

УДК 563.713

Х. Э. НЕСТОР

О ДРЕВНЕЙШИХ СТРОМАТОПОРОИДЕЯХ

Одним из основных затруднений при выработке естественной систематики строматопороидей является неясность в вопросе о том, какие формы считать родоначальниками группы. Долгое время считали наиболее древними среднеордовикские строматопороидеи, обнаруженные еще Дж. Холлом (Hall, 1847) в Северной Америке, в известняках Блю-Бирд-Эйс и Блэк-Ривер. Эти формы относятся к семейству Labechiidae, которое некоторые исследователи (см. ниже) исключают из состава отряда Stromatoporoidea.

В современной литературе широко распространено мнение о том, что древнейшие строматопороидеи появляются уже в кембрийском периоде. Этот взгляд впервые был высказан В. И. Яворским (Javorsky, 1932), описавшим из кембрия Западного Саяна два вида ископаемых организмов, отнесенные им к родам Clathrodictyon Nicholson et Murie, 1878 и Actinostroma Nicholson, 1886 и ставшие впоследствии типами новых родов Korovinella Khalfina, 1960 и Praeactinostroma Khalfina, 1960. Лишь Дж. Геллоуэй, Дж. Ст. Джин (Galloway, 1957; Galloway and St. Jean, 1961) и Э. Флюгель (Flügel, 1959) возражали против возможности существования более древних строматопороидей, чем среднеордовикского возраста.

Как известно, Геллоуэй является первым исследователем, пытавшимся создать детальную филогенетическую схему строматопороидей. Это удалось ему лишь тогда, когда он исключил из состава отряда Stromatoporoidea кембрийские формы, а за родоначальников отряда принял пузырчатые строматопороидеи (семейство Labechiidae). Не находя в филогенетической схеме места для кембрийских строматопороидей, он считал, что при определении возраста описанных Яворским форм, вероятно, была допущена ошибка.

Сомнение в отношении возраста упомянутых находок не оправдано, так как их местонахождения датируются очень точно по комплексу археоциат и трилобитов. Поэтому явное несоответствие кембрийских строматопороидеи подобной форме филогенетической схеме строматопороидей должно найти иное объяснение.

Занимаясь изучением ордовикских и силурийских строматопороидей Эстонии в течение долгого времени, автор накопил данные, подтверждающие взгляд на происхождение других групп строматопороидей именно от Labechiidae. Стало очевидным также, что кембрийские строматопороидеи подобной ископаемые организмы не имеют прямых филогенетических связей с ордовикскими и силурийскими строматопороидеями.

В настоящей статье автор поставил цель доказать, что кембрийские ископаемые организмы, отнесенные к строматопороидеям, лишь конвергентно сходны с последними и на деле являются археоциатами.

При анализе систематической принадлежности кембрийских строматопороидеи подобной форме автор в основном опирался на литературные источники. Лично автору удалось ознакомиться лишь с коллекцией В. К. Халфиной, которой он приносит искреннюю благодарность.

О природе кембрийских «строматопороидей»

Кембрийские строматопороидеи описываются в работах В. И. Яворского (Yavorsky, 1932; Яворский, 1940, 1947), В. К. Халфиной (1960а, б) и А. Н. Власова (1961). Кроме того, представляют интерес работа А. Г. Вологодина (1932), в которой в качестве археоциата описана *Altaicyathus notabilis*, своеобразная форма, впоследствии отнесенная Яворским к строматопороидеям, и работа К. В. Радугина (1936), в которой упоминается о наличии рода *Rosenellina* в кембрии Западного Саяна. Все имеющиеся данные по кембрийским строматопороидеям сведены в работе Власова (1961), где дается и обзор истории их изучения.

Описанные в названных работах кембрийские строматопороидеи происходят из Саяно-Алтайской горной области и относятся к санаштыкгольскому горизонту и его возрастным аналогам (ранний кембрий).

Ниже приводится список видов, отнесенных к кембрийским «строматопороидеям»:

- Praeactinostroma vologdini* (Yavorsky, 1932) — Восточный Саян, р. Казыр; Горный Алтай, р. Лебедь.
Korovinella sajanica (Yavorsky, 1932) — Западный Саян, ключ Санаштыкгол.
Korovinella notabilis (Vologdin, 1932) — Горный Алтай, р. Лебедь.
Korovinella abacanica (Yavorsky, 1940) — Западный Саян, ключ Санаштыкгол.
Korovinella edelsteini (Yavorsky, 1940) — Западный Саян, Батеневский кряж, гора Мартюхина.
Korovinella kyzasica Vlasov, 1961 — Западный Саян, р. Кызас.
Korovinella bagenovi Vlasov, 1961 — Западный Саян, р. Кызас.
Cambrostroma rossicum Vlasov, 1961 — Западный Саян, р. Кызас.
Clathrodictyon formozovae Vlasov, 1961 — Западный Саян, ключ Санаштыкгол.
Rosenellina sp. Radugin, 1936 — Западный Саян, ключ Санаштыкгол.

