующие годы эпифитоновой альгофлоры в известняках верхнего девона. В 1955 году И.А. Антропов [1] описал *Epiphyton buldyricum* и новый род *Izhella* из франских отложений Татарии и Удмуртии. Еще раньше (в 1950 г) из отложений того же возраста был описан новый род *Shuguria*, близкий к кембрийскому роду *Renalcis*. В 1959 году М.А. Вошакин описал новый вид эпифитона из колтубанских известняков верхнего франа восточного склона Южного Урала. В том же году Е.А. Рейтлингер сообщила о присутствии представителей родов *Epiphyton*, *Renalcis* и предположительно *Chabakovia* в фаменских отложениях западного склона Урала. В 1965 г. Б.И. Чувашов описал представителей родов *Epiphyton*, *Shuguria* и *Izhella* из франских отложений западного склона Урала. Далее, в 1967 году, Рей [11], характеризуя альговый комплекс фаменских отложений бассейна Каннинг в Западной Австралии, описал два новых рода эпифитоновых водорослей - *Paraepiphyton* и *Tharama*. Позднее (в 1972 г.) сам автор совместно с Райдингом аннулировали первый из названных родов, переведя его в ранг младшего синонима рода *Epiphyton*. Правильным ли было это решение, пока неясно.

Изучение эпифитоновых водорослей продолжается до сих пор, но поскольку это происходит обычно не целенаправленно, а от случая к случаю, в связи с наличием у того или иного микропалеонтолога конкретного фактического материала. Это добавляет в общую «копилку» новые данные, но формированию цельного представления о всей группе, ее составе, истории развития, филогении и т.д. содействует слабо. В настоящее время из многочисленных опубликованных и неопубликованных данных следует, что эпифитоновые распространены в широком стратиграфическом интервале от низов кембрия до верхов девона включительно. Имеются сведения о присутствии необычных органостенных форм эпифитонов в верхнем докембрии, а единичных представителей группы - также в нижнем и среднем карбоне. Общеизвестно, что уровнями массового развития эпифитонов являются нижний кембрий и верхний девон (особенно франский ярус). По неизданным материалам авторов, значительные скопления эпифитонов иногда наблюдаются в рифовых фациях верхнего силура и самых низов нижнего девона Урала.

В связи с таким широким вертикальным распространением эпифитоновых водорослей вновь возникает вопрос о систематике группы. Проблема заключается в выяснении того, одинаковые или разные таксоны эпифитонов наблюдаются на различных уровнях стратиграфической колонки. От этого естественным образом зависят выводы и о биостратиграфической ценности данной группы, и о чертах ее исторического морфогенеза. Результат анализа может быть как положительным, так и отрицательным. Известно, что у многих примитивных форм сине-зеленых водорослей эволюционные изменения выражены очень слабо. В качестве примера можно привести представителей родов *Renalcis* и *Girvanella*, которые широко развиты приблизительно в том же стратиграфическом интервале, отличаются бедностью внешних признаков и крайне незначительной их изменчивостью во времени. Очевидно, что правильный выбор систематических признаков видового и родового ранга имеет решающее значение. Эпифитоновые водоросли не дают особого простора для

выбора признаков, поскольку их вообще очень мало. Мы располагаем данными, с одной стороны, о морфологии куста в целом, а с другой - о внешних характеристиках и внутреннем строении каждой ветви в отдельности. Все эти признаки важны, хотя ясно, что систематический «вес» их различен.






