

УДК 563.627.01:551.733.13

О. Б. БОНДАРЕНКО и Ч. МИНЖИН

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МОРФОГЕНЕЗ
ПОЗДНЕОРДОВИКСКИХ КОРАЛЛОВ *PROPORA SPECIOSA***

Рассмотрены характер изменчивости и общее направление морфогенеза *Propora speciosa* трех популяций — канадской, монгольской и прибалтийской. Отличия между ними обусловлены как стадией филогенеза, так и спецификой биотопа, в меньшей степени географической изменчивостью.

Позднеордовикский вид *Propora speciosa* (Billings, 1865), впервые установленный в Канаде (о. Антикости), обнаружен также в Центральной Монголии (Цаган-Дэл), Скандинавии и в Прибалтике (Швеция, Норвегия, Эстония, Латвия).

Изучение изменчивости, асто-филогенеза и геохронологических данных *P. speciosa* привели к следующим выводам.

1. Биозона вида соответствует апгилльскому времени (формация Эллис Бэй, подразделение 2 и 6 о. Антикости; слои 5а, 5б Норвегии; ширгуский и поркуниский горизонты Прибалтики; верхняя часть среднецагандэльских слоев и верхнецагандэльские слои Монголии).

2. Географический ареал вида включает три акваториально удаленных бассейна — канадский, монгольский и прибалтийский. Каждый из них можно рассматривать как определенное пространство существования соответствующих популяций (Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Тесаков, 1978).

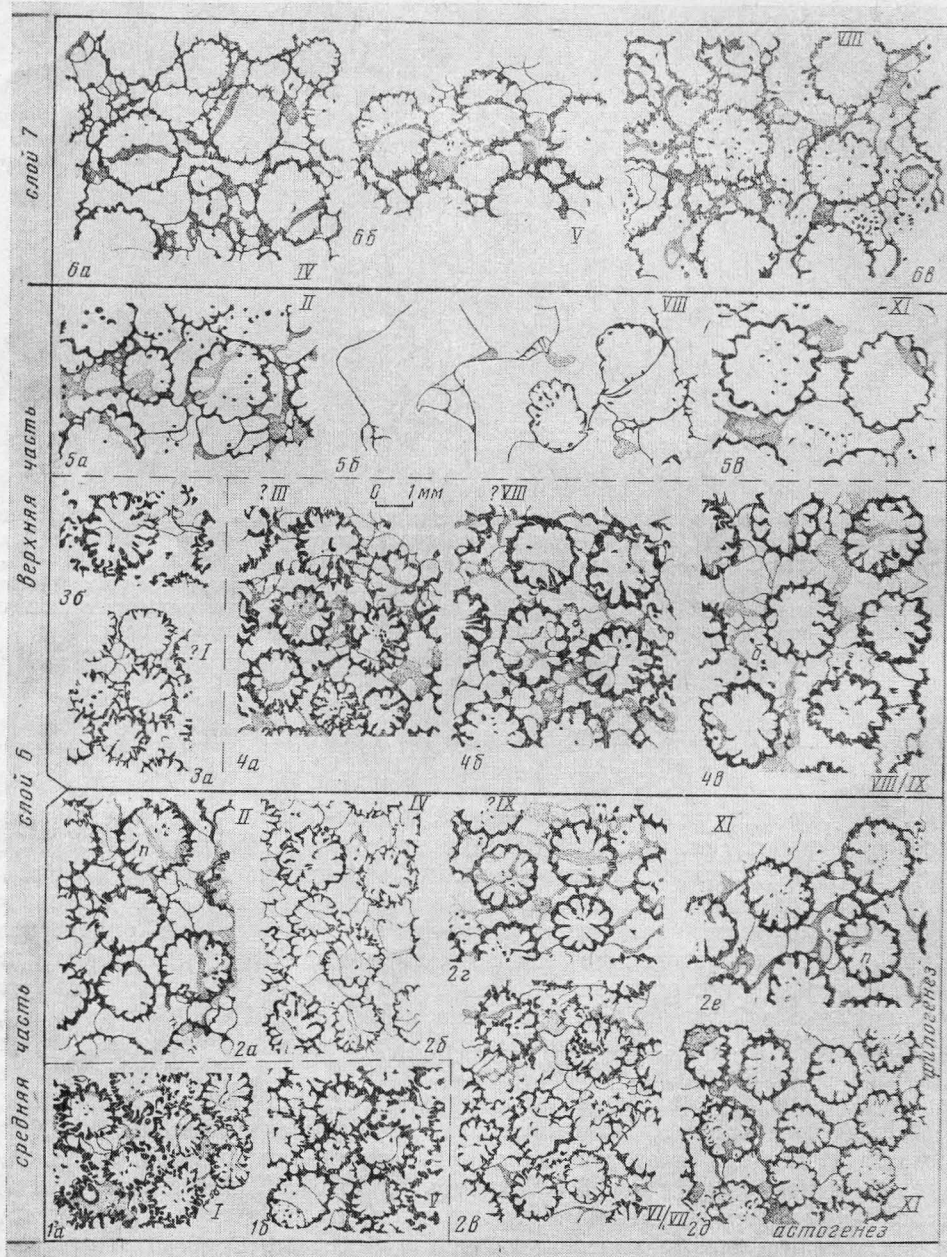
3. Асто-филогенез и геохронологические данные указывают на то, что население *P. speciosa* подразделения 2 канадской популяции является наиболее древним. Канадская и прибалтийская популяции имеют более длительное существование, чем монгольская, что связано со спецификой развития бассейнов. Канадский бассейн, возможно, является центром происхождения вида *P. speciosa*.

4. Согласно морфогенезу предок *P. speciosa* принадлежал периодным лихенариинам, у которых стенки кораллитов и септы состояли из пучков косо ориентированных коротких трабекул и бакул, обладающих перистой микроструктурой. У *Plasmoporella* стенки кораллитов и септы образованы длинными вертикально ориентированными бакулами, имеющими гомогенную микроструктуру. Таким образом, происхождение *Propora* от *Plasmoporella* (Бондаренко, 1958; Оспанова, 1978) не подтверждается.