Таким образом, в настоящее время имеются данные о наличии в кембрии представителей пяти родов строматопороидеиформных организмов. Из них удовлетворительно охарактеризованы только *Praeactinostroma* и *Korovinella*. Представители остальных родов (*Rosenellina*, *Cambrostroma*, *Clathrodictyon*) проблематичны и не могут быть учтены при дальнейшем обсуждении. Так, вышеназванная *Rosenellina* sp. не описана, а упоминается К. В. Радугиным (1936) лишь в подстрочном замечании. Род *Cambrostroma* Vlasov, 1961 по приведенному описанию существенно не отличается от *Korovinella* и, вероятно, идентичен ей. Без изучения дополнительного материала нельзя выяснить строение и сущность формы, описанной Власовым (1961) под названием *Clathrodictyon formozovae*. Внутреннее строение этой формы напоминает структуру силурийского рода *Ecclimadictyon* Nestor. Но два маленьких обломка диаметром менее одного сантиметра и случайно ориентированные шлифы не дают представления о внешней форме целых экземпляров и о наличии или отсутствии у них вертикальной внутренней полости, без чего решение о систематической принадлежности этого вида будет преждевременным.

Поэтому при дальнейшем анализе принимаются во внимание только представители родов *Korovinella* и *Praeactinostroma*.

Представители последних двух родов имеют коническую кубкообразную или нерегулярно желвакообразную внешнюю форму. Кубки небольшие, с отдельными крупными выростами. Внутренняя структура сетчатая. Скелетная сетка слагается горизонтальными и вертикальными элементами. У *Korovinella* горизонтальными элементами являются тонкие перфори-

рованные пластинки (ламини), вертикальными короткими стержневидными столбиками. У *Praeactinostroma* горизонтальные и вертикальные элементы — стержневидные. Взаимно-перпендикулярные стерженьки прерывистые, вследствие чего сетка несовершенная. Характерны для *Korovinella* и *Praeactinostroma* цилиндрические вертикальные каналы (у каждого экземпляра один канал или несколько). Вертикальные каналы не имеют боковых отвлений.

Основанием для отнесения этих родов к строматопороидеям является аналогичное сетчатое строение скелета, причем горизонтальные скелетные элементы были приняты за ламини, вертикальные — за столбики. В частности, *Korovinella* сходна с некоторыми ламинарными строматопороидеями из семейства *Clathrodictyidae*, в первую очередь с девонскими родами *Atelectyon* Lecompte, 1951 и *Anostylostroma* Parks, 1936, которые имеют ровные ламини и короткие столбики. *Praeactinostroma* своим неравномерносетчатым строением напоминает силурийский род *Plectostroma* Nestor из семейства *Actinostromatidae* и еще больше мезозойский род *Actinostromaria* Chalmas.

Однако среди морфологических признаков *Korovinella* и *Praeactinostroma* встречается и ряд таких, которые или вообще не наблюдаются у строматопороидей, или же являются исключением. Следует отметить, что все эти признаки очень характерны для археоциат.

Так, род *Korovinella* имеет пористые перфорированные горизонтальные скелетные элементы, что, как отмечает А. Г. Вологдин (1962, стр. 35), является «главнейшей особенностью археоциат». Подобные поры, представляющие собой отверстия в скелетных элементах, у строматопороидей очень случайны и имеют диагностическое значение лишь у одного рода *Forolinia* Nestor. Эти поры у строматопороидей названы фораменами для того, чтобы не спутать их с тонкими каверноподобными порами скелетной ткани, очень характерными для некоторых семейств (*Stromatoporidae*).

Кембрийские «строматопороидеи» чаще всего имеют конусообразную форму, характерную для кубков археоциат, но почти не встречающуюся у строматопороидей. Небольшие размеры этих конусов (в среднем высота 1—2 см, диаметр около 1 см) тоже очень типичны для кубков археоциат. Ценостеумы строматопороидей, представляющие собой скелет колонии, значительно крупнее, или их размеры варьируют в больших пределах у представителей одного вида.

Наряду с конусообразными могут встречаться и почти цилиндрические формы *Korovinella* и *Praeactinostroma*, которые, однако, по расположению скелетных элементов принципиально отличаются от настоящих цилиндрических строматопороидей. У цилиндрических строматопороидей (рис. 1) ламини во внешней зоне ценостеума расположены концентрически, в то время как, например, «ламини» *Korovinella* пересекают цилиндр поперек, и их края изгибаются вниз лишь у наружной стенки. Аналогично расположены днища в интервалломе археоциат.

Часто *Korovinella* и *Praeactinostroma* имеют своеобразные боковые выросты, напоминающие настоящие почки (табл. I, фиг. 1) Такие выросты еще никогда не описывались у представителей настоящих строматопороидей, но они обычны для археоциат.