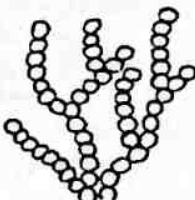

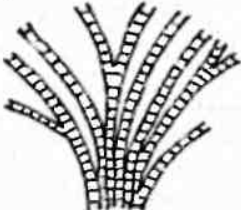
По-видимому, морфология куста, то есть такие данные, как густота кроны, углы ветвления, расстояние между точками ветвления, тип ветвления (беспорядочное, субдихотомическое, дихотомическое, политомическое, на одном или разных уровнях куста и т.д.), а также толщина (ширина) ветвей, могут служить базой в лучшем случае для выделения видов. Без дополнительных пояснений ясно, что все эти признаки в значительной степени связаны не с генотипическими программами, а с внешними условиями произрастания. Между тем именно эти систематические признаки многими исследователями эпифитонов считаются основными, а часто и единственными. В итоге мы получаем довольно пессимистические выводы о перспективах дробной систематизации эпифитонов. Так, В.Д. Салтовская [6] сделала заключение, что в сущности всех эпифитоновых можно свести к единственному типовому виду *Epiphyton flabellatum* Born. Более того, в синонимике рода *Epiphyton* ею включены: *Confervites* Born., *Solenopora* (pars.), *Renalcis* Vol., *Chabakovia* Vol., *Lzhella* Antrop., *Shuguria* Antrop. Комментарии в данном случае излишни: По утверждению В.А. Лучининой [5, 7], особенности внутреннего строения ветвей, в частности их трубчатость или поперечная полосчатость и т.д., связаны со степенью диагенеза осадка и поэтому не являются таксономическим признаком. На этом основании В.А. Лучинина оспаривает новые родовые таксоны К.Б. Кордэ [4] и других авторов, включая *Ludlovia* Korde, *Tubomorphophyton* Korde, *Gordonophyton* Korde, *Kosvophyton* Korde, *Bajanophyton* Drosd. в синонимике *Epiphyton* Bornemann и существенно сокращает общий список видов собственно эпифитонов [5]. Воззрения названных исследователей на первый взгляд могут показаться принципиальными и даже прогрессивными, но фактически они констатируют бесперспективность сложившихся подходов к детальной систематизации рассматриваемой группы водорослей.

Теперь следует обратиться к строению ветвей эпифитоновых водорослей как еще одному таксономическому критерию. В строении каждой ветви можно выделить ее внешние и внутренние особенности. По общей морфологии ветви могут быть: с гладкой и неровной поверхностью, цилиндрическими, монилиформными (с периодическими пережимами), расширяющимися или, наоборот, сужающимися к дистальным окончаниям и т.д. По внутреннему строению выделяются ветви: с однородной микрозенистой структурой, трубчатые, состоящие из конических или боченковидных составных элементов, иногда зон нарастания по длине оси или однорядных клеточных серий и т.д. В ряде случаев с ветвями связаны некоторые дополнительные образования в виде пустотелых пузырьков или плотных округлых комков, занимающих терминальное, боковое положение, а также расположенных в пазухах (развилках) и т.д. В принципе, эти образования можно интерпретировать как органы размножения [4], галлы, газовые пузыри и пр. Возможности их использования для целей систематики ограничены в связи с непостоянством формы и редкой встречаемостью.

В настоящее время можно выделить как минимум, восемь морфологических типов эпифитоновых водорослей. На рисунке показаны их схематизированные изображения. Названия отдельным типам даны условно по наиболее характерным представителям, которые описаны в литературе. В дальнейшем число типов и наименования могут быть скорректированы. Ниже приводится краткая характеристика выделенных морфологических типов.

1. Тип *Korilophyton*. Главная особенность этого морфологического типа в плохой оформленности водорослевого куста. Ветви разной длины и толщины, как правило, укороченные, изгибающиеся, беспорядочно ветвящиеся, сложены плотным микрозернистым карбонатом. Два вида рода *Korilophyton* [3] описаны из верхов венда и нижнего кембрия Сибирской платформы. Не исключено, что недавно описанный А.М. Поповым *Ussuriphyton beljaevae* из нижнего кембрия Приморья относится к этому же типу. Формы, подобные корилофитонам, справедливо считаются родоначальными для всей группы эпифитоновых водорослей [5], но стратиграфический диапазон их распространения не ограничивается только верхами докембрия и нижним кембрием. По наблюдениям авторов, этот морфологический тип наблюдается также в верхнем силуре и верхнем девоне Урала, что и отражено на рисунке (2).