5. Характер изменчивости и общее направление асто-филогенеза у всех трех популяций совпадают. Отличия монгольской популяции от канадской и прибалтийской по некоторым морфометрическим показателям объясняются как стадией филогенеза, так и спецификой биотопа, в меньшей степени географической изменчивостью. Например, поперечник кораллитов *P. speciosa* увеличивается в филогенезе всех популяций. Степень увеличения зависит от глубины бассейна (биотопа): ближе в берегу она меньше, дальше от берега она больше.

Ниже приведены доказательства этих положений.

ментов, изменении формы днщ, учащении горизонтальных элементов, изменении числа цистолитов, увеличении числа и толщины шипиков на днщах и эуцистолитах, увеличении среднего диаметра кораллитов (рис. 1—3). Травматическая изменчивость выражена в резко увеличении размеров эуцистолитов, уменьшении числа и размеров кораллитов с одновременным нарушением их внутреннего строения и внешней формы, в изменении частоты и формы днщ (рис. 2, 3). Изменчивость, связанная с цикломорфозом, проявляется нерезко. От светлой к темной зоне поперечник сначала увеличивается, а потом уменьшается, усиливаются септальный аппарат и толщина вертикальных элементов, учащаются днща, начинают преобладать изометричные низкие эуцистолиты. Степень выражения цикломорфоза внутри колонии неоднородна, иногда изменяется



только часть признаков. Но в целом цикломорфоз усиливается в астогенеze как по сумме признаков, так и по амплитуде.

Межколониальную изменчивость *P. speciosa* лучше разобрать отдельно для каждого стратиграфического уровня. Тогда изменения от слоя к слою можно будет оценить более обоснованно: являются ли они экологическими или филогенетическими.

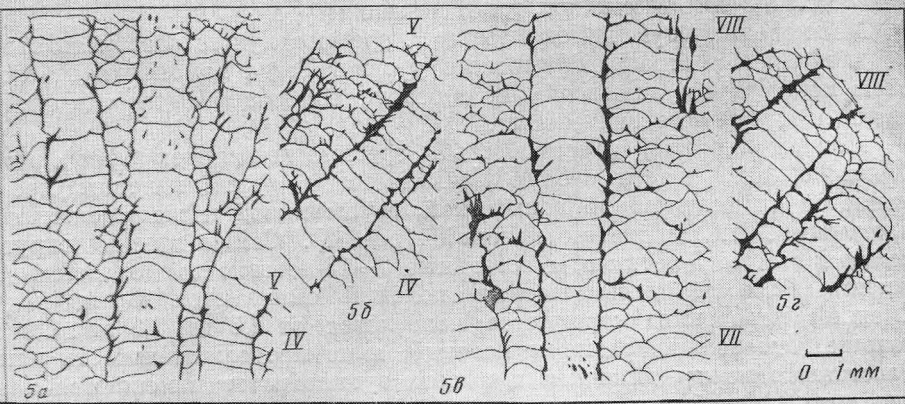
Межколониальная изменчивость *P. speciosa* из пелитоморфных известняков средней части слоя 6 проявляется в форме колоний, которая меняется от округлой до конической, грушевидной и желваковидной, в продолжительности жизни колоний (рис. 1). Самые мелкие округлые колонии имеют 5-летнюю, а остальные 7—13-летнюю продолжительность жизни. Размеры одновозрастных колоний отличаются незначительно. Средний поперечник кораллитов колеблется от 1,3 до 1,8 мм. Он тем больше, чем больше размеры колоний, а не продолжительность жизни. Расстояния между днищами и высота эуцистолитов изменяются незначительно. Колебания остальных морфометрических признаков также небольшие.

Межколониальная изменчивость *P. speciosa* из пелитоморфных известняков верхней части слоя 6 сходна с предыдущей. Но форма колоний более разнообразна, так как появляются разные вытянутые колонии с бугристыми и субцилиндрическими выростами. Средняя продолжительность жизни и размеры колоний увеличиваются и становятся более однородными, но срок существования колоний не выходит за пределы 11 лет. Средний поперечник кораллитов колеблется от 1,8 до 2,2 мм. Расстояния между днищами и высота эуцистолитов меняются у одновозрастных колоний довольно значительно. Колебания остальных морфометрических признаков небольшие.

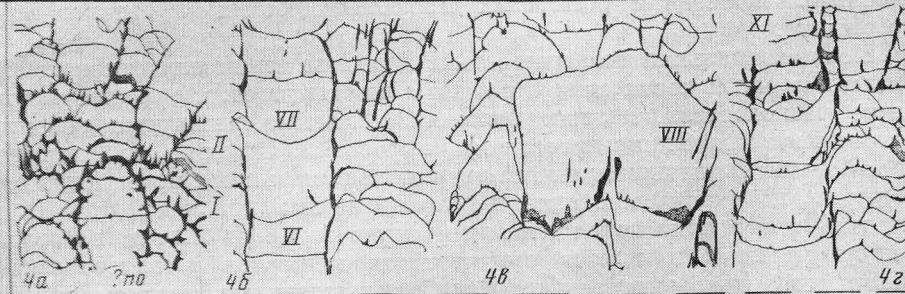
Межколониальная изменчивость *P. speciosa* из известковых линз, находящихся среди песчаников нижней части слоя 7, меньше, чем в предыдущих биотопах. Уменьшение изменчивости, возможно, кажущееся, так как здесь встречено меньшее число колоний. Форма колоний однообразная — неправильно-округлая и желваковидная, размеры небольшие, со средним числом поясов, равным 6. Средний поперечник кораллитов колеблется от 1,95 до 2,18 мм. Остальные морфометрические признаки меняются незначительно.