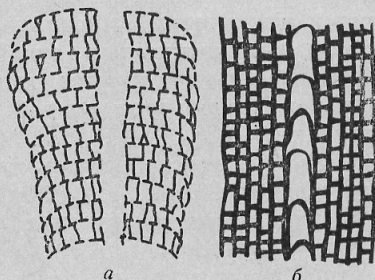


Рис. 1. Расположение ламин у *Korovinella* и у цилиндрических строматопороидей: а — *Korovinella*, б — *Idiostroma*

Важным признаком является наличие у сравнительно регулярных конических или цилиндрических экземпляров *Korovinella* и *Praeactinostroma* одного единственного вертикального канала, занимающего центральное положение (табл. I, фиг. 1) Этот канал легко сравним с центральной полостью особи археоциата. Но как объяснить присутствие такого образования у строматопороидей, которые все без исключения являются колониальными животными? Предположению В. К. Халфиной (устное сообщение) о том, что вертикальные трубки *Korovinella* и *Praeactinostroma* могут быть астроризальными цилиндрами, противоречит число астроризальных систем у колонии строматопороидей (всегда более одной) и очень четкие контуры трубок.

Кроме конусообразных и цилиндрических представителей *Korovinella* и *Praeactinostroma*, очень близких к археоциатам, встречаются иногда и плоские, почти сферические, а также нерегулярные экземпляры с несколькими вертикальными полостями. Их систематическая принадлежность представляет собой сложную проблему, так как внешнее сходство некоторых таких форм со строматопороидеями поразительно (например, *Korovinella sajanica*; Халфина, 1960б, табл. V, фиг. 1), в то время как сходство с археоциатами скрыто. Все же такие «массивные» формы обладают признаками, встречающимися у конусообразных форм, — перфорированные скелетные элементы, вертикальные полости, одинаковое в отношении вертикальных полостей и наружной поверхности расположение скелетных элементов. На основании этого, конусообразные и «массивные» формы отнесены их исследователями к одним и тем же родам и даже видам.

Можно предполагать поэтому, что такие «массивные» формы являются колониальными археоциатами (*Protopharetta*), у которых несколько внутренних полостей находится внутри общей наружной стенки. Это так называемая массивная колония (Журавлева, 1960).

Приведенная выше интерпретация деталей строения показывает, что практически отпадают морфологические критерии, отличающие *Korovinella* и *Praeactinostroma* от археоциат. Наоборот, им присущи свойственные всем археоциатам общие признаки: 1) конический (цилиндрический) кубок или массивная колония, часто снабженная выростами, 2) внутренняя полость («вертикальный канал») или несколько полостей у колониальных представителей, 3) широкий интерваллюм с пористыми днищами («ламинны») и вертикальными стерженьками («столбики») у *Korovinella* или с системой перпендикулярных друг другу стержней («столбики + ручные поддержки») у *Praeactinostroma*.

По этим признакам представителей родов *Korovinella* и *Praeactinostroma* можно вполне обоснованно считать археоциатами, приобретшими конвергентно ряд общих со строматопороидеями черт строения.

Korovinella и *Praeactinostroma*, видимо, тесно связаны с нерегулярными (тениальными) археоциатами из отряда *Archaeosynoniida* Zhuravleva, 1955. Представители последнего характеризуются не всегда ясно выражен-