2. Тип *Epiphyton sensu stricto*. Тип объединяет все виды с хорошо оформленным кустом, характерным субдихотомическим ветвлением, цилиндрической формой ветвей, относительно гладкой их поверхностью. В продольных и поперечных сечениях видно, что ветви сложены плотным микрозернистым кальцитом. Данный морфологический тип охватывает основную массу эпифитоновых водорослей, описанных в литературе. Максимальное видовое разнообразие наблюдается в

<p>1</p>  <p>Korilophyton</p>	<p>2</p>  <p>Epiphyton s.s.</p>	<p>3</p>  <p>Izhella (pars.)</p>
<p>4</p>  <p>Tubomorphophyton</p>	<p>5</p>  <p>Gordonohyton</p>	<p>6</p>  <p>Hecetahyton</p>
<p>7</p>  <p>Ludlovia</p>	<p>8</p>  <p>Schariuhyton n.n.</p>	

Морфологические типы эпифитоновых водорослей

нижнем кембрии [2-7], известны типичные представители в ордовике и силуре [4, 7, 10]. Как уже говорилось, довольно широкое распространение эпифитоновых водорослей именно данного типа отмечается в верхнем девоне [1, 7, 8, 11]. Для этого стратиграфического интервала особенно характерны формы типа *Epiphyton buldyricum* - *Epiphyton caritus*, возможно, заслуживающие выделения в особый род. Наряду с этим встречаются тонковетвистые формы типа *Epiphyton tenui*, малоотличимые от нижнекембрийских представителей этого вида. Такие формы, по данным авторов, встречаются в разрезе верхнего силура и всего девона Урала. К этому нижнекембрийскому виду близок также описанный Гювенчем *Epiphyton aegeensis* из турнейских пород п-ва Карабурун (Турция). Возрастная привязка в данном случае не очень надежна, поскольку материал происходит из гальки в конгломерате триасового возраста.

3. Тип *Izhella*. Ижеллы - субсферические клубневидные, обычно шишковатые формы, характеризующиеся центробежным разрастанием нитей. Наблюдаются две модификации ижелл. В большинстве случаев субконические элементы, из которых образована колония, состоят из плотного микрозернистого, темного в проходящем свете карбоната без признаков нитчатой микроструктуры. Такова основная масса ижелл, распространенная в широком стратиграфическом диапазоне от нижнего кембрия до среднего карбона. В другой модификации наблюдается совершенно отчетливое эпифитоновое строение. Эта модификация распространена преимущественно в среднем и верхнем девоне Средней Азии [6]. Описываемый морфологический тип мы ограничиваем пока именно этой модификацией.

4. Тип *Tubomorphophyton*. Объединяет типичные эпифитоновые кустистые формы с трубчатым строением ветвей. Такие формы в настоящее время известны в основном в нижнем кембрии Сибири [4]. Б.И. Чувашов описал *Tubomorphophyton koltubanensis* из отложений верхнего франа Южного Урала [8]. По мнению одного из авторов данные формы, возможно, относятся к другому роду, но в целом они вписываются в рамки настоящего морфологического типа.

5. Тип *Gordonophyton*. Характерной особенностью данного морфологического типа является поперечно-полосчатая с.руктура ветвей. Форма ветвей цилиндрическая или булавовидно расширенная к дистальным окончаниям. Основные представители распространены в нижнем кембрии [4, 5]. К этому же типу относится *Tharama glauca* из фаменских отложений бассейна Каннинг Западной Австралии [11].

6. Тип *Hecetaphyton*. Название настоящего морфологического типа дано по виду *Hecetaphyton alaskensis* Riding из верхнесилурийских отложений Аляски [10]. Близкие, а может быть, и аналогичные формы из лудлова Урала ранее были описаны под названием *Ludlovia fasciculata* Korde [4]. Особенностью всех этих форм является то, что при общем эпифитоновом облике куста отдельные ветви состоят из серий округлых или неправильных пустотелых камер (возможно, клеток). Подобные формы довольно широко распространены в силуре от венлока до пржидолия. Такое же строение, по-видимому, имеют некоторые виды рода *Epiphyton* из нижнего кембрия Сибири [4]. Этот вопрос требует дополнительного изучения.