Рис. 2. Изменчивость и асто-филогенез *Propora speciosa* (Billings); поперечные сечения; разрез Цаган-Дэл; средний ангилл; 1, 2 — колонии из средней части слоя 6; 1 экз. № 3681/18: 1а — конец неанастической стадии, темная зона I пояса, шлиф № 3681/18а (см. рис. 1, 1, а); 1б — эфебастическая стадия, светлая зона V пояса, шлиф № 3681/18б (см. рис. 1, 1, б); 2 — экз. № 3681/20; 2а — 2е — эфебастическая стадия: 2а — светлая зона II пояса, шлиф № 3681/20а (см. рис. 1, 3А, а), 2б — светлая зона IV пояса, шлиф № 3681/20б (см. рис. 1, 3А, б), 2в — на границе темной и светлой зон VI/VII поясов, шлиф № 3681/20 (см. рис. 1, 3А, в), 2г — кораллиты боковой поверхности колонии? IX пояса, шлиф № 3681/20ж (см. рис. 1, 3А, г), 2д, 2е — светлая и темная зоны XI пояса, шлиф № 3681/20е (см. рис. 1, 3А, д); 3—5 — колонии из верхней части слоя 6; 3 — экз. № 3681/21: 3а — неанастическая стадия, шлиф № 3681/21а (см. рис. 1, 4А, 4Б, а), 3б — эфебастическая стадия, шлиф № 3681/21б (см. рис. 1, 4А, б); 4 — экз. № 3681/22: 4а — начало эфебастической стадии, темная зона ?III пояса, шлиф № 3681/22а (см. рис. 1, 5, а), 4б — боковая поверхность колонии VII—VIII поясов, шлиф № 3681/22е (см. рис. 1, 5, б), 4в — конец темной и начало светлой зон VIII/IX поясов, шлиф № 3681/22ж (см. рис. 1, 5, в), 5 — экз. № 3681/23: 5а — начало эфебастической стадии, светлая зона II пояса, шлиф № 3681/23а (см. рис. 1, 6, а), 5б — средняя часть эфебастической стадии, VIII пояс, травматическая часть колонии, шлиф № 3681/23б (см. рис. 1, 6, б), 5в — конец эфебастической стадии, светлая зона XI пояса, шлиф № 3681/23в (см. рис. 1, 6, в); 6 — колония из нижней части слоя 7, экз. № 3681/25: 6а — начало эфебастической стадии, светлая зона вдоль боковой стороны колонии, ?IV пояс, шлиф № 3681/25а (см. рис. 1, 8, а), 6б — средняя часть эфебастической стадии, темная зона V пояса, шлиф № 3681/25г (см. рис. 1, 8, б), 6в — верхняя часть эфебастической стадии, темная зона VIII пояса, шлиф № 3681/25е (см. рис. 1, 8, в). Обозначения см. на рис. 1, 3

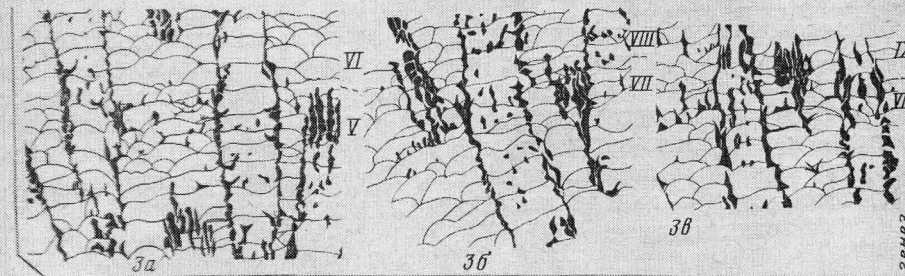
слой 7



верхняя часть

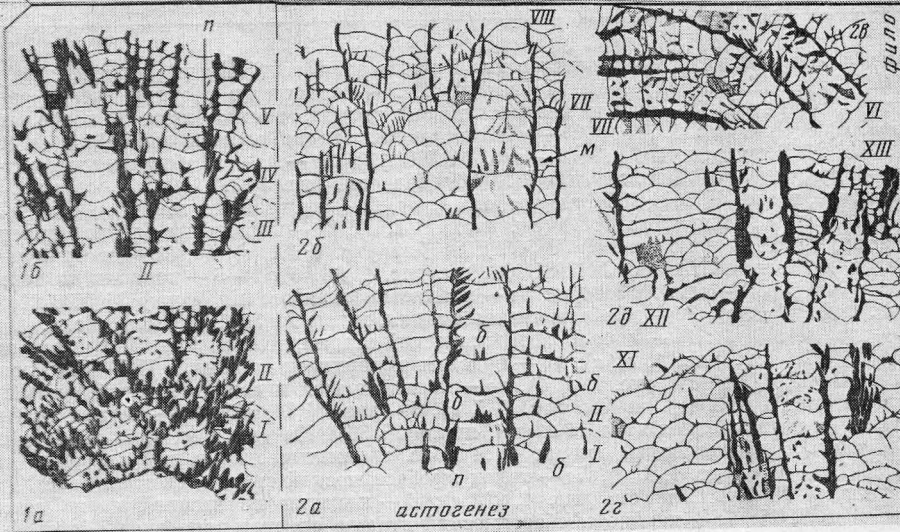


слой 6



генез

средняя часть



Биотопы первых двух стратиграфических уровней *P. speciosa* совпадают, а биотоп третьего уровня является более мелководным. Основная часть изменений по разрезу, на наш взгляд, является филогенетической (см. ниже). За экологическую изменчивость, по-видимому, можно принять изменения *P. speciosa* за время накопления мелководных отложений слоя 7. Здесь уменьшается число колоний, падает их разнообразие, понижаются числовые характеристики отдельных компонентов колонии.

Астогенез. Большинство колоний в астогенезе постепенно изменяет форму от круглой и полукруглой к конической, грушевидной и неправильно-вытянутой. Филастическая стадия не установлена. Неанастическая стадия в разной степени сохранилась у нескольких колоний. Ее высота в наиболее высокой части достигает 1,5–3 мм. Здесь кораллиты ориентированы веерообразно или радиально, образуют колонии округлой или полукруглой формы. Поперечник кораллитов от колонии к колонии меняется в пределах 1,4–1,8 мм. В начале стадии средние размеры кораллитов меньше, чем в конце. В этом же направлении уменьшается и дифференциация кораллитов по размерам. Поперечное сечение кораллитов округло-звездчатое. Кораллиты расположены довольно тесно, большинство из них отделены друг от друга узким кольцом цистолитов, но единичные кораллиты соприкасаются. На 1 см² приходится около 40–52 кораллитов. Стенки неравномерно-волнистые, от ? фиброзных до трабекулярно-бакулярных, толщиной до 0,1–0,2 мм. Септальные пучки трабекул и бакул развиты закономерно. Отдельные элементы пучков отходят от стенок то в сторону центра кораллита, то в сторону просифонолитов и эуцистолитов. В поперечном сечении число септ поэтому иногда больше 12, а вдоль внешней стороны кораллитов образуются выступы. Днища полные, единичные из них прерывистые, горизонтальные или слабоизогнутые. Интервал между ними у разных колоний меняется от начала к концу стадии в пределах 1,0–1,2; 0,5–0,75; 0,5 мм. Цистолиты предствлены просифонолитами и эуцистолитами более плоскими в начале неанастической стадии и более выпуклыми в конце. Расстояние между цистифрагмами и высота эуцистолитов меняются у разных колоний от 0,15 до 0,75 мм. Поперечник эуцистолитов может достигать 0,75 мм. На поверхности цистифрагм и эуцистолитов развиты вертикальные короткие трабекулярно-бакулярные шипики, не выходящие за пределы высоты цистолитов.