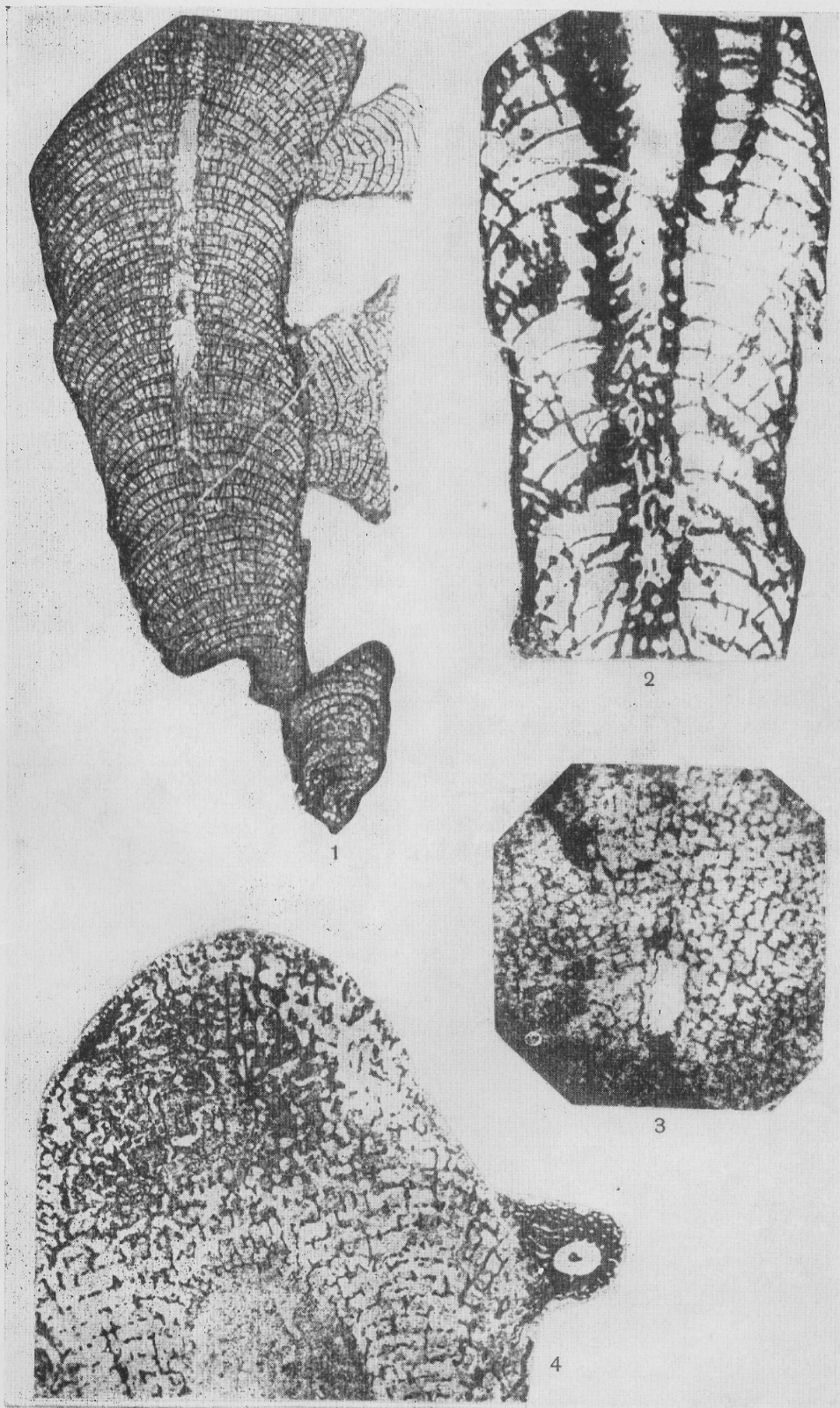
Объяснение к таблице I

Фиг. 1. *Korovinella edelsteini* (Yavorsky); продольное сечение, видны вертикальный канал и боковые выросты (×5); Западный Саян; санаштыкгольский горизонт (Халфина, 1960б).

Фиг. 2. *Claruscyathus billingsi* Vologdin, продольное сечение кубка (×6); Алтай; нижний кембрий (Вологдин, 1940).

Фиг. 3. *Praeactinostroma vologdini* (Yavorsky); косопродольное сечение (×10); Горный Алтай; санаштыкгольский горизонт (Халфина, 1960б).

Фиг. 4. *Sphinctocyathus (Distyosyon) gravis* Zhuravleva; косопродольное сечение кубка (×4); Сибирская платформа; алданский ярус, кенядинский горизонт (Журавлева, 1960).



ными наружной и внутренней стенками, широким интерваллюмом с пористыми тениями или заменяющими их стержневидными образованиями, а также с системой пористых днищ. Кроме того, в диагнозе отряда иногда отмечается, что он включает как одиночные, так и колониальные формы.

Строение *Korovinella* и *Praeaectinostroma* полностью соответствует данному диагнозу, что дает право отнести их к этому отряду.

Для иллюстрации этого сходства на табл. I приведены изображения внутреннего строения скелета некоторых видов археосиконид и кембрийских «строматопороидей». *Korovinella edelsteini* (Yavorsky) (табл. I, фиг. 1) имеет много общих черт с *Claruscycathus billingsi* (Vologdin) (табл. I, фиг. 2) — узкоконический кубок, пористые днища, загнутые края которых образуют наружную стенку и т. д. Наиболее существенным различием между ними является наличие у *Korovinella* вертикальных стерженьков вместо тений *Claruscycathus*. Кроме того, у *Korovinella* внутренняя стенка не развита, в то время как *Claruscycathus* имеет сложную утолщенную стенку. Еще более близко к *Korovinella* стоит род *Abakanicyathus* Konjuschkov, 1964, имеющий не только аналогичные пористые днища, но и вертикальные стерженьки.

Praeaectinostroma vologdini (Yavorsky) (табл. I, фиг. 3) близок к *Sphinctocycathus* (*Dictyosycon*) *gravis* Zhuravleva (табл. I, фиг. 4). Скелет обоих состоит из взаимно-перпендикулярных интерваллюмных стерженьков. Основным различием этих видов является количество внутренних полостей — одна у *Sphinctocycathus* (*Dictyosycon*) *gravis* и обычно несколько у *Praeaectinostroma vologdini*, что, по нашему мнению, объясняется колониальностью последнего. Однако этот признак у археоциат не имеет особенно большого таксономического значения.