7. Тип *Ludlovia*. Данный морфологический тип резко выделяется среди других эпифитоновых водорослей по строению ветвей. Ветви состоят из конических элементов, как бы вложенных друг в друга, и иногда заканчиваются полыми овальными или округлыми камерами, которые можно интерпретировать как спорангии [4]. В настоящее время достоверно известен только один вид с такими морфологическими признаками - *Ludlovia multispora* Korde. Он широко распространен в рифовых фациях венлока, лудлова, пржидолия и низов лохкова Урала, известен также в силуре Аляски [10].

8. Тип *Schariiphyton*. Название дано по *Schariiphyton Shuyvsky (nomen nudum)* из фаменских отложений гряды Чернышова, р. Шарью (колл. А.И. Антошкиной). При характерном эпифитоновом облике куста ветви этих форм имеют отчетливое клеточное строение. Межклеточные перегородки вогнутые, ветви цилиндрические, гладкостенные. При тесном расположении смежных ветвей образуются структуры, напоминающие слоевище типа *Solenopora-Parachaetetes*. В настоящий момент известно единственное местонахождение описываемых водорослей.

Таким образом, оказывается, что под названием «эпифитоновые водоросли» скрывается довольно разнородная и разнообразная группа ископаемых растительных организмов. Часть из них, возможно, относится к цианофитам, а другая - к родофитам. О пределах стратиграфического распространения «эпифитоновых» в целом говорить не имеет смысла, поскольку у разных представителей группы наблюдаются собственные рамки исторического развития. Подразделение эпифитоновых на морфологические типы по строению ветвей в кустах представляется перспективным. С этой позиции следовало бы провести тщательную ревизию всего накопленного систематического материала.

Список литературы

1. Антропов И.А. Синезеленые водоросли девона центральных районов востока Русской платформы // Уч. зап. Казан. ун-та, 1955. Том 115, кн. 8. С. 11-14.
2. Вологдин А.Г. Древнейшие водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 656 с.
3. Воронова Л.Г. Известковые водоросли пограничных слоев докембрия и кембрия Сибирской платформы // Водоросли и микрофитолиты палеозоя. М.: Наука, 1976. С. 3-85.
4. Кордэ К.Б. Водоросли кембрия. М., 1973. 349 с.
5. Лучинина В.А. Палеоальгологическая характеристика раннего кембрия Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1975. 99 с.
6. Салтовская В.Д. Род *Epiphyton* Bornemann (его вероятные синонимы и стратиграфическое значение) // Вопросы палеонтологии Таджикистана. Душанбе, 1975. С. 70-88..
7. Чувашов Б.И., Лучинина В.А., Шуйский В.П. и др. Ископаемые известковые водоросли: морфология, систематика, методы изучения. Новосибирск: Наука, 1987. 225 с.
8. Чувашов Б.И., Юферев О.В., Лучинина В.А. Водоросли среднего и верхнего девона Западной Сибири и Урала // Биостратиграфия палеозоя Зап. Сибири. Новосибирск, 1985. С. 72-99.
9. Pratt B.R. Epiphyton and Renalcis - diagenetic microfossils from calcification of coccoid blue-green Algae // J. Sediment. Petrology. 1984. V. 54, N3. P. 948-971.
10. Riding R., Soja C.M. Silurian calcareous Algae, Cyanobacteria and microproblematica from the Alexander Terrane, Alaska // J. Paleont., 1993. V. 67(5). P. 710-723.
11. Wray J.L. Upper Devonian calcareous algae from the Canning Basin, Western Australia // Colorado School Mines Prof. Contrib., 1967. N3. 76 p.