Переход от неанастической к эфебастической стадии постепенный. Эфебастическая стадия состоит из 4–12 поясов. Кораллиты от неправиль-

Рис. 3. Изменчивость и асто-филогенез *Protopora speciosa* (Billings), продольные сечения; разрез Паган-Дэл; средний ашгилл: 1, 2 — колонии из средней части слоя 6; 1 — экз. № 3681/18: 1а — неанастическая стадия (I пояс) и начало эфебастической (II пояс), шлиф № 3681/18в (см. рис. 1, 1, з), 1б — III, IV, V пояса эфебастической стадии, тот же шлиф (см. рис. 1, 1, з); 2 — экз. № 3681/20: 2а — конец неанастической стадии (I пояс) и начало эфебастической (II пояс), шлиф № 3681/20и (см. рис. 1, 3А, е), 2б — средняя часть эфебастической стадии VII и VIII поясов центральной части колонии, тот же шлиф (см. рис. 1, 3А, з), 2в — средняя часть эфебастической стадии, VI и VII пояса боковой части колонии, тот же шлиф (см. рис. 1, 3А, ж), 2г, 2д — конец эфебастической стадии, XI пояс (2г) и XII–XIII (2д) пояса, тот же шлиф (см. рис. 1, 3А, и, к); 3, 4 — колонии из верхней части слоя 6; 3 — экз. № 3681/22: 3а — средняя часть эфебастической стадии, V–VI пояса, шлиф № 3681/22и (см. рис. 1, 5, з), 3б, 3в — конец эфебастической стадии, VII–VIII (3б) и VIII–IX (3в) пояса, тот же шлиф (см. рис. 1, 5, д); 4 — экз. № 3681/23: 4а — неанастическая стадия (I пояс) и начало эфебастической (II пояс), шлиф № 3681/23г (см. рис. 1, 6, з), 4б — средняя часть эфебастической стадии, VI–VII пояса, начало регенерации, тот же шлиф (см. рис. 1, 6, д), 4в — VIII пояс, травматическая часть колонии, шлиф № 3681/23д (см. рис. 1, 6, е; рис. 2, 5б), 4г — конец эфебастической стадии, светлая и темная зоны XI пояса, тот же шлиф (см. рис. 1, 6, ж); 5 — колония из нижней части слоя 7, экз. № 3681/25ж: 5а, 5б — средняя часть эфебастической стадии в центре (5а) и по периферии (5б) колонии, 5в, 5г — конец эфебастической стадии, VII–VIII пояса (см. рис. 1, 8, е, ж). Обозначения: м — метагенетические расширения, п — септальные пучки, по — ?протокораллит, б — трабекулярно-бакулярные шипики на верхних поверхностях днищ и цистолитов; остальные обозначения см. на рис. 1

но-округлых (на ранних стадиях бластогенеза) до звездчатых (на остальных стадиях бластогенеза). В начале эфебастической стадии кораллиты дифференцированные, а их средние размеры небольшие. Затем они становятся однороднее и крупнее. Максимальный поперечник кораллитов 2,6–3 мм, минимальный — 1,3–1,4 мм, средний — 1,8–2,0 мм. Кораллиты темных зон то меньше, то крупнее кораллитов светлых зон. Число кораллитов на 1 см² меняется в астогенезе в зависимости от зоны, размеров кораллитов и расстояния между ними. В светлых зонах расстояния между кораллитами и их поперечник обычно меньше, а число на 1 см² больше, чем в темных зонах. В астогенезе число кораллитов уменьшается на единицу площади, а разница плотности расположения между зонами усиливается. У разных колоний среднее число кораллитов на 1 см² меняется от 44 (I пояс) до 40 (IV пояс), от 32 (II–IV пояс) до 36–24 (XI пояс), от 32 (III пояс) до 16–18 (IX пояс), от 20 (II пояс) до 16 (XI пояс), от 20 (IV пояс) до 16 (VII пояс). Расстояние между стенками кораллитов меняется от четверти до полного диаметра, обычно около половины диаметра. Стенки кораллитов и септальные пучки имеют трабекулярно-бакулярное строение. В темных зонах септальные пучки развиты более интенсивно и состоят из большего числа трабекул и бакул, чем в светлых зонах. Отдельные элементы пучков ориентированы к стенке под углом от 15 до 75°, обычно 45°. Эти элементы могут выходить и за пределы стенки кораллитов, как и на неанастической стадии, а число их внутри кораллитов на поперечном сечении может быть больше 12. Днища полные, единичные из них прерывистые, горизонтальные или слабоизогнутые. На верхней поверхности днищ развиты пучки или единичные трабекулярно-бакулярные шипики. Максимальный интервал между днищами в светлых зонах 2 мм, в темных — 1,3 мм, минимальный — соответственно 0,5 и 0,3 мм, средний — 1,3 и 0,7 мм. Цистолиты представлены эуцистолитами и редкими просифонолитами. Первые представлены пузырями различного размера и формы, в среднем более крупными и удлинненными в светлых зонах и мелкими изометричными в темных зонах. Соответственно их средняя высота × поперечник меняется от 1,0 × 1,5 мм до 0,4 × 0,5 мм. Просифонолиты развиты в местах тесного расположения кораллитов. На верхних поверхностях эуцистолитов развиты короткие трабекулярно-бакулярные шипики. На геронтастической стадии строение колонии совпадает с темными зонами эфебастической стадии.

Изменения в астогенезе *P. speciosa* имеют циклически направленный характер, как и у других гелиолитоид (Бондаренко, 1978). Цикличность связана с цикломорфозом, т. е. с чередованием зон, а направленность — с астогенетическими изменениями. Максимальные размеры кораллитов наблюдаются в середине или в конце жизни колоний, в VII–IX поясах. Максимальные интервалы между днищами и высота эуцистолитов совпадают с теми же поясами или возникают раньше.