Близость рассматриваемых форм к археоциатам косвенно подчеркивается еще и тем, что вид *Korovinella notabilis* первоначально описывался Вологдиным (1932) как представитель археоциат *Altaicyathus notabilis* и только позднее был отнесен Яворским (1940) к строматопороидеям.

Кроме морфологических, для решения данного вопроса следует привлечь стратиграфические и филогенетические критерии, еще ярче подчеркивающие принадлежность *Korovinella* и *Praeaectinostroma* к археоциатам.

Как известно, все кембрийские «строматопороидеи» встречаются в Саянах и на Горном Алтае в санаштыкгольском горизонте вместе с различными многочисленными археоциатами, среди которых много своеобразных форм. Одной из характерных черт комплекса археоциат санаштыкгольского горизонта является развитие колониальных форм (Вологдин, 1945; Жұравлева, 1950; Сивов и Томашпольская, 1958). В типовых разрезах горизонта в Западных Саянах «строматопороидеи» приурочены именно к той части разреза, где встречаются и колониальные археоциаты (Вологдин, 1945). Такое совпадение подтверждает высказанное выше предположение о том, что часть кембрийских «строматопороидей» может относиться к колониальным археоциатам.

Помимо того, санаштыкгольское время примерно совпадает с началом эпиболи *Archaeosyconida*. Именно в этом горизонте распространяется

Объяснение к таблице II

К статье В. В. Миссаржевского

Фиг. 1, 2. *Lapworthella tortuosa* sp. nov.: 1 — экз. № 3470/56-а (×50); Якутия; нижний кембрий; 2 — голотип № 3470/56: 2а (×20), 2б (×50); местонахождение и возраст те же.

Фиг. 3—5. *Lapworthella bella* sp. nov.: 3 экз. № 3470/55-б (×20); Якутия; нижний кембрий; 4 — голотип № 3470/55: 4а (×50), 4б (×20); местонахождение и возраст те же; 5 — экз. № 3470/55-а: 5а (×50), 5б (×20); местонахождение и возраст те же.

очень близкий к *Korovinella* род *Abacanicyathus*, а *Claryscyathus* широко распространен в вышележащем солонцовском горизонте (Журавлева, 1963; Журавлева и др., 1964).

Korovinella и *Praeactinostroma* исчезают так же внезапно, как и появляются. В среднем и верхнем кембрии, а также в нижнем ордовике их преемники не замечены, как и вообще сходные со строматопороидеями формы. Только в самом начале среднего ордовика, в формации Чези Северной Америки появляется род *Cystostroma*, являющийся, как убедительно показывают Дж. Геллоуэй и Дж. Ст. Джин (Galloway, 1957; Galloway and St. Jean, 1961), родоначальником пузырчатых строматопороидей (семейства *Labechiidae* и *Aulaceridae*), характерных для ордовика. Последние существенно отличаются от кембрийских «строматопороидей» и, очевидно, не могут быть их преемниками. Внешне похожие на *Korovinella* и *Praeactinostroma* строматопороидеи появляются значительно позднее (в силурийском и девонском периодах) и, как указывается ниже, связаны в своем происхождении тоже скорее с лабехидами, чем с кембрийскими формами.

Лабехииды — родоначальники строматопороидей

Лабехииды — ископаемые гидроидные полипы, ценостеум которых состоит из выпуклых известковых пластинок, образующих пузырчатую ткань, и различных вертикальных (радиальных) скелетных образований. Они представляют собой сравнительно обособленную группу, и поэтому некоторые исследователи (Богоявленская, 1964; Heinrich, 1914; Tripp, 1929; Kühn, 1927, 1939; Alloiteau, 1952) исключают их из состава отряда *Stromatoporoidea* и рассматривают в качестве самостоятельного отряда *Labechioidea*. Мотивируется это тем, что лабехииды будто бы имеют в ценостеуме вполне замкнутые пузырьки и лишены астрориз, в то время как в ценостеуме «настоящих» строматопороидей встречается сложная система открытых галерееподобных ходов и хорошо развиты астроризы.

На наш взгляд, различия между пузырчатыми и другими строматопороидеями все же не столь резки и принципиальны, чтобы их можно было отнести к различным отрядам. Астроризы у пузырчатых строматопороидей в большинстве случаев действительно отсутствуют, но отнюдь не всегда. Например, они обнаружены у целого ряда представителей семейства *Labechiidae*: *Cystostroma minimum* (Parks), *Labechia macrostyla* Parks, *Labechia astroites* Yavorsky, *Rosenella manitouliensis* Parks, *Rosenella* (?) *glenelgensis* Parks. Астроризоподобные образования довольно часты также у видов рода *Stromatocerium*.

Замкнутость пустот ценостеума у пузырчатых строматопороидей носит тоже лишь относительный характер. Так, у многих лабехиид (роды *Labechiella*, *Yabe* et Sugiyama, *Plumatalinia* Nestor, *Forolinia* Nestor и др.) выпуклые везикулярные пластинки превращаются в пологие ламиноподобные образования, между которыми остаются широко вытянутые лентиккулярные пустоты, в краевой части свободно сообщающиеся с соседними пустотами. С другой стороны, у многих более поздних строматопороидей, чаще всего у более примитивных форм, встречаются в скелете выпуклые пластинки, аналогичные везикулярным пластинкам пузырчатых строматопороидей. Таким образом, между пузырчатыми и другими группами строматопороидей наблюдаются различные переходы и тесная связь, и поэтому более правильной кажется точка зрения большинства исследователей, рассматривающих лабехиид в составе отряда *Stromatoporoidea*.

Очень интересный материал по данному вопросу дает рассмотрение взаимоотношений основных морфологических групп ранне- и среднепалеозойских строматопороидей.

По характеру сообщения между различными частями ценостеума и роста ценостеума выделяются четыре крупных подразделения ранне- и среднепалеозойских строматопороидей: пузырьчатые, ламинарные, решетчатые и нерегулярные. Ниже дана характеристика этих подразделений.

Пузырчатые строматопороидеи (семейства Labechiidae и Aulaceridae) Ценостеум состоит из выпуклых везикулярных пластинок, отделяющих сравнительно изолированные пустоты — пузырьки. Астроризы развиты очень слабо и главным образом только на поверхностях ценостеумов. Рост ценостеума был нерегулярным.

Ламинарные (семейства Clathrodictyidae, Stromatoporellidae, Idiostromatidae sensu stricto) Ценостеум состоит из ламин и стержневидных столбиков, между которыми находятся галереи. Вследствие этого, сообщение в ценостеуме в горизонтальном направлении совершенное, в вертикальном — несовершенное. Тесную связь различных частей ценостеума обеспечивают еще сильно развитые астроризы. Рост ценостеума происходил этажами.

Решетчатые (семейство Actinostromatidae). Ценостеум состоит из стержнеобразных вертикальных и горизонтальных скелетных элементов, которые соединяются в пространственную решетку. Сообщение совершенное как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении. Астроризы умеренно развиты. Рост ценостеума происходил нерегулярно или этажами.

Нерегулярные (семейство Stromatoporidae). Скелет не дифференцируется четко на вертикальные и горизонтальные элементы. Скелетная ткань пористая или крупчатая. Различные части ценостеума соединяются извилистыми каналами и хорошо развитыми астроризами. Рост ценостеума происходил нерегулярными этажами.

Если исключить сомнительные кембрийские формы, то пузырьчатые строматопороидеи (представители семейств Labechiidae и Aulaceridae) появляются заметно раньше других — в среднем ордовике. Лишь в середине позднего ордовика появляются представители родов *Clathrodictyon* Nichol-Nestor, 1964, ценостеумы которых имеют пузырьчато-ламинарное строение. Переход от пузырьчатых строматопороидей к пузырьчато-ламинарным и затем к настоящим ламинарным хорошо прослеживается последовательностью появления представителей этих групп в верхнем ордовике и нижнем силуре Эстонии (рис. 2).

Древнейший представитель рода *Clathrodictyon* — *C. vormsiense* Riabinin — известен из низов вормсиского горизонта (середина верхнего ордовика). Он имеет еще сравнительно самостоятельные, неизогнутые выпуклые известковые пластинки (рис. 2,

б), аналогичные пластинкам лебехиды *Cystostroma* Galloway, 1957 (рис. 2, а). Различие состоит в том, что пластинки *C. vormsiense* расположены уже послойно. Несколько позднее, в поркуниском горизонте (самые верхи ордовика), появляются уже первые типичные представители рода *Clathrodictyon* (виды *C. gregale* Nestor, 1964 и *C. zonatum* Nestor, 1964), у которых пластинки сильно изогнуты и сливаются в очень нерегулярные ламины (рис. 2, в). Наиболее древние формы с настоящими ровными ламинами, но еще со многими признаками, ука-

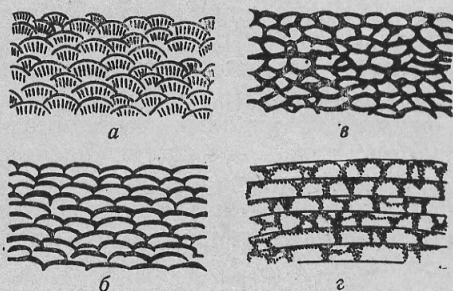


Рис. 2. Развитие ламинарных строматопороидей от пузырьчатых: а — *Cystostroma*, б — *Clathrodictyon vormsiense* Riabinin, в — *Clathrodictyon gregale* Nestor, г — *Intexodictyon avitum* Nestor

зывающими на их происхождение от *Clathrodictyon*, пока известны только начиная со среднего лландовери (райккюлаский горизонт). Это — представители рода *Intexodictyon*, Yavorsky, 1963 (рис. 2, з).