Филогенез *P. speciosa* в районе Цаган-Дэл встречена на первых двух стратиграфических уровнях в пелитоморфных известняках, и поэтому изменения этого вида, происходящие здесь, мы рассматриваем как филогенетические. Третий уровень хотя фациально и отличается от двух предыдущих (линзы известняков среди песчаников), но изменения колоний, происходящие здесь, отражают те же направления развития, и поэтому мы их считаем в основном филогенетическими, а не экологическими (см. стр. 15). В филогенезе *P. speciosa* разнообразие форм сначала увеличивается, а потом уменьшается, последнее, по-видимому, обусловлено экологическим фактором. Средняя продолжительность жизни уменьшается, но общая продолжительность становится более стабильной. Средний поперечник кораллитов увеличивается в светлой зоне от 1,6 (средняя часть слоя 6) до 1,98 (верхняя часть слоя 6) — 2,0 мм (нижняя часть слоя 7), в темной — соответственно от 1,55 до 2,0–2,2 мм. Амплитуда между максимальными, минимальными и средними значениями умень-

пается. Септальные шипы удлиняются. Шипики, развитые на поверхности днищ, постепенно исчезают. Форма днищ почти не меняется. Средние расстояния между днищами увеличиваются в светлой зоне от 0,7 до 1,28—1,3 мм, в темной — от 0,6 до 0,8, а затем опять понижаются до 0,65 мм. Эуцистолиты становятся более однообразными и изометричными, их высота увеличивается в светлой зоне от 0,55 до 0,85—0,8 мм, в темной зоне — от 0,4 до 0,4—0,5 мм. Шипики, развитые в цистолитах, не выходящие за пределы высоты пузыря, постепенно сливаются в коротенькие стерженьки на высоту двух-трех пузырей. Число кораллитов на единицу площади уменьшается, а общая площадь, занятая цистолитами, увеличивается.

Изменения в филогенезе циклически направлены. Хотя падение числовых характеристик в мелководном биотопе третьего стратиграфического уровня и происходит, все же размерность остается большей, чем в начале филогенеза, когда были более глубоководные условия. Основная часть изменений в филогенезе совпадает с астогенезом. Влияние оказывают как светлые, так и темные зоны. Если учесть, что метагенетические расширения кораллитов, связанные с половым размножением, приурочены то к концу светлых, то к началу темных зон, то становится понятным их обоюдное влияние. Изменения в филогенезе, не совпадающие с астогенезом, следующие: в астогенезе увеличивается число шипиков на днищах, в филогенезе они постепенно исчезают. В Монголии *P. speciosa* не достигает той стадии филогенеза, которая характерна для этого вида в Эстонии (поркуниский горизонт) и в Канаде (подразделение 6).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МОРФОГЕНЕЗ *PROPORA SPECIOSA* КАНАДЫ (О. АНТИКОСТИ)

На о. Антикости *P. speciosa* описана из двух местонахождений формации Эллис Бэй (Billings, 1865, 1866; Lindström, 1899; Dixon, 1974): 1) Джанкшэн Клифф (Junction Cliff), 2) Пуант Ляфрамбуа (Pointe Laframboise). В местонахождении Джанкшэн Клифф найдено около шести колоний *P. speciosa* в подразделении 2 формации Эллис Бэй. В местонахождении Пуант Ляфрамбуа найдено 60 колоний в узловатых известковистых сланцах мощностью около 5,5 м, залегающих в основании подразделения 6 формации Эллис Бэй. Возраст формации оценен как «ричмонд» (Bolton, 1972; Dixon, 1974), что по современным корреляциям отвечает или всему ашгиллу, или среднему — верхнему ашгиллу, начиная, по-видимому, с граптолитовой зоны *Dicellograptus complanatus*.

Коллекция с о. Антикости хранится в репозитории Геологической службы Канады в Оттаве за № 2240—2240А и частично в Швеции (Lindström, 1899; Dixon, 1974).

Изменчивость *P. speciosa* из подразделения 2 формации Эллис Бэй неясна. В литературе приведены описания и изображения нескольких колоний: внешнего вида синтипа (Billings, 1866, фиг. 13), шлифов другого синтипа (Lindström, 1899, стр. 95, табл. IX, фиг. 40—42) и шлифов экземпляра из того же местонахождения, что и синтипы, отнесенного нами вслед за О. Диксоном (Dixon, 1974) также к *P. speciosa*. Прежде этот экземпляр был описан Г. Линдштремом (Lindström, 1899, стр. 99), одновременно как *Pinacopora grayi* Nicholson et Etheridge, а на стр. 132, табл. IX, фиг. 36—39 — и как *Propora* (*Pinacopora*) *girvanensis* Nicholson et Etheridge. Колонии из подразделения 2 отличаются друг от друга размерами и формой кораллитов, расстояниями между ними (остальные отличия неясны). Возможно, эти отличия являются астогенетическими или филогенетическими, так как подразделение 2 имеет мощность 56 м и неизвестно, происходят ли эти колонии из одного стратиграфического уровня или из нескольких последовательных.

Изменчивость *P. speciosa* из узловатых известковистых сланцев основания подразделения 6 формации Эллис Бэй описана О. Диксоном (Dixon, 1974) без специального подразделения на типы. Внутри колонии рас-

стояния между днищами сокращаются в темных зонах и в периферических частях колоний почти вдвое или втрое. Эуцистолиты более крупные и неоднородные в светлых зонах (высота 0,6–1,0 мм, длина до 1,0 мм) и почти изометричные в темных зонах (высота 0,25 мм, длина до 0,4 мм). Размеры кораллитов в разных колониях колеблются от 1,9 до 3,0–3,2 мм при преобладании средних размеров у большинства кораллитов 2,6 мм. Цикломорфоз, чередование зон, выражено у разных колоний неравномерно: у одних слабо, у других довольно отчетливо. Изменения толщины трабекул, частоты днищ и пузырей, по Диксону (Dixon, 1974), связаны с влиянием среды. Колонии отличаются друг от друга (межколониальная изменчивость) размерами и формой, поперечником кораллитов, степенью развития шпиков и стержней в эуцистолитах, в меньшей степени — плотностью расположения кораллитов.

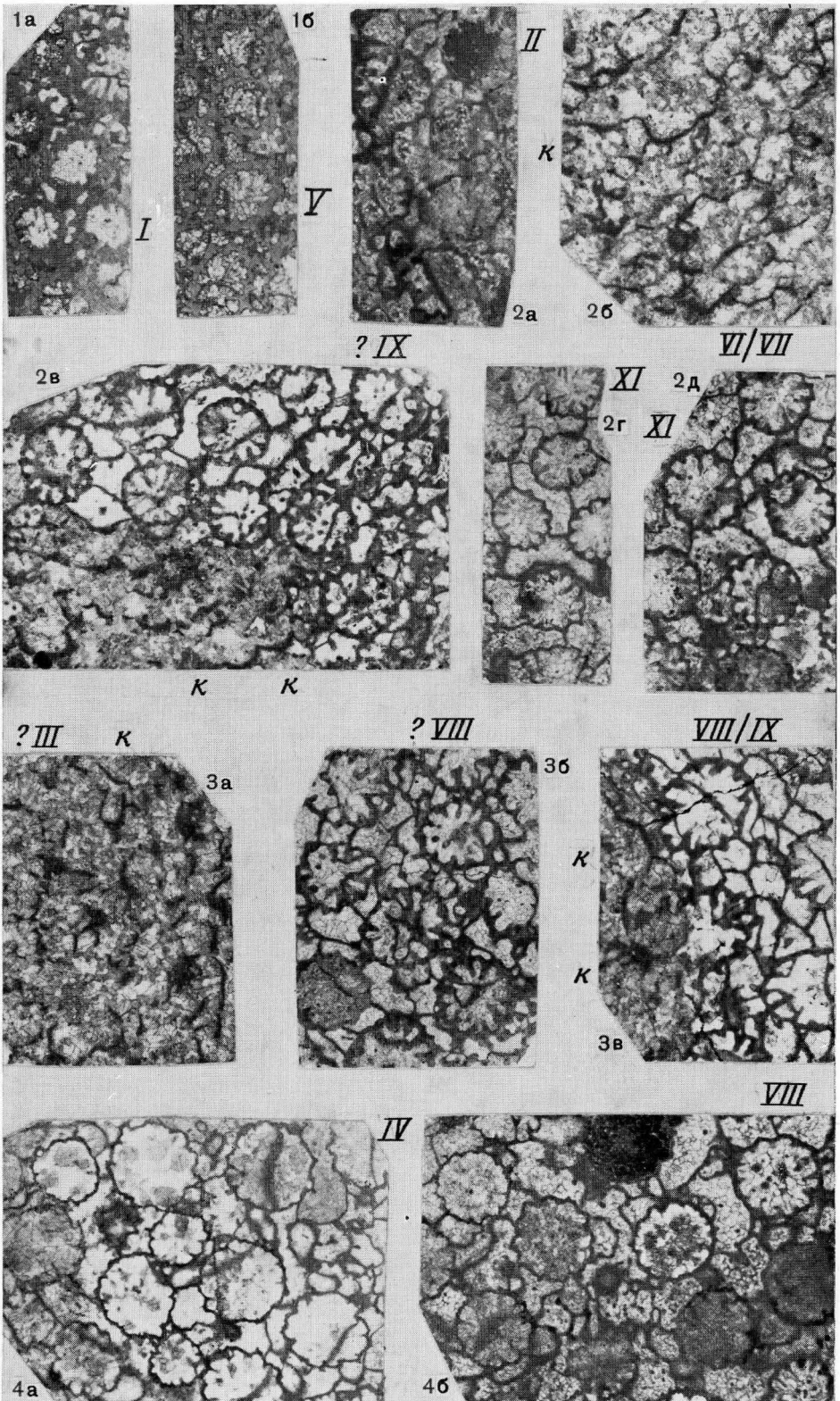
Астогенез можно частично восстановить для двух колоний, происходящих из местонахождения Джанкшэн Клифф. Одна колония (Lindström, 1899, табл. IX, фиг. 36–39) имеет небольшие размеры и состоит из одного или двух поясов [неанастическая +? первый пояс эфебастической стадий; ювенильная колония по Диксону (Dixon, 1974)]. В астогенезе незначительно изменяется форма кораллитов — от округло-многоугольной до округленной и слабозвездчатой, увеличиваются расстояния между кораллитами, соответственно изменяется и примыкание кораллитов друг к другу от площадного к точечному. Цистолиты в начале астогенеза могут отсутствовать, а затем их число постепенно увеличивается. Септальный аппарат представлен пучками, число которых у этой ювенильной колонии нередко больше 12. Днища горизонтальные частые. У астенетически (? филогенетически) более зрелой колонии из того же местонахождения (Lindström, 1899, табл. IX, фиг. 40–42) в конце астогенеза наблюдается цикломорфоз: кораллиты в темных зонах метагенетически расширяются, на днищах появляются шпики. Про колонии из местонахождения Пуант Ляфрамбуа сказано, что в астогенезе у них учащаются днища (Dixon, 1974, стр. 582).

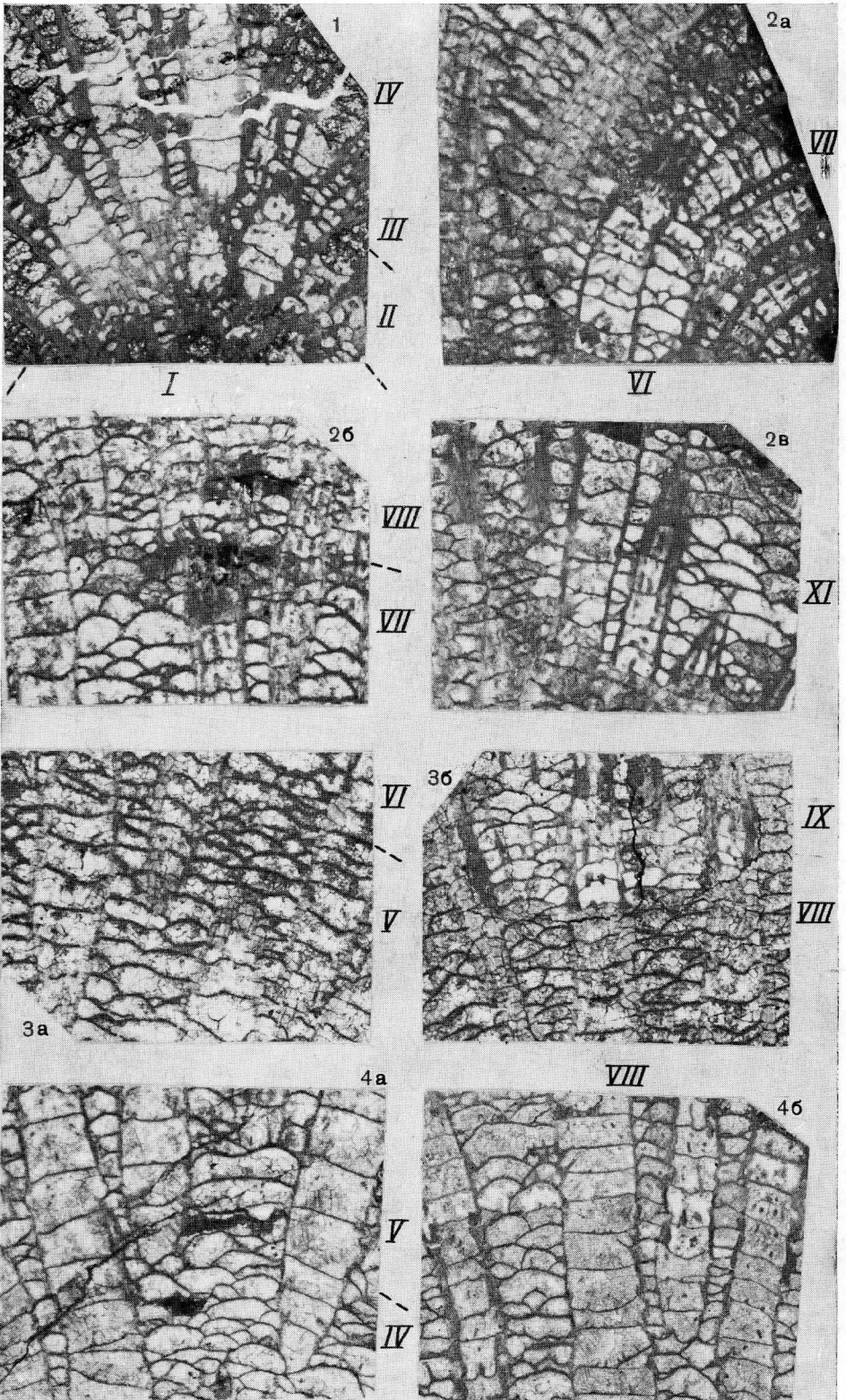
Филогенез. Более древние колонии *P. speciosa* встречены в подразделении 2, а более молодые — в узловатых известковистых сланцах основания подразделения 6 формации Эллис Бэй. Их разделяет почти 100-метровая пачка. В филогенезе у *P. speciosa* с о. Антикости увеличиваются: размеры колоний до 4–8 см в высоту, поперечник кораллитов от 2–2,6 до 2,9–3,2 мм, расстояния между кораллитами от $0\text{--}\frac{1}{6}\text{--}\frac{1}{2}$ до $\frac{1}{6}\text{--}\frac{1}{2}$ (среднее) до полного диаметра, степень складчатости стенок кораллитов, среднее расстояние между днищами до 1,4 мм (светлая зона) и до 0,25 мм (темная зона), число эуцистолитов. Форма кораллитов меняется от угловато-округлой и округлой до звездчатой. В филогенезе усиливаются септальный аппарат, бакулярная структура вертикальных

Объяснение к таблице I

Во всех случаях поперечные сечения с увеличением б

Фиг. 1–4. *Protopora speciosa* (Billings); 1 экз. № 3681/18: 1а — конец неанастической стадии (шлиф № 3681/18а), 1б — эфебастическая стадия (шлиф № 3681/18б); 2 — экз. № 3681/20, эфебастическая стадия: 2а — начальная часть (шлиф № 3681/20а), 2б, 2в — средняя часть, в центре и вдоль боковой поверхности колонии (шлифы № 3681/20 г, ж), 2г, 2д — верхняя часть (шлиф № 3681/20е); 3 — экз. № 3681/22, эфебастическая стадия: 3а — начальная часть (шлиф № 3681/22а), 3б — средняя часть вдоль боковой поверхности колонии (шлиф № 3681/22е), 3в — верхняя часть (шлиф № 3681/22ж); 4 — экз. № 3681/25, эфебастическая стадия: 4а — средняя часть (шлиф № 3681/25а), 4б — верхняя часть (шлиф № 3681/25б); разрез Чаган-Дэл, слой 6, 7 (фиг. 1, 2 — средняя часть слоя 6, фиг. 3 — верхняя часть слоя 6, фиг. 4 — нижняя часть слоя 7); верхняя часть среднечагандэльских слоев и верхнечагандэльские слои, средний ашгилл. Обозначения: I–XI — номера поясов роста, κ — перекристаллизованные кораллиты, напоминающие кораллиты рода *Plasmoporella*; положения шлифов в колонии и дополнительные объяснения см. рис. 1, 2.





элементов и цикломорфоз. Число кораллитов на единицу площади уменьшается за счет увеличения размеров кораллитов и их удаленности друг от друга. В среднем на 1 см^2 размещается 7 кораллитов (от 5 до 11). В филогенезе шипики на днищах исчезают, метагенетические расширения смещаются в ? светлые зоны; шипики на эуцистолитах сливаются в стерженьки.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МОРФОГЕНЕЗ *PROPORA SPECIOSA* СКАНДИНАВИИ И ПРИБАЛТИКИ (ШВЕЦИЯ, НОРВЕГИЯ, ЭСТОНИЯ, ЛАТВИЯ)

В Швеции *P. speciosa* встречена в местонахождении Бореншульт Острогота (Borenshult Ostrogothia) (Lindström, 1899). По-видимому, шведские экземпляры хранятся в Стокгольме. В Норвегии к *P. speciosa* относятся пропоры, описанные Чьером (Kjaer, 1899) как *P. conferta* из слоя 5а местонахождения Ставнэстанген (Stavnaestangen) и *P. conferta mutatio* из слоя 5b местонахождения Остре Сварто (Østre Svarto) района Рингерике (Kjaer, 1899, стр. 27—29, табл. IV, фиг. 3—6, из них фиг. 5, 6 отвечают геронтастической стадии). Вероятно, эти экземпляры хранятся в Палеонтологическом музее Осло. В Эстонии *P. speciosa* обнаружены в пиргуском и поркуниском горизонтах (средний — начало верхнего ашгилла). Экземпляры из пиргуского горизонта находятся в коллекции Э. Клааманна, которую один из авторов (Бондаренко) смотрел в 1977 г. По устному сообщению Клааманна, эти колонии встречены в отмельной фации зоны *Catenipora taraensis* (местонахождение Сооээре, нижняя половина Пиргу, слой Моэ, зона *Dicellograptus complanatus*). Кроме того, две колонии из Эстонии были изображены Линдштремом как *P. conferta* и *P. bacillifera* (Lindström, 1899, табл. IX, фиг. 1—4; табл. X, фиг. 19—21). Экземпляр из поркуниского горизонта описан Б. С. Соколовым (1955, 1962) как *Propora magna* Sokolov. Он хранится в Ленинграде во ВНИГРИ за № 136/599. В Латвии *P. speciosa* была обнаружена В. И. Пушкиным в керне скважины Вышки на глубине 464,7 м в мергелях, рассматриваемых как пограничные отложения пиргуского — поркуниского горизонтов (средний ашгилл). Этот экземпляр находится в Москве в музее ПИН АН СССР за № 3912.

Изменчивость не изучена.

Астогенез можно частично реконструировать только для двух колоний — шведской и эстонской. Из них шведская колония, по-видимому, является или астогенетически более молодой, или филогенетически более древней. Она представлена маленькой округлой колонией высотой около 10 мм, состоящей из 2 или 3 поясов (Lindström, 1899, стр. 95—96, табл. IX, фиг. 45—46). В центре основания колонии, вероятно, находится протокораллит, расположенный горизонтально. Неанастическая стадия, представленная I поясом роста высотой около 3 мм, кроме протокораллита включает гистеро- и метакораллиты, ориентированные веерообразно, и уплощенные цистолиты, которые в последующем поясе уже трансформированы в метакораллиты. Эфебастическая стадия образована метакораллитами и цистолитами (эуцистолитами и частично просифонолитами). Число цистолитов постепенно возрастает в астогенезе. Поперечник кораллитов 1,4—1,8 мм, расстояния между днищами от 1,0 мм в светлых зонах

Объяснение к таблице II

Во всех случаях продольные сечения с увеличением 6

Фиг. 1—4. *Propora speciosa* (Billings): 1 — конец неанастической и эфебастической стадии (шлиф № 3681/18в); 2 — эфебастическая стадия (шлиф № 3681/20п); 3 — эфебастическая стадия (шлиф № 3681/22п); 4 — эфебастическая стадия (шлиф № 3681/25ж); местонахождение, возраст, объяснения и положения шлифов см. табл. I и рис. 1—3.

до 0,5 мм в темных зонах. Соответственно высота пузырей меняется от 0,7 до 0,3 мм. Эстонские колонии из пиргусского горизонта состоят из кораллитов поперечником около 2,0 мм. Эстонский экземпляр из стратотипа поркуниского горизонта представлен грушевидной, сильно вытянутой колонией, образованной несколькими поясами (Соколов, 1955, табл. LXXVIII, фиг. 1—3; 1962, табл. V, фиг. 2). У него поперечник кораллитов 3,0 мм, расстояния между днищами от 1,5 мм в светлых зонах до 0,3 мм в темных зонах. Соответственно высота эуцистолитов меняется от 1,0 до 0,5 мм. Число эуцистолитов в астогенеze увеличивается. Экземпляр из пограничных отложений пиргусского — поркуниского горизонтов Латвии представлен фрагментом верхней части колонии. У него поперечник кораллитов достигает 3 мм; расстояния между ними около половины диаметра; днища частые; эуцистолиты крупные, но уплощенные.

Филогенез *P. speciosa* можно частично восстановить на шведском, норвежском и эстонском материалах. В филогенезе колонии вытягиваются в высоту, поперечник кораллитов увеличивается от 1,8—2,0 до 3,0 мм, расстояния между кораллитами и число цистолитов становятся больше, днища учащаются, цистолиты уменьшаются, короткие шипики в цистолитах постепенно переходят в длинные стержневидные бакулы.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко О. Б. 1958. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 9. «Ордовик Казахстана», ч. III, стр. 197—228.
- Бондаренко О. Б. 1978. Палеонтол. ж., № 4, стр. 13—31.
- Бондаренко О. Б. и Минжин Ч. 1977. В кн.: Беспозвоночные палеозоя Монголии. М., «Недра», стр. 20—31.
- Бондаренко О. Б. и Минжин Ч. 1980. Палеонтол. ж., № 1, стр. 31—46.
- Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. Л., «Наука», стр. 4—404.
- Оспанова Н. К. 1978. Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук, № 3 (72), стр. 85—93.
- Розман Х. С. и Минжин Ч. 1979. Изв. АН СССР. Сер. геол., № 3, стр. 69—78.
- Соколов Б. С. 1955. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят. Тр. Всес. нефт. геологоразв. ин-та. Нов. сер., т. 85, стр. 3—527.
- Соколов Б. С. 1962. В кн.: Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. М., Изд-во АН СССР, стр. 266—285.
- Тесаков Ю. И. 1978. Табуляты (популяционный, биоценотический и биостратиграфический анализ). Тр. Сиб. отд. АН СССР, вып. 409, стр. 3—262.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. и Глогов Н. В. 1973. Очерк учения о популяции. М., «Наука», стр. 3—278.
- Billings E. 1865. *Canad. Naturalist and Geologist*, new ser., vol. 2, p. 425—432.
- Billings E. 1866. Catalogues of the Silurian fossils of the Island of Anticosti with descriptions of some new genera and species. *Geol. Surv. Canada*, Publ. № 427, p. 3—93.
- Bolton T. E. 1972. Geological map and notes on the Ordovician and Silurian litho- and biostratigraphy, Anticosti Island Quebec. *Geol. Surv. Canada*, Paper 71—19, p. 7—44.
- Dixon O. A. 1974. *J. Paleontol.*, vol. 48, № 3, p. 568—585.
- Kiaer J. 1899. *Palaeontographica*, Bd 46, S. 1—60.
- Lindström G. 1899. *Kgl. svenska vetenskaps-akad. handl.*, vol. 32, № 1, p. 3—140.

Московский государственный
университет

Статья поступила в редакцию
22 V 1979

Монгольский государственный
университет
Улан-Батор