Такая точно установленная последовательность появления этих форм, которой не противоречат данные по другим регионам, позволяет с большой уверенностью утверждать, что очень многочисленная группа ламинарных строматопороидей происходила от пузырчатых форм. Что касается кембрийского рода *Korovinella*, который (если можно было бы считать его представителем отряда *Stromatoporoidea*) должен относиться тоже к ламинарной группе, то он имеет внешне такое совершенство, которое достигается ламинарными строматопороидеями (например, *Atelodictyon* Leconte, 1951 и *Anostylostroma* Parks, 1936) лишь в девоне.

Представители нерегулярных строматопороидей — семейства *Stromatoporidae* — появляются впервые в позднем лландовери или в венлоке. Примечательно, что среди древних форм этой группы встречаются некоторые виды, проявляющие заметное сходство с пузырчатыми строматопороидеями, в частности с родом *Labechia*. Это такие формы, как *Stromatopora membranosa* Yavorsky, *S. rzonnickii* Yav., *S. boreale* Nicholson и др., горизонтальными скелетными элементами которых являются выпуклые диссепименты, полностью соответствующие везикулярным пластинкам лабехиид. Только вертикальные скелетные элементы этих форм уже существенно отличаются пористой микроструктурой и меандрическим поперечным сечением с прогрессирующей тенденцией к образованию замкнутых петель.

Учитывая наличие таких переходных форм, можно предположить, что и нерегулярные строматопороидеи тоже происходят непосредственно от предков с пузырчатой тканью.

Наиболее проблематично в настоящее время происхождение решетчатых строматопороидей (семейство *Actinostromatidae sensu stricto*). Для восстановления хода возникновения решетчатых форм, появляющихся впервые в середине лландовери (род *Plectostroma* Nestor, 1964), еще нет конкретных данных. Можно только предполагать, что актиностроматиды имеют общие корни с родом *Actinodictyon* Parks, 1909, который в свою очередь проявляет сходство с *Labechia*. Появление древнейших актиностроматид в середине лландовери хорошо совпадает с началом интенсивной дивергенции строматопороидей; в это же время появляются древнейшие формы с настоящими ламинами и несколько позднее — нерегулярные строматопороидеи. К началу венлока сформировались уже все основные группы строматопороидей.

Можно отметить еще ряд общих черт, заставляющих рассматривать пузырчатых строматопороидей в качестве родоначальной группы строматопороидей.

1. Ордовикские пузырчатые строматопороидеи, особенно более древние роды *Cystostroma* Galloway, 1957, *Pseudostylodictyon* Ozaki, 1938, *Aulacera* Plummer, 1843 и многие виды *Stromatocerium* имеют еще слабоизвестковистые скелеты (Galloway and St. Jean, 1961). Это показывает, что способность образования скелета у строматопороидей вырабатывалась и постепенно закреплялась в ордовикской эпохе.

2. Различные части ценостеума лабехиид слабо сообщаются друг с другом, так как ценостеум состоит из сравнительно изолированных пузырьков. Астроризы как соединительные системы развиты еще слабо и встречаются почти только на поверхности ценостеумов. Другие строматопороидеи с галереями и хорошо развитыми астроризами имели, видимо, более совершенные соединительные системы, и их ценосарк сохранял активность внутри ценостеума, что, вероятно, следует считать прогрессивным признаком.

3. Среди лабехиид встречаются многие «долговечные» роды (*Labechia* Edwards et Haime, *Pachystylostroma* Nestor, *Labechiella* Yabe et Sugiyama, *Rosenella* Nicholson), которые без сколько-нибудь заметных изменений существовали от ордовика до позднего девона или даже раннего карбона включительно. Представители других групп строматопороидей эволюционировали, видимо, быстрее, что характерно обычно для более высокоорганизованных группировок.

4. Появление пузырчатых строматопороидей в начале среднего ордовика совпадает с появлением других групп кишечнорастных, впервые обладающих известковым скелетом, в частности тетракораллов и табулят (исключая единичные, тоже еще проблематичные находки табулят в кембрии), с которыми история развития строматопороидей и в дальнейшем очень тесно связана.

* *
*

Кембрийские «строматопороидеи» обладают признаками как строматопороидей, так и археоциат. Сходство с археоциатами, вероятнее всего, является настоящим родством, а сходство со строматопороидеями — конвергенцией. Роды *Korovinella* и *Praeactinostroma* следует считать представителями отряда *Archaeosyconidae* Zhuravleva, 1955. Изучение стратиграфического распространения и исторического развития древних строматопороидей показывает, что настоящими родоначальниками этого отряда являются ордовикские пузырчатые строматопороидеи из семейства *Labechiidae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Боговявленская О. В. 1964. О систематическом положении строматопороидей. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 39, вып. 3, стр. 153—154.
- Власов А. Н. 1961. Кембрийские строматопороидеи. Палеонтол. ж., № 3, стр. 22—32.
- Вологдин А. Г. 1932. Археоциаты Сибири, вып. 2. Фауна кембрийских известняков Алтая. Изд-во Всес. геол.-развед. объединения, стр. 27—28.
- Вологдин А. Г. 1940. Археоциаты. В кн.: «Атлас руководящих форм ископаемых фауны СССР», т. 1, стр. 3—96.
- Вологдин А. Г. 1945. Колониальные археоциаты из среднего кембрия Западного Саяна. Ежегодн. Палеонтол. о-ва, т. 12, стр. 38—59.
- Вологдин А. Г. 1962. Тип *Archaeosycon*. Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнорастные, черви. Под ред. Б. С. Соколова. Изд-во АН СССР, стр. 89—139.
- Журавлева И. Т. 1950. О находке в кембрийских отложениях Тувы археоциата с колониальным скелетом. Докл. АН СССР, т. 75, № 6, стр. 855—858.
- Журавлева И. Т. 1955. Археоциаты кембрия восточного склона Кузнецкого Алатау. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 56, стр. 5—56.
- Журавлева И. Т. 1960. Археоциаты Сибирской платформы. Изд-во АН СССР, стр. 1—344.
- Журавлева И. Т. 1963. Археоциаты Сибири. Одностенные археоциаты (отряды *Monosyconida* и *Rhizosyconida*). Изд-во АН СССР, стр. 1—136.
- Журавлева И. Т., Конюшков К. Н., Розанов А. Ю. 1964. Археоциаты Сибири. Двустенные археоциаты. Изд-во «Наука», стр. 1—131.
- Нестор Х. Э. 1964. Строматопороидеи ордовика и лландовери Эстонии. Таллин, стр. 1—112.
- Радугин К. В. 1936. Некоторые целентераты из нижнего силура Горной Шории. Мат-лы по геол. Зап.-Сиб. края, № 35, стр. 86—106.
- Сивов А. Г., Томашпольская В. Д. 1958. О возрасте санаштыкгольских археоциато-трилобитовых комплексов Саяно-Алтайской области. Мат-лы по геол. Зап. Сибири, вып. 61, стр. 40—48.
- Халфина В. К. 1960а. Строматопороидеи из кембрийских отложений Сибири. Тр. Сибирск. н.-и. ин-та геол., геофиз. и минеральн. сырья, вып. 8, стр. 79—83.
- Халфина В. К. 1960б. Строматопороидеи. В кн.: «Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области», т. 1. Тр. Сибирск. н.-и. ин-та геол., геофиз. и минеральн. сырья, вып. 19, стр. 82—84.

- Яворский В. И. 1940. Строматопороидеи. В кн.: «Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР», т. I. Кембрий. Госгеолтехиздат, стр. 100—103.
- Яворский В. И. 1947. Некоторые палеозойские и мезозойские Hydrozoa, Tabulata и Algae. Монографии по палеонтол. СССР, т. 20, вып. 1, стр. 1—30.
- Alloiteau J. 1952. Classe des Hydrozoaires. In: Pivetau, J. *Traité Paléontol.*, t. 1, Paris, p. 383—394.
- Flügel E. 1959. Die Gattung *Actinostroma* Nicholson und ihre Arten (Stromatoporoidea). *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, Bd 63, S. 90—273.
- Galloway J. J. 1957. Structure and classification of the Stromatoporoidea. *Bull. Amer. Paleontol.*, vol. 37, No. 164, p. 341—480.
- Galloway J. J. and St. Jean J., jr. 1961. Ordovician Stromatoporoidea of North America. *Bull. Amer. Paleontol.*, vol. 43, No. 194, p. 1—102.
- Hall J. 1847. *Palaeontology of New York. Natural History*, vol. 1, p. 1—323.
- Heinrich M. 1914. Ueber den Bau und das System der Stromatoporen. *Zbl. Min., Geol. Paläontol.*, S. 732—736.
- Kühn O. 1927. Zur Systematik und Nomenklatur der Stromatoporen. *Zbl. Geol. und Paläontol. Abt. B*, S. 546—551.
- Kühn O. 1939. Hydrozoa, In Schindewolf, O. *Handbuch der Paläozoologie*, Bd 2A, S. 3—68.
- Tripp K. 1929. Untersuchungen über den Skelettbau von Hydractinien zu einer vergleichenden Betrachtung der Stromatoporen. *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abt. B.*, Bd 62, S. 467—508.
- Yavorsky V. 1932. Ein Stromatoporenfund im Cambrium. *Zbl. Geol. und Paläontol. Abt. B*, № 12, S. 613—616.

Институт геологии
Академии наук Эстонской ССР

Статья поступила в редакцию
11 VI 